

Ethohydraulische Modellierung

- Ethohydraulic Modelling -

Fachbereich Bau- und Umweltingenieurwissenschaften

Fachgebiet Wasserbau und Hydraulik

Technische Universität Darmstadt

zur Erlangung des Grades

Doktor-Ingenieurin

(Dr.-Ing.)

genehmigte Dissertation von

Katharina Bensing geb. Schneider

Tag der Einreichung: 15.03.2023

Tag der mündlichen Prüfung: 13.07.2023

Referent: Prof. Dr.-Ing. habil. Boris Lehmann

Korreferent: Prof. Dr.-Ing. Andreas Eichhorn

Darmstadt 2023

Bensing, Katharina: Ethohydraulische Modellierung
ORCID: 0000-0003-2809-5665
Darmstadt, Technische Universität Darmstadt
Jahr der Veröffentlichung der Dissertation auf TUprints: 2023
URN: urn:nbn:de:tuda-tuprints-243475
Tag der mündlichen Prüfung: 13.07.2023



Veröffentlicht unter CC BY-SA 4.0 International
<https://creativecommons.org/licenses/>

Dank und Vorwort

Wer schaffen will, muss fröhlich sein.

(Fontane, T. 1819-1898)

Die vorliegende Arbeit entstand während meiner Tätigkeit als wissenschaftliche Mitarbeiterin am Fachgebiet Wasserbau und Hydraulik der Technischen Universität Darmstadt. Da ich während der Arbeit an meiner Dissertation von vielen Menschen auf verschiedenste Weise unterstützt, inspiriert, angespornt und zum Lachen gebracht wurde, möchte ich mich dafür zunächst bei ihnen von ganzem Herzen bedanken:

An erster Stelle gilt mein großer Dank meinem Doktorvater Prof. Dr.-Ing. habil. Boris Lehmann, dessen Vorlesungen mich bereits in meinem Masterstudium gefesselt haben und der es mir ermöglicht hat, an aufregenden Projekten zu arbeiten, in der Lehre mitzuwirken sowie zu diesem spannenden Promotionsthema zu forschen. Ganz herzlich möchte ich ihm für das offene Ohr, seine Geduld, die spannenden Diskussionen, hilfreichen Ratschläge und besonders für das große Vertrauen in meine Arbeit danken.

Außerdem möchte ich mich bei Prof. Dr.-Ing. Günther Riegler bedanken, durch dessen spannende Vorlesungen ich im Bachelorstudium an der Hochschule Mainz die Freude und Faszination an der Hydromechanik entdeckt habe und bei dem ich einige Jahre als Tutorin Lehrerfahrung sammeln durfte.

Ein Dank gilt auch Prof. Dr.-Ing. Andreas Eichhorn für die spannenden Gespräche im Bereich des Fischtrackings sowie die bereitwillige Übernahme des Korreferats.

Dr.-Ing. Jens-Uwe Wiesemann danke ich für die kritischen Rückfragen, fachlichen Denkanstöße, das offene Ohr für alle Themengebiete sowie die freundschaftlichen Unternehmungen, die für Ablenkung sorgten. Ihm und auch meinen zahlreichen anderen lieben Kollegen, Kolleginnen sowie Doktorgeschwistern am Fachbereich Bau- und Umweltingenieurwissenschaften danke ich für den fachlichen und nicht-fachlichen Austausch, den ich nicht missen möchte.

Auch Assoc. Prof. Dr.-Ing. Jeffrey A. Tuhtan bin ich für sein inspirierendes Mentoring, die fachlichen und freundschaftlichen Diskussionen, den guten Humor sowie auch die reibungslose Zusammenarbeit im Projekt zu großem Dank verpflichtet.

Bei Frau Prof. Dr.-Ing. Dörte Ziegler möchte ich mich für das offene Ohr, die Beratung und die menschlichen Gespräche im Rahmen des Mentoring Hessen bedanken.

Weiterhin bin ich sehr stolz, mit so vielen tollen Studierenden zusammengearbeitet zu haben und von ihnen unterstützt worden zu sein – sei es durch die Zuarbeit in Forschungsprojekten oder durch die interessanten Diskussionen während ihrer Abschlussarbeiten.

Mein Dank gilt außerdem Dr. Beate Adam und Dr. Ulrich Schwevers für die offenen Gespräche bei stets sehr guter Verpflegung. Bei Dr. David L. Smith, Dr. John M. Nestler und Assoc. Prof. Dr. James C. Liao möchte ich mich dafür bedanken, dass sie mich bei meiner USA-Reise so offenherzig empfangen und sich die Zeit genommen haben, mich durch ihre Forschungseinrichtung zu führen. Dies gilt ebenso für Prof. Dr. Horst Bleckmann und Prof. Dr. Paul Webb, die sich bei einem Online-Meeting für die Beantwortung einiger Fragen zum Seitenlinienorgan und der Schwimmkinematik Zeit genommen haben.

Bei Dipl.-Biol. Andreas Becker möchte ich mich für seinen Einsatz bei der Durchführung der Tierversuche unter erschwerten und nervenaufreibenden Bedingungen während der Pandemie, die gute Zusammenarbeit sowie seinen fachlichen Input bedanken.

Weiterhin möchte ich Annika Pflum und Annika Spielmeyer für die gründliche sprachliche Durchsicht einzelner Kapitel danken.

Für die finanzielle Unterstützung in der Endphase meiner Promotion bin ich der Stiftung Wald, Wild und Flur in Europa (Stifter: Orden „Der Silberne Bruch“, Deutschland) zu Dank verpflichtet, deren gemeinnützige Arbeit für die Natur ich sehr bewundere.

Der Deutschen Bundesstiftung Umwelt (DBU) danke ich ganz herzlich für das Vertrauen und die Förderung des Projektes „MeMo Fischabstieg“ (Az. 33876/01), dessen Daten unter anderem in dieser Arbeit verarbeitet wurden.

Vor allem aber möchte ich meiner Familie danken. Zuallererst meinem Ehemann Timo Bensing für seine grenzenlose Geduld und sein Verständnis, seinen langen Verzicht auf gemeinsame Unternehmungen, das präzise Korrekturlesen sowie die große Fürsorge und Unterstützung in der Endphase. Meinen Eltern Silvia und Heinrich Schneider möchte ich dafür danken, dass sie mich auf meinem schulischen und universitären Bildungsweg stets bedingungslos unterstützt haben. Nicht zuletzt gilt ein Dank auch meinen Schwestern Sophia Schneider und Dr. Anna Maria Bortz mit Partnern für die aufbauenden und unterstützenden Gespräche sowie ihr Verständnis.

Ziel dieser Arbeit ist es unter anderem, einen breit aufgestellten und verständlichen Einblick in die faszinierende Welt der ethohydraulischen Modellierung gleichermaßen für Ingenieure wie für Biologen zu bieten. Denn nur durch eine eng verzahnte Zusammenarbeit beider Disziplinen sowie ein gegenseitiges Verständnis kann der Fisch letztendlich beim Bau von Anlagen zur Verbesserung der Durchgängigkeit stärker in den Mittelpunkt gerückt werden. Ich hoffe, dass meine Faszination für diese Disziplin überspringt und ein jeder Fisch als lebendes, fühlendes Individuum verstanden wird.

Darmstadt, im März 2023

Kurzfassung

Die Ethohydraulik hat als vergleichsweise junge Transdisziplin zum Ziel, einen reproduzierbaren, kausalen Zusammenhang zwischen dem Verhalten aquatischer Lebewesen (Ethologie) und der Strömungscharakteristik (Hydraulik) zu finden. Diese Grundlagen werden dazu eingesetzt, die anthropogen beeinflussten und querverbauten Gewässer für die Fischfauna wieder durchgängig zu gestalten und deren Biodiversität zu erhalten. Unter ethohydraulischer Modellierung wird in dieser Arbeit die Verknüpfung genannter Disziplinen in sowohl physikalischen als auch hydrodynamisch-numerischen Modellen verstanden, bei denen auch vielfältige Methoden angrenzender Fachgebiete mit einfließen. Die Modelle selbst decken verschiedene Skalen von neuroethologischen Untersuchungen über kleinräumige schwimmkinematische Betrachtungen der Körperbewegung bis hin zu langen Wanderrouten entlang unserer Binnengewässer ab.

Um Fische gezielt zu leiten, ist ein Verständnis ihrer Sinneswelt ebenso wichtig wie ein Verständnis für den verhaltensauslösenden Strömungsreiz. Daher wird in dieser Arbeit zunächst ein tiefgehender Einblick in die Biologie von Fischen mit ihren sensorischen Systemen, in ihr vielfältiges Verhalten sowie in mögliche Beobachtungsmethoden zur Verhaltensanalyse gegeben. Anschließend wird detailliert auf die kinematischen und dynamischen Grundlagen der Strömung sowie deren messtechnische und numerische Analyse eingegangen. Diese umfangreiche Zusammenstellung ethohydraulischer Grundlagen bildet ein Kernstück der Arbeit. Damit sollen neue Denkanstöße gegeben und Analysemöglichkeiten dargelegt werden.

Außerdem werden die ethohydraulischen Untersuchungen an einem Schrägrechensetup (55° und 30° zur Anströmung) im wasserbaulichen Forschungslabor der TU Darmstadt dargelegt. Dort wurden zum einen die hydromechanischen Signaturen mithilfe einer neuartigen fischförmigen Druckmesssonde (FSS; Fischsinnessonde) und einem Acoustic Doppler Velocimeter (ADV) aufgezeichnet. Zum anderen wurde das Verhalten potamodromer Fischarten beobachtet.

Basierend auf den durchgeführten Tests werden zunächst die Messungen mit der FSS auf unterschiedlichste Weise ausgewertet. Dabei wird deutlich herausgearbeitet, dass der Fischkörper als eine Art Geschwindigkeits-Druck-Wandler wirkt. Nicht nur der frontal auftreffende Geschwindigkeitsanteil ist in Form des Staudrucks detektierbar, sondern auch der auf die Flanken auftreffende, senkrecht zur Oberfläche wirkende Geschwindigkeitsanteil korreliert mit dem dort vorhandenen Druck sowie dessen bilateralem Gradienten. Dies gilt sowohl für die konvektiv transportierten Wirbelstrukturen als auch für den mittleren, lokal wirkenden Druckwert. Neben neuen, auf den FSS-Messungen basierenden Hypothesen bezüglich der hydrodynamischen Bildgebung des betrachteten Setups mit dem Seitenlinienorgan, dem Strömungssinn der Fische, werden außerdem Empfehlungen für die weitere Optimierung der Sonde gegeben.

Weiterhin werden in bisherigen fischökologischen Untersuchungen analysierte und für die Ethohydraulik relevante Verhaltensweisen zusammengestellt. Diese sollen einen ersten Ansatz zur Vereinheitlichung der Terminologie darstellen. Zudem wird auf die mögliche Quantifizierung und Operationalisierung des Fischverhaltens und abschließend auf einige, für ethohydraulische Untersuchungen relevante, hydrodynamische Parameter eingegangen sowie deren Relevanz diskutiert.

Die Erkenntnisse aus diesen Analysen werden in abschließenden Empfehlungen zur gezielten Weiterentwicklung von Methoden zur ethohydraulischen Modellierung zusammengefasst, wobei Strömungs- und Verhaltensgradienten eine bedeutende Rolle einnehmen.

Abstract

As a rather young transdiscipline, ethohydraulics aims to establish a reproducible and causal correlation between behaviour of aquatic animals (ethology) and fluid mechanics (hydraulics). These fundamentals are subsequently being applied to preserve the biodiversity and to restore connectivity of the river system, which is highly fragmented and affected by man-made structures. In this work, ethohydraulic modelling is understood as a combination of above-named disciplines within the frame of physical as well as hydrodynamic-numerical models, wherein versatile methods of adjacent research fields are applied. In this scope, ethohydraulic models are also considered at different scales: from neuroethological studies and small scale studies of swimming kinematics up to large scale investigations of fish migration along the rivers.

For a goal-oriented guidance of fish, we need to understand not only their sensory world but also the behaviour-triggering flow stimuli. Therefore, this work gives a broad insight into the biology of fishes, including their sensory systems, their versatile behaviour and potential observation methods for behavioural analysis. Subsequently, kinematic and hydrodynamic fundamentals of fluid flow as well as flow measurement techniques and basics of computational fluid dynamics (CFD) are explained in detail. This comprehensive summary of ethohydraulic fundamentals represents one key element of the present work – intending to provide new thought-provoking impulses and to present new possibilities for future analyses.

Furthermore, ethohydraulic studies are presented, which have been conducted at an angled rack setup (55° and 30° to the bulk flow) at the hydraulic laboratory at the Technical University of Darmstadt. Hydrodynamic signatures were recorded using a novel fish shaped probe (FSS; fish sensory sonde) for measuring the pressure simultaneously in three different points and an acoustic Doppler velocimeter (ADV). Additional behavioural analyses were carried out to analyse the behaviour of potamodromous fish species.

Based on these tests, the FSS measurements were evaluated in various ways. As a result, the fish body acts as a kind of velocity-pressure-converter. Velocity is converted into stagnation pressure not just at the most upstream point, but also at the flanks, where the surface normal velocity component correlates with the pressure as well as with the bilateral pressure gradient. This applies for the convective vortex structures and likewise for the local mean value. Besides new FSS-based hypotheses regarding a possible hydrodynamic imaging of the considered rack-setup using their lateral line, the fish's sense of flow, recommendations for the optimisation of the probe are summed up.

Furthermore, different fish behaviours are extracted from several ecological studies and merged in a collection for future ethohydraulic studies, aiming to make a first step towards a standardised terminology. After discussing potential ways to quantify and operationalise fish behaviour, finally, some essential hydrodynamic parameters for ethohydraulic studies are named and their relevance is discussed in a sensory context.

The findings of the above mentioned analyses are summarised in final recommendations for a systematical development of methods for ethohydraulic modelling, wherein flow gradients just like behavioural gradients play a significant role.

Inhaltsverzeichnis

Abkürzungsverzeichnis	viii
Symbolverzeichnis	x
1 Einleitung	1
1.1 Veranlassung	1
1.2 Ethohydraulik: Transdisziplin und Methode	4
1.3 Ziele der Arbeit	6
1.4 Aufbau	8
2 Fische: Sinne, Verhalten, Beobachtung	11
2.1 Morphologische Grundlagen	11
2.2 Sensorische Systeme	13
2.2.1 Mechanosensorische Seitenlinie	14
2.2.2 Innenohr	23
2.2.3 Elektrosensorische Seitenlinie	29
2.2.4 Magnetsinn	35
2.2.5 Freie Nervenenden der Haut	40
2.2.6 Chemosensorische Systeme	41
2.2.7 Augen	43
2.3 Verhalten	47
2.3.1 Interne und externe Faktoren	49
2.3.2 Orientierung im Raum	51
2.3.3 Wanderverhalten	66
2.3.4 Hydraulisch-reaktives Verhalten	70
2.4 Lokomotion und Biomechanik	72
2.4.1 Schwimmverhalten	72
2.4.2 Schwimmkinematik	74
2.4.3 Schwimmdynamik	79
2.4.4 Schwimmleistung und -geschwindigkeiten	87
2.5 Beobachtungstechnik und Analyse	91
2.5.1 Sichtbeobachtung und Protokolle	94
2.5.2 Videoanalyse und Tracking	95
2.5.3 Analyse und Post-Processing	99
3 Strömung: Grundlagen, Messung, Simulation	101
3.1 Kinematik	101
3.2 Hydrodynamik	106

3.2.1	Massenerhaltung für inkompressible Fluide	106
3.2.2	Impulserhaltung für inkompressible Fluide	108
3.2.3	RANS Gleichungen	113
3.2.4	Statistische und strukturelle Turbulenzcharakterisierung	115
3.2.5	Turbulenzursachen: Scher- und Grenzschichtströmungen	125
3.2.6	Dimensionslose Kennzahlen	128
3.2.7	Strömungswiderstand	130
3.3	Diskretisierung	134
3.4	Experimentelle Strömungsmesstechnik	135
3.4.1	Klassische Strömungsmessung	136
3.4.2	Bioinspirierte Strömungsmessung	141
3.4.3	Post-Processing von Messdaten	143
3.5	Numerische Strömungssimulation	146
3.5.1	Vom Modellaufbau bis zur Visualisierung	146
3.5.2	Spezialgebiete der Hydrodynamik	151
3.5.3	CFD-basierte ethohydraulische Modellierung	153
4	Hybrider ethohydraulischer Versuchsaufbau	155
4.1	Versuchseinrichtung im Labor	155
4.2	Experimentelle Strömungsmessung	159
4.2.1	Acoustic Doppler Velocimeter	159
4.2.2	Fischsinnessonde	165
4.3	Versuchs- und Messdurchführung mit Datenanalyse	173
4.3.1	Hydraulische Einstellungen	173
4.3.2	Stationäre Messungen	173
4.3.3	Bewegte Messungen	177
4.3.4	Freilandmessung	179
4.3.5	Datenanalyse und Visualisierung	181
4.4	Numerische Strömungssimulation	183
4.4.1	Modellaufbau und Berechnung	183
4.4.2	Kalibriertes und validiertes Modell	186
4.5	Lebendtierversuche	189
4.5.1	Versuchsplanung und -durchführung	189
4.5.2	Protokolle, Aufnahmen und Auswertung	193
4.6	Zusammenfassung der Versuchsdaten	194
5	Datenanalyse und -interpretation	196
5.1	Messtechnische Analyse	197
5.1.1	Orts-Zeit-Korrelationen der ADV- und FSS-Daten	197

5.1.2	Bivariate Regression gemittelter ADV- und FSS-Daten	208
5.1.3	Hydrodynamische Bildgebung	215
5.1.4	Fischbezogene Diskussion der Messdaten	223
5.1.5	Einsatz und Besonderheiten der FSS.....	230
5.2	Verhaltensbezogene Größen.....	233
5.2.1	Qualitative Beschreibung des Fischverhaltens	233
5.2.2	Quantitative Beschreibung des Fischverhaltens.....	248
5.3	(Etho-)hydraulische Parameterbetrachtung.....	253
5.3.1	Geschwindigkeit, Beschleunigung und Druck.....	253
5.3.2	Hinweise zur Turbulenz.....	257
6	Empfehlungen zur ethohydraulischen Modellierung	261
6.1	Ethologische und hydraulische Beschreibung	261
6.2	Hydraulische Strukturen	265
6.3	Verknüpfung der Disziplinen.....	266
7	Fazit	269
	Literaturverzeichnis	273
	Abbildungsverzeichnis	312
	Tabellenverzeichnis	323
	Anhang.....	325
A.1	Verzeichnis englischsprachiger Begriffe.....	326
A.2	Gegenüberstellung von Messung und Simulation	331
A.3	Übersicht Tierversuche.....	336
A.4	Einfluss der Fischkörpergeometrie auf die Strömung.....	339
A.5	Kreuzkorrelationen: v_x (ADV) und p_c (FSS).....	344
A.6	Einseitige Autokorrelationen der Druckdaten von FSS2.....	354
A.7	Kreuzkorrelationen: p_c (FSS) und $p_{l/r}$ (FSS)	357
A.8	Kreuzkorrelationen: v_y (ADV) und $p_{l/r}$ (FSS)	358
A.9	Korrelationen der FSS3 (Barbe)	378
A.10	Bivariate Regressionen für E2 und E3	382
A.11	Literaturvergleich zur Turbulenzintensität	384

Abkürzungsverzeichnis

AC	Alternating Current
ADCP	Acoustic Doppler Current Profiler
ADV	Acoustic Doppler Velocimeter
ADVP	Acoustic Doppler Velocity Profiler
ALL	Artificial Lateral Line
ALLN	Anterior Lateral Line Nerve
BCF	Body, Caudal Fin propulsion
CAD	Computer Aided Design
CFD	Computational Fluid Dynamics
CFL	Courant-Friedrichs-Lewy
COM	Center Of Mass
CSV	Comma-Separated Values / Character-Separated Values
DC	Direct Current
DES	Detached Eddy Simulation
DFT	Diskrete Fourier Transformation
DNS	Direkte Numerische Simulation
DST	Data Storage Tag
ELAM	Euler-Lagrange'sches Agentenmodell
EMG	Elektromyografie
EOD	Electric Organ Discharge
FDM	Finite Differenzen Methode
FEM	Finite Element Methode
FVM	Finite Volumen Methode
FFT	Fast Fourier Transformation
FSS	Fischsinnessonde / Fish Sensory Sonde
FVM	Finite Volumen Methode
GIS	Geoinformationssystem
GNSS	Global Navigation Satellite System
GPS	Global Positioning System
GUI	Graphical User Interface
HDX	Half Duplex
HN	hydrodynamisch-numerisch
IBM	Individual Based Modelling
iFFT	Inverse Fast Fourier Transformation
IMU	Inertial Measurement Unit
KI	Künstliche Intelligenz
LDS	Leistungsdichtespektrum
LES	Large Eddy Simulation
LLP	Lateral Line Probe

LSPIV	Large-Scale Particle Image Velocimetry
MEMS	Mikro-Elektrisch-Mechanische-Systeme
MPF	Median and Paired Fin propulsion
NVR	Nominal Velocity Range
OpenFOAM	Open Source Field Operation and Manipulation
PCB	Physik Chemie Biologie
PIT	Passive Integrated Transponder
PIV	Particle Image Velocimetry
PLLN	Posterior Lateral Line Nerve
PTV	Particle Tracking Velocimetry
PRF	Pulse Repetition Frequency
PSAT	Pop-up Satellite Archival Tags
PSD	Power Spectral Density
PST	Phase-Space-Thresholding
PTV	Particle Tracking Velocimetry
RANS	Reynolds-Averaged Navier-Stokes
RAS	Reynolds Averaged Simulation
RB	Randbedingung
RFID	Radio Frequency Identification
RMS	Root (of the) Mean Square
RP	Regierungspräsidium
RST	Reynolds-Spannungstensor
SNR	Signal to Noise Ratio
STIV	Space-Time Image Velocimetry
STL	Stereolithographie / Standard Triangle Language
TierSchG	Tierschutzgesetz
TierSchVersV	Tierschutz-Versuchstierverordnung
UVP	Ultrasonic Velocity Profiler
VOF	Volume of Fluid
WKA	Wasserkraftanlage

Symbolverzeichnis

∇	Nabla Operator; Vektor: $(\partial/\partial x, \partial/\partial y, \partial/\partial z)$	
Γ	Wirbelstärke (Vortizität x Fläche)	$[\text{m}^2/\text{s}]$
α	Winkel des resultierenden Geschwindigkeitsvektors zur Rinnenlängsachse	$[\text{°}]$
β	Winkel der Fischlängsachse zur Rinnenlängsachse	$[\text{°}]$
γ	Gierwinkel	$[\text{°}]$
δ_{ij}	Kronecker Delta mit $i=j: 1$ und $i \neq j: 0$	$[-]$
$\bar{\varepsilon}$	mittlere Energiedissipation	$[\text{m}^2/\text{s}^3]$
$\Delta \overline{p_{l-r}}$	zeitgemittelter Druckgradient zwischen linkem und rechtem Sensor der Fischeinmesssonde (FSS)	$[\text{kg}/\text{m}/\text{s}^2]$
Δt	Zeitintervall/-schritt	$[\text{s}]$
κ	Kreiswellenzahl	$[1/\text{m}]$
Λ	Integrallängenmaß	$[\text{m}]$
λ_T	Taylor-Längenmaß	$[\text{m}]$
η	dynamische Viskosität	$[\text{kg}/\text{m}/\text{s}]$
η	Kolmogorov-Längenmaß	$[\text{m}]$
η_p	Antriebseffizienz	$[-]$
ν	kinematische Viskosität	$[\text{m}^2/\text{s}]$
ρ	Dichte des Fluids (hier: Wasser)	$[\text{kg}/\text{m}^3]$
τ	Zeitversatz (in Korrelationsfunktionen)	$[\text{s}]$
τ_Λ	integraler Zeitmaßstab	$[\text{s}]$
τ_η	Kolmogorov-Zeitmaß	$[\text{s}]$
τ_λ	Taylor-Zeitmaß	$[\text{s}]$
τ_{ADV}	Zeitversatz zwischen zwei gesendeten Ultraschallpulsen	$[\text{s}]$
τ_{ii}	Normalspannungen (mit $i = x, y, z$)	$[\text{kg}/\text{m}/\text{s}^2]$
τ_{ij}	Spannungstensor (mit $i, j = x, y, z$)	$[\text{kg}/\text{m}/\text{s}^2]$
$\tau_{Re,ij}$	Reynolds-Spannungstensor	$[\text{kg}/\text{m}/\text{s}^2]$
τ_{Wand}	Wandschubspannung	$[\text{kg}/\text{m}/\text{s}^2]$
φ_i	Phasenwinkel der Schwingungen der Signale i	$[\text{°}]$ oder $[-]$
Ψ	Feldgröße (z.B. Geschwindigkeit oder Druck)	
ω_i	Wirbelstärke / Vortizität	$[1/\text{s}]$
Ω_{ij}	schiefsymmetrischer Wirbeltensor	

A_{char}	charakteristische Fläche	[m ²]
A_i	(Querschnitts-) Fläche	[m ²]
a_F	Amplitude der Schwanzspitze	[m]
B	magnetische Flussdichte	[T]
c	Schallgeschwindigkeit im Wasser	[m/s]
$C_{ii}(\tau)$	Autokorrelationsfunktion in Abhängigkeit des Zeitversatzes τ	[m ² /s ²]
$C_{ij}(\tau)$	Korrelationsfunktion in Abhängigkeit des Zeitversatzes τ	[m ² /s ²]
\hat{C}_{ij}	diskrete Auto- (bei $i = j$) bzw. Kreuzkorrelationsfunktion (bei $i \neq j$) in Abhängigkeit des Zeitversatzes τ	[m ² /s ²]
C_{vp}	dimensionsbehafteter Koeffizient (für den ermittelten Zusammenhang zwischen Geschwindigkeit und Druck)	[m ² ·s/kg]
$c_{w,d}$	lokaler Druckwiderstandsbeiwert	[-]
$c_{w,D}$	(globaler) Druckwiderstandsbeiwert	[-]
$c_{w,i}$	lokaler Widerstandsbeiwert (mit $i = d, r, ges$)	[-]
$c_{w,I}$	(globaler) Widerstandsbeiwert (mit $I = D, R$)	[-]
$c_{w,ges}$	lokaler Gesamtwiderstandsbeiwert	[-]
$c_{w,r}$	lokaler Reibungswiderstandsbeiwert	[-]
$c_{w,R}$	(globaler) Reibungswiderstandsbeiwert	[-]
d	Abstand eines betrachteten Messpunktes zur Nasenspitze der FSS	[m]
D_{ij}	Druck-Dehnratentensor	
dM	Masse im Volumenelement	[kg]
dO	Fläche des Oberflächenelements	[m ²]
dV	Volumenelement	[m ³]
$E_{ii}(f)$	spektrale Leistungsdichte in Abhängigkeit der Frequenz f	[m ² ·s/s ²]
$\hat{E}_{ii}(f)$	diskrete, spektrale Leistungsdichte in Abhängigkeit der Frequenz f	[m ² ·s/s ²]
$\hat{E}_{ii}(\kappa)$	diskrete, spektrale Leistungsdichte in Abhängigkeit der Kreiswellenzahl κ	[m ² ·s/s ²]
F	Kraft	[kg·m/s ²]
f	Frequenz	[1/s]
f_K	Kraftdichte (volumenbezogene Kraft)	[kg/m ² /s ²]
f_i	Kraftdichte mit Wirkrichtung $i = x, y, z$	[kg/m ² /s ²]
f_F	Schwanzschlagfrequenz (bzw. Wirbelfrequenz)	[1/s]
f_{PRF}	Pulsfrequenz (PRF = pulse repetition frequency)	[1/s]
$F_{p,res}$	resultierende Druckkraft quer zum Fischkörper	[kg·m/s ²]
Fr	Froudezahl	[-]
Fr_F	Fisch-Froudezahl	[-]
f_S	Sendefrequenz	[1/s]
f_W	Wirbelablösefrequenz	[1/s]
$F_{W,D}$	Druckwiderstand	[kg·m/s ²]

$F_{W,i}$	Widerstandskraft	[kg·m/s ²]
$F_{W,R}$	Reibungswiderstand	[kg·m/s ²]
g	Erdbeschleunigung	[m/s ²]
h	Wassertiefe	[m]
i	imaginäre Einheit ($i = \sqrt{-1}$)	[-]
I	Einheitstensor mit Einsen auf der Hauptdiagonalen und Nullen an den restlichen Stellen	
I	Impuls	[kg·m/s]
k	turbulente kinetische Energie	[m ² /s ²]
L	Geschwindigkeitsgradiententensor L_{ij}	
L_{char}	charakteristische Länge	[m]
L_F	Fischlänge	[m]
L_{Wirbel}	Wirbellänge (bezieht sich in der Regel auf den Durchmesser)	[m]
m	Anzahl der Messwerte in der definierten Stichprobe (Fensterbreite)	[-]
\dot{m}_i	Massenstrom durch eine Fläche in $i = x$ -, y - und z -Richtung	[kg/s]
\vec{n}	Normaleneinheitsvektor an einem Oberflächenelement	[-]
N	Anzahl aller Messwerte einer Messreihe	[-]
$O_{pro,i}$	projizierte Oberfläche mit $i = \parallel$ für Projektion parallel und $i = \perp$ für Projektion senkrecht zur ungestörten Strömung als charakteristische Flächen	[m ²]
p	thermodynamischer/strömungsmechanischer Druck	[kg/m/s ²]
$p_{abs,c/l/r,i}$	mit der FSS gemessener Absolutdruck als Zeitreihe (strömungsmechanischer Druck)	[kg/m/s ²]
p_{atm}	Atmosphärendruck	[kg/m/s ²]
$\overline{p_{atm,c/l/r}}$	gemittelter Atmosphärendruck - jeweils für mittleren (c), linken (l) und rechten (r) Drucksensor separat	[kg/m/s ²]
$p_{atm,c/l/r,1/2,i}$	momentaner Atmosphärendruck als Zeitreihe - jeweils für c, l und r (1 = vor der Messung, 2 = nach der Messung)	[kg/m/s ²]
$\overline{p_{c/l/r}}$	gemittelter, relativer Druck (Referenz: Atmosphärendruck)	[kg/m/s ²]
p_{dyn}^*	„dynamischer Druck“, „Maß für die Veränderung des Drucks p“	[kg/m/s ²]
p_{ges}^*	„Gesamtdruck“	[kg/m/s ²]
p_{mod}	modifizierter Druck als reine Folge der Strömung	[kg/m/s ²]
$p_{rl,m}$	zwischen linkem und rechtem Sensor gemittelter Druck mit Nullpunktverschiebung um den minimalen Wert	[kg/m/s ²]
p_{st}	(hydro- und aero-) statischer Druck im ruhenden System	[kg/m/s ²]
p_{∞}	thermodynamischer/strömungsmechanischer Druck der ungestörten Strömung	[kg/m/s ²]
Q	Volumenstrom (Durchfluss)	[m ³ /s]
Q_i	Volumenstrom durch eine Fläche i	[m ³ /s]
Q_{Kr}	Q-Kriterium	[1/s ²]
Re	Reynoldszahl	[-]

Re_F	Fisch-Reynoldszahl	[-]
Re_{krit}	kritische Reynoldszahl	[-]
$R_{ij}(\tau)$	normierte Auto- (bei $i = j$) bzw. Kreuzkorrelationsfunktion (bei $i \neq j$) in Abhängigkeit des Zeitversatzes τ	[-]
\hat{R}_{ij}	diskrete, normierte Auto- (bei $i = j$) bzw. Kreuzkorrelationsfunktion (bei $i \neq j$) in Abhängigkeit des Zeitversatzes τ	[-]
s	innerhalb des Zeitintervalls Δt zurückgelegte Gesamtstrecke	[m]
s_i	zurückgelegte Strecke zum Zeitpunkt t_i	[m]
S_{ij}	symmetrischer Deformationsratentensor	
St	Strouhalzahl	[-]
St_F	Fisch-Strouhalzahl	[-]
t	Zeit (mit t_i als Elemente einer Zeitreihe)	[s]
T	Messdauer	[s]
$t_{min/max}$	Startzeit (min) und Endzeit (max) bei der Bewegung der FSS	[s]
T_{ij}	Deviator des Deformationsratentensors; Scherratentensor (S_{ij}^D)	
T_{Wirbel}	Zeitdauer einer Wirbelumdrehung	[s]
v	momentane resultierende Geschwindigkeit im Raum (Betrag)	[m/s]
v_A	Anströmgeschwindigkeit	[m/s]
$v_{B,i}$	Strömungsgeschwindigkeit in Richtung der Winkelhalbierenden zwischen Sender und Empfänger beim ADV (B = Beam; $i = 1$ bis 4)	[m/s]
$v_{B,max}$	maximale und ohne Aliasing messbare Strömungsgeschwindigkeit in Richtung der Winkelhalbierenden zwischen Sender und Empfänger	[m/s]
v_c	mittlere Transportgeschwindigkeit (konvektive Geschwindigkeit) der Wirbel bzw. der eingefrorenen Wirbelstruktur	[m/s]
v_{char}	charakteristische Geschwindigkeit	[m/s]
v_F	Schwimmgeschwindigkeit des Fisches (die Schwimmgeschwindigkeit wird oft auf die Fischkörperlänge L_F bezogen und in L_F/s angegeben)	[m/s]
\overline{v}_F	Vektor der Schwimmgeschwindigkeit des Fisches	[m/s]
v_{FSS}	Bewegungsgeschwindigkeit der FSS	[m/s]
v_i	momentane Geschwindigkeit; variiert räumlich und zeitlich; mit Komponenten $i = x, y, z$	[m/s]
v'_i	momentane Schwankungsgeschwindigkeit; variiert räumlich und zeitlich: $v'_i(x, t)$; mit Komponenten $i = x, y, z$	[m/s]
\overline{v}_i	zeitgemittelter Geschwindigkeitswert; variiert räumlich; mit Komponenten $i = x, y, z$	[m/s]
\overline{v}_{i*}	zeitgemittelter Geschwindigkeitswert für Referenzsystem Fisch; variiert räumlich; mit Komponenten $i = x, y, z$	[m/s]
$\overline{v}_{i,0}$	arithmetisches Mittel der betrachteten x-, y-, z-Geschwindigkeitskomponente für einen Zeitversatz von $\tau = 0$ über eine Zeitreihe; mit Komponenten $i = x, y, z$	[m/s]
\overline{v}_i	Vektor der Strömungsgeschwindigkeit; mit Komponenten $i = x, y, z$	[m/s]
v_{rel}	Relativgeschwindigkeit (Bezugssystem beachten, i.d.R. Bezugssystem Erde)	[m/s]

$\overline{v_{rel}}$	Vektor der Relativgeschwindigkeit (Bezugssystem beachten)	[m/s]
$v_{rel, }$	Relativgeschwindigkeit der FSS parallel zum Rechen	[m/s]
$\overline{v_{res}}$	aus zeitlich gemittelten Geschwindigkeitskomponenten ($\overline{v_x}, \overline{v_y}, \overline{v_z}$) berechnete resultierende Geschwindigkeit	[m/s]
$\overline{v_{rheo}}$	Vektor der rheoaktiven Geschwindigkeit	[m/s]
$\overline{v_{sprint}}$	Vektor der Sprintgeschwindigkeit eines Fisches	[m/s]
$v_{x'}$	Geschwindigkeit parallel zu einer Oberfläche/Wand	[m/s]
$\overline{v_{x,d}}$	gemittelte, gestörte Geschwindigkeit im Abstand d vor dem Fisch in x-Richtung bzw. in Richtung der Längsachse des Fisches	[m/s]
$\overline{v_{x,\infty}}$	gemittelte, ungestörte Geschwindigkeit in x-Richtung	[m/s]
v_∞	ungestörte Geschwindigkeit des Fluids	[m/s]
\vec{x}	Ortsvektor eines Teilchens	[m]
$x_i(t)$	Ort eines Teilchens zum Zeitpunkt t; mit $i = x, y, z$	[m]
\vec{x}_∞	Richtungsvektor der ungestörten Strömung	[-]
x, y, z	kartesische Koordinaten	[m]
x^*, y^*, z^*	kartesische Koordinaten für das Referenzsystem Fisch	[m]
x', y'	variable kartesische Koordinaten für ein System entlang fester Ober- fläche (siehe Grenzschicht) mit $x' =$ oberflächenparallele Achse; $y' =$ oberflächennormale Achse	[m]

1 Einleitung

As we learn more about fishes, be it their evolution or their behavior, our capacity to identify with them grows, along with our ability to relate their existence to our own. Central to empathy – the capacity to place oneself in another’s shoes, or in this case, fins – is an understanding of the experiences of the other. Central to that is an appreciation of their sensory worlds.

(Balcombe 2016)

Die Ethohydraulik nach Adam und Lehmann (2011) kombiniert die Ethologie mit der Hydraulik und stellt dabei die transdisziplinäre Arbeitsweise in den Mittelpunkt. Es werden speziell die Reaktionen aquatischer Lebewesen auf Reize aus ihrer hydromechanisch geprägten Umwelt untersucht, wodurch eine enge Zusammenarbeit von Biologen und Ingenieuren aus Praxis und Wissenschaft gefordert ist.

So stellt sich nun die Frage, wie ein Mensch jemals verstehen mag, was ein Tier fühlt oder warum es wie handelt. Gerade dann, wenn dessen Sinnesorgane und seine nasse Umwelt doch ganz andere Ausprägungen aufweisen als die unseren. Natürlich sind Wahrnehmung sowie die individuelle Reaktion auf Reize geprägt von unzähligen Faktoren. Dennoch kann versucht werden grundlegende Verhaltensmuster zu identifizieren und gezielt zu nutzen, um das Tier zu leiten. Genau hierzu soll die vorliegende Arbeit einen kleinen Beitrag liefern.

1.1 Veranlassung

Aquatische Lebewesen wandern entlang unserer Binnengewässer – manche sogar bis weit hinaus aufs Meer wie z.B. der Aal, der als katadrome Art von der Sargassosee (im Atlantik) in die amerikanischen sowie europäischen Binnengewässer und wieder zurück wandert. Das Wanderverhalten kann dabei ganz unterschiedliche Ursachen haben: von täglichen temperatur- oder nahrungsbedingten Wanderungen über saisonale Laichwanderungen bis hin zu Wanderungen aufgrund von Katastrophen (Lucas und Baras 2001). Besonders anadrome und katadrome Arten sind von der longitudinalen Durchgängigkeit zwischen Meer und Binnengewässern abhängig, um ihren Fortbestand zu sichern. Aber auch der Durchgängigkeit für potamodrome Arten, welche nur innerhalb der Binnengewässer wandern, wird immer mehr Bedeutung zugesprochen, denn auch sie legen bei der Wanderung nachweislich große Strecken zurück (Benitez et al. 2018; Schwevers und Adam 2020). Wobei dies keineswegs neu ist – so schrieb Schmassmann

(1930) bereits: „Vielmehr muss die Möglichkeit des Aufstieges [...] auch allen anderen, unsere Flüsse belebenden Zugfischen, wie Barben, Nasen, Alet usw. erhalten werden. [...] Die Ermöglichung ihrer saisonmäßigen Wanderungen bedeutet die Erhaltung der Art und des Bestandes in den oberen Flussabschnitten.“

Durch anthropogene Nutzungsanforderungen, wie die Schiffbarmachung der Flüsse oder die Energieerzeugung, findet eine Segmentierung der Binnengewässer und die Veränderung der natürlichen Gewässerstrukturen statt. Europaweit steht Deutschland dabei mit rund 178.996 bestätigten Querbauwerken und einer Querbauwerks-Dichte pro Flusskilometer von 1,72 an der Spitze, wobei diese Werte aufgrund nicht dokumentierter Bauwerke noch nach oben korrigiert werden müssen (Belletti et al. 2020). Der Lebensraum vieler Arten wird mit dem Bau neuer Barrieren stetig weiter eingeschränkt. Vor allem das Passieren von Wasserkraftanlagen erweist sich dabei für die aquatische Fauna als große Herausforderung. Um diese anthropogenen Einwirkungen für die Gewässerfauna so verträglich wie möglich zu gestalten, wurden durch die Europäische Union Ziele für eine gute ökologische Qualität der Oberflächengewässer zum Erhalt der Artenvielfalt und der biologischen Diversität gesetzt. Der Beruf des Wasserbauingenieurs hat sich dadurch vom hauptsächlich konstruktiven Entwerfen und Bauen in ein stark ökologisch geprägtes Planen gewandelt (Adam und Lehmann 2011). Die Herstellung der longitudinalen Durchgängigkeit und die Renaturierung der Gewässer bringt dabei verschiedenste Fachrichtungen zusammen, um inter- und transdisziplinär an Lösungen zu arbeiten.

Um dem stetigen Abnehmen des Fischbestandes nun entgegenzuwirken, hat der Bau von Fischwegen bisher einen hohen Stellenwert eingenommen und ist die am häufigsten angewandte Maßnahme zur Wiederherstellung der longitudinalen Durchgängigkeit der Flüsse (Alexandre et al. 2013). Die Effektivität solcher Bauwerke ist jedoch häufig gering. Die Gründe dafür sind beispielsweise die Defizite im Wissen über das Fischverhalten als Reaktion auf bestimmte Umweltreize oder auch Fehler in der baulichen Umsetzung (Silva et al. 2018). Auch Bleckmann et al. (2001) heben hervor, dass das Wissen über die Physiologie des Seitenlinienorganes als Strömungssinn von Fischen sowie dessen verhaltensbiologische Relevanz noch lange nicht vollständig ist. Eine Ursache ist die Schwierigkeit, definierte Wasserbewegungen zu erzeugen, zu manipulieren, zu quantifizieren sowie zu messen. Eine andere Ursache ist das Fehlen des Organes beim Menschen, wodurch es am Verständnis und der Nachvollziehbarkeit mangelt. Dies erschwert das Stellen der „richtigen Fragen“ und den Aufbau eines geeigneten Experiments. So wurden bisher vorrangig bauliche Empfehlungen sowie Regelwerke für den Fischaufstieg sowie Fischschutz und -abstieg entwickelt (z.B. DVWK 1996; DWA 2014; Gough et al. 2012; Larinier et al. 2002; LUBW 2007; MUNLV 2005; WDFW 2000), jedoch die Grundlagen und kausalen Beziehungen des hydraulisch-reaktiven Verhaltens von aquatischen Lebewesen nicht systematisch untersucht.

Es besteht folglich die Notwendigkeit, allgemeine kausale und reproduzierbare Zusammenhänge zwischen den vorliegenden hydraulischen Signaturen als Reiz und dem Tierverhalten als Reaktion auf diesen Reiz aufzustellen. Dieses Grundlagenwissen kann dann wiederum gezielt eingesetzt werden, um als eine Art hydraulischer Wegweiser zu dienen. Hierzu ist es jedoch essentiell, zum einen mögliche hydraulische Parameter selbst zu analysieren und zum anderen deren Wirkung auf das Tier sowie deren Wahrnehmung mittels seines Sinnessystems zu verstehen. Nur so kann eine sinnvolle Verknüpfung zum Verhalten hergestellt werden. Der zentrale Gedanke der Ethohydraulik fordert folglich ein Verständnis für die Informationsaufnahme mit-

hilfe der Sinnesorgane ebenso wie für die hydraulische Ursache und das entsprechend auftretende reaktive Verhalten. Letztere Aspekte bedürfen dann wiederum geeigneter Mess- und Beobachtungsmethoden, welche gesuchte Größen adäquat aufzeichnen können und auswertbar machen (**Abbildung 1.1**) – und dies dann sowohl im Freiland als auch im Labor.

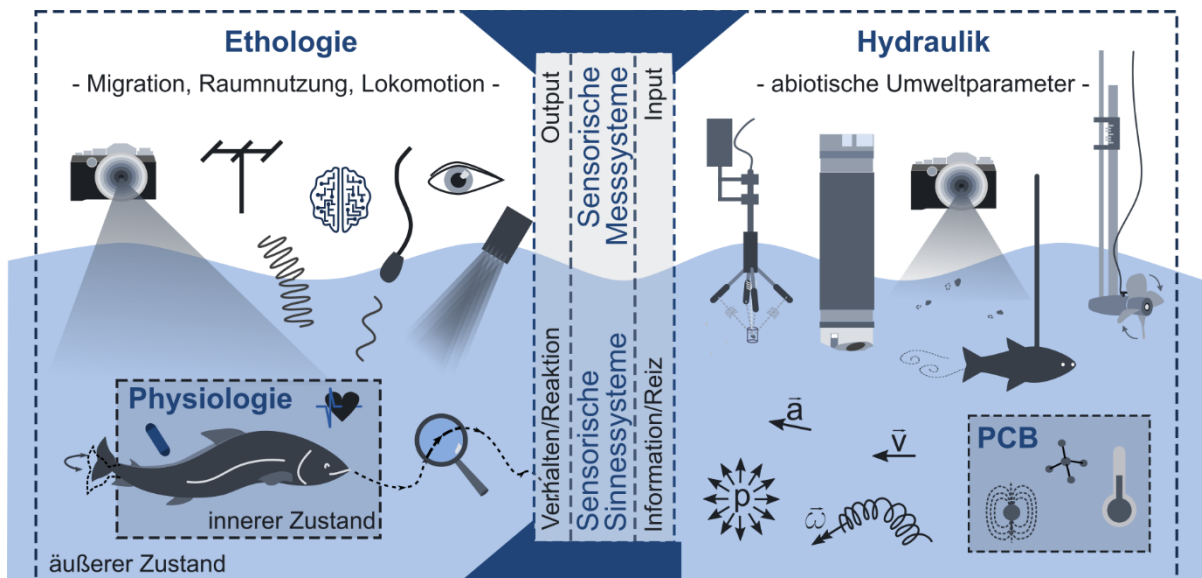


Abbildung 1.1: Die Komplexität bei der Verknüpfung von Ethologie und Hydraulik zur Ethohydraulik: das Tier nimmt die Information aus der Strömung über seine sensorischen Sinnessysteme wahr und reagiert darauf (untere Bildhälfte). Diese hydraulische Information sowie ethologische Komponenten werden mithilfe geeigneter sensorischer Messsysteme aufgezeichnet und in der Ethohydraulik miteinander verknüpft (obere Bildhälfte). Andere physikalisch-chemisch-biologische (PCB) Parameter werden versucht konstant zu halten und das Tier wird i.d.R. als „Black-Box“ betrachtet.

Hier ein kurzer Überblick: Wird von dem Reiz bzw. den hydromechanisch vorliegenden Informationen ausgegangen, müssen diese zunächst über messtechnische Systeme aufgezeichnet werden. Diese Systeme können im Wasserbau bereits etablierte oder auch neuentwickelte und bioinspirierte Messgeräte (Biorobotik und Bionik) darstellen, deren enorme Datenmengen dann signaltechnisch analysiert werden müssen, um den hydraulischen Reiz in verschiedenster Form quantifizieren zu können. Diese Informationen dienen dazu zu verstehen, welchen „Input“ die Strömung überhaupt liefern kann. Auf der anderen Seite muss ethologisch untersucht werden, welches Verhalten das Tier selbst zeigt – folglich als der „Output“. Aus der klassischen Ethologie, in welcher das Lebewesen auch oft als „Black-Box“ gesehen wird, stammen zu diesem Zweck Sichtbeobachtungen, Videoaufzeichnungen und Ad-libitum-Protokolle. Aber auch hier gibt es viele neue Entwicklungen: Im Labor wird die Bildverarbeitung genutzt, um Bewegungsmuster (Lokomotion), Schwanzschlagfrequenz und Pfade (sog. Trajektorien) von Fischen auszuwerten und mit der Hydraulik zu verknüpfen. Im Freiland haben sich vor allem Methoden durchgesetzt, bei denen den Tieren ein sog. Tag (eng.) implantiert wird, mittels dessen sie mit unterschiedlicher Genauigkeit geortet werden können. Aber auch bildgebende Sonare finden kleinräumig Anwendung. Nicht zuletzt besteht die Möglichkeit mithilfe von Biloggern und GPS, den inneren Zustand (Bioenergetik) der Tiere, wie die Muskel- oder Herzaktivität, über ihre Wanderung hinweg zu tracken. Dabei werden die Grenzen der Ethologie hin zur Physiologie überschritten. Um auf eine Information aus der Umwelt zu reagieren, muss diese jedoch auch von den sensorischen Systemen der Lebewesen aufgezeichnet werden können und damit

als adäquater, überschwelliger Reiz an einem Rezeptor ein Potential erzeugen (Sinnesphysiologie). Daran anknüpfend gibt es die Fachdisziplin der Biophysik, welche die Strömungsmechanik sehr kleinräumig und auf mathematisch-physikalischer Basis mit der Sinnesphysiologie verbindet (z.B. Goulet 2010; Hassan 1985; Kalmijn 1988b).

Auch die Neuroethologie und die sensorische Ökologie, welche sich mit der Informationsaufnahme aus der Umwelt, der Weiterleitung über das Nervensystem und dem resultierenden Verhalten bspw. durch Aufzeichnung der Muskelbewegungen (Input-Output eher auf Zellebene) befassen, sind verwandte Disziplinen (Dusenbery 2001; Ewert 1976; Guthrie 1980). Da es sich bei den betrachteten Lebewesen meist um Fische handelt, ist weiterhin Wissen im Bereich der Hydrobiologie, Fischökologie bzw. Ichthyologie ratsam. Die oft schwarmbildenden Lebewesen erzeugen durch ihre Bewegung in der Strömung wiederum selbst hydraulische Informationen, die als Reize von anderen Tieren wahrgenommen werden können – und so schließt sich der Kreis.

Findet zusätzlich eine weiträumigere Betrachtung statt, wird das Feld der Ökohydrologie tangiert (siehe Wood et al. 2008). Die Übergänge zwischen den vielen verschiedenen ineinandergreifenden Disziplinen sind oft fließend. Dabei ist nicht zuletzt zu beachten, dass durch die Fülle an eingesetzten Methoden und Messtechniken, die Datenmengen immer größer werden und deren Handhabung immer schwieriger wird. Daher werden sowohl innerhalb einzelner Disziplinen als auch bei der Korrelation von Ethologie und Hydraulik immer häufiger künstliche Intelligenz und Methoden des maschinellen Lernens eingesetzt.

Es zeigt sich somit deutlich die Komplexität der Ethohydraulik: zum einen vereinigt sie zwei große Disziplinen und bedient sich der Methoden vieler weiterer, zum anderen ergibt sich durch das große Spektrum an Kombinationsmöglichkeiten während der Untersuchungen die Schwierigkeit eine gute Vergleichbarkeit herzustellen. Um das bestehende Grundlagenwissen damit zu erweitern, ist zukünftig ein systematisches, gut dokumentiertes und möglichst einheitliches Vorgehen von großer Bedeutung.

1.2 Ethohydraulik: Transdisziplin und Methode

Der Begriff der Ethohydraulik wird im deutschsprachigen Raum sehr unterschiedlich und im englischsprachigen Raum nur sehr vereinzelt eingesetzt, weshalb im Folgenden darauf eingegangen wird, wie der Begriff im Kontext dieser Arbeit zu verstehen und einzuordnen ist. Offensichtlich ist bereits, dass die Ethohydraulik durch die Zusammenführung von Ethologie und Hydraulik eine starke Interdisziplinarität aufweist – aber reicht es auch zur Transdisziplin?

Der Begriff der Transdisziplin ist dabei in der Literatur nicht ganz eindeutig definiert und wird teilweise unterschiedlich ausgelegt. Meist werden ihr jedoch die Eigenschaften zugeschrieben, verschiedene Fachrichtungen zusammenzuführen – folglich gleichbedeutend einer Interdisziplin – und zusätzlich noch Wissenschaft und Praxis zu vereinen (Defila und Di Giulio 2018; Dressel et al. 2014; Schophaus et al. 2003; Thompson Klein et al. 2001). Adam und Lehmann (2011) beschreiben den Begriff der Transdisziplin im Zusammenhang mit der Ethohydraulik eher als seine Art „völlige Durchdringung“ mehrerer Disziplinen und Kemp und Katopodis (2016) definieren ihn als Wissenschaft, welche die Grenzen einzelner Disziplinen überschreitet, um neue ganzheitliche, konzeptuelle, theoretische, methodische und übertragbare Ansätze zu

erzielen und nutzbar zu machen. Folgt man diesen Definitionen und berücksichtigt neben der in Abschnitt 1.1 dargelegten Interdisziplinarität, dass die Ethohydraulik meist von Wissenschaftlern, Fachbehörden und Partnern aus der Praxis gemeinsam im Team angewendet und entwickelt wird, kann sie durchaus als Transdisziplin bezeichnet werden.

Zusätzlich zur Disziplin beschreiben Adam und Lehmann (2011) eine systematische Vorgehensweise, um ethohydraulische Untersuchungen zielführend und ergebnisbringend umzusetzen: die ethohydraulische Methode. Durch diesen Ansatz wird eine Übertragbarkeit zwischen Natur und Labor hergestellt und eine Vergleichbarkeit verschiedener Studien ermöglicht. **Abbildung 1.2** zeigt dazu einen leicht erweiterten Ansatz, in dem die ethohydraulische Methodik auch im Freiland angewendet werden kann.

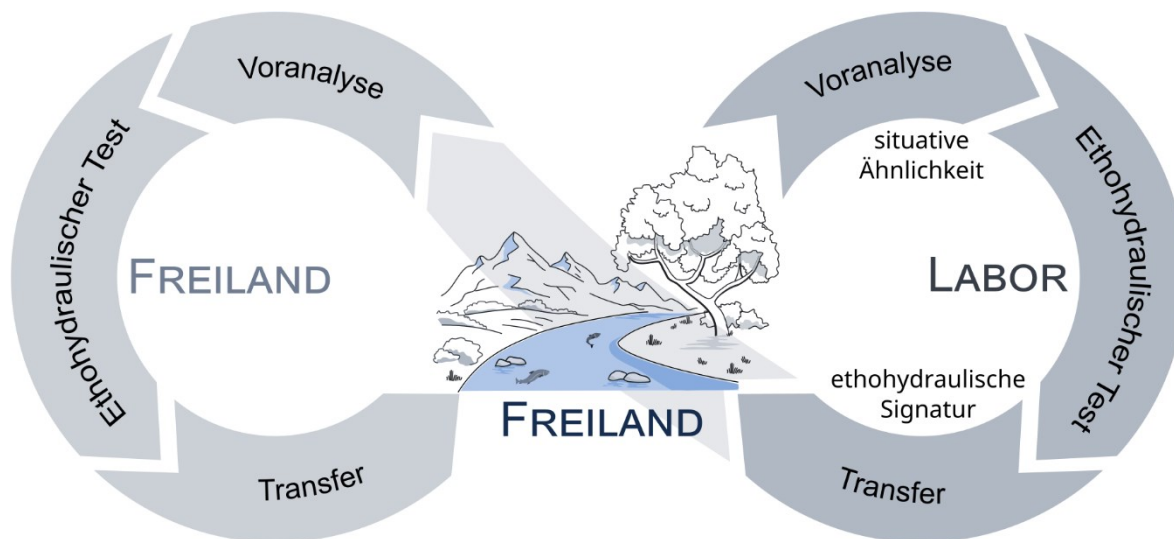


Abbildung 1.2: Die ethohydraulische Methode als Zusammenspiel zwischen Freiland und Labor

Bei der klassischen ethohydraulischen Methodik (**Abbildung 1.2**, rechter Bereich) wird ausgehend von der zu untersuchenden Freiland-Situation zunächst eine **Voranalyse** durchgeführt. Dort werden wesentliche abiotische und biotische Parameter, die übergeordneten untersuchungsrelevanten Aspekten untergliedert sind, definiert, priorisiert und wenn möglich letztendlich auch parametrisiert. Letzteres gehört zur Modellabstraktion, bei der erstrangige Parameter im späteren ethohydraulischen Versuch sinnvoll variiert werden, während zweitrangige Parameter möglichst konstant gehalten oder ggf. vernachlässigt werden. Diese Daten dienen dann wiederum dazu ein **situativ ähnliches Modell** im Labor umzusetzen, damit die Tiere im späteren Test ein möglichst der Natursituation angenähertes Verhalten zeigen, welches wiederum den untersuchungsrelevanten Parametern eindeutig und reproduzierbar zugeordnet werden kann.

Genannte ethologische Versuche mit lebenden Tieren gliedern sich in den **ethohydraulischen Test** ein, in dem außerdem noch die hydromechanische Situation numerisch oder messtechnisch genauer betrachtet wird. Daraus resultiert dann möglichst eine **ethohydraulische Signatur**, welche ganz konkret hydraulische und ethologische Ergebnisse zusammenführt.

Als letzter Schritt werden im **Transfer** dann wiederum die Laborergebnisse zurück aufs Freiland übertragen. Dies kann auf verschiedene Weisen erfolgen: sei es als Handlungs- oder Gestaltungsempfehlung für Richtlinien, in Form konkreter Grenzwerte oder auch für die Umsetzung

einer konkreten Planung im Freiland. Meist ist die Umsetzung davon abhängig, ob es sich um spezifische Grundlagenforschung oder eher angewandte Ethohydraulik handelt.

Die hier nun dargestellte Erweiterung (**Abbildung 1.2**, linker Bereich) kann auf zwei Arten interpretiert werden. Anknüpfend an den Transferprozess ist bei einer baulichen Maßnahme beispielsweise ein Monitoring und bei erarbeiteten Grenzwerten oder Gestaltungsempfehlungen eine Validierung der Ergebnisse sinnvoll. Dies kann durch eine analoge, aber leicht abgewandelte Anwendung der ethohydraulischen Methodik im Freiland erfolgen. Die Voranalyse besteht dann aus der allgemeinen Analyse der örtlichen Gegebenheiten, der Hydraulik und auch der Fauna, wobei die situative Ähnlichkeit meist per se gegeben ist. Im ethohydraulischen Test müssen dann wiederum andere Methoden zur Beobachtung der Tiere (z.B. Tagging) und zur hydraulischen Analyse angewendet werden. Zum Schluss muss auch im Freiland ein Transfer vorgenommen werden, der die Ergebnisse der ethohydraulischen Dateninterpretation für die Praxis nutzbar macht.

Hervorzuheben sei an dieser Stelle noch, dass leider gerade der Schritt des Transfers oder die Weiterführung der Ethohydraulik im Freiland oft vernachlässigt wird. Ebenso wird in vermeintlich ethohydraulischen Studien oft nur eine Disziplin beleuchtet, was nicht dem transdisziplinären Sinn entspricht und somit auch keine belastbaren Ergebnisse liefert (siehe auch Bensing und Lehmann 2019).

Im englischsprachigen ist die Ethohydraulik noch nicht so stark etabliert wie im deutschsprachigen Raum und wird daher dem Gebiet der Ökohydraulik (eng. *ecohydraulics*) zugeordnet. Die Ökohydraulik wird dabei als interdisziplinäre Wissenschaftsdisziplin zwischen Hydraulik, Gewässermorphologie sowie aquatischer Fauna und Flora beschrieben (Hauer 2014). Somit ist sie ein wesentlich weiter gefasstes Gebiet, als das der Ethohydraulik, welche sich konkret mit der Interaktion von hydraulischen Ausprägungen und der aquatischen Fauna befasst (wobei auch hier die Definitionsgrenzen etwas zu verschwimmen scheinen).

1.3 Ziele der Arbeit

Eine große Herausforderung für die Anwender der Ethohydraulik stellen die Eigenart der Transdisziplin und die vielen ergänzenden interdisziplinären Techniken und Methoden dar – die Forschung sowie Praxiserfahrung verschiedener Fachrichtungen durchdringen und zusammenzuführen. Daher wird in dieser Arbeit ein Beitrag zur Strukturierung und Weiterentwicklung der Ethohydraulik geleistet.

Wie Kemp und Katopodis (2016) schreiben, gibt es bereits eine Fülle an wissenschaftlichen Erkenntnissen im Bereich der Öko- und Ethohydraulik, welche bis ins 18. Jahrhundert reichen. Dabei stellt es sich jedoch als äußerst schwierig heraus, einen guten Überblick zu bekommen. Es ist nicht nur wichtig die Forschungsergebnisse zu verarbeiten, sondern auch eine einheitliche Methodik zu nutzen, welche diese Erkenntnisse vergleichbar macht. Daher knüpft die vorliegende Arbeit an dieses Defizit an und gibt bereits zu Beginn eine Zusammenfassung relevanter Grundlagen.

Nestler et al. (2016) bekräftigen ebenso, dass es im Forschungsbereich der Ethohydraulik an „guiding Principles“ fehlt: sei es bezüglich Konzepten zur Orts- und Zeitmessung, Methoden,

um mit Unsicherheiten umzugehen oder Skaleneffekte zu quantifizieren oder auch einfach hinsichtlich einheitlicher Terminologien. Ihre Empfehlung ist es daher, disziplinspezifische Hilfsmittel so zu modifizieren, dass sie für die inter- oder hier auch transdisziplinäre Anwendung angepasst werden. Außerdem müsse man diese Grundlagen zukünftig auf Hochschulebene an zukünftige Generationen vermitteln. Das von Nestler et al. (2016) beschriebene Defizit führt außerdem dazu, dass es oft keine einheitliche Vorgehensweise bei der Datenaufnahme und -analyse ethohydraulischer Untersuchungen gibt, was Studien dann nicht vergleichbar macht und es erschwert, den bestehenden Wissenspool sinnvoll zu erweitern. Folglich existieren die Studien meist parallel, ohne sich gegenseitig zu ergänzen und ein großes Gesamtbild zu schaffen.

An den genannten Punkten sollen die Ziele der vorliegenden Arbeit angreifen, weshalb die folgenden Forschungsgegenstände definiert werden:

Literaturrecherche: Grundlagen zum Fisch und der Hydraulik

- *Umfangreiche Darstellung relevanter Grundlagen, um einen Überblick über den bisherigen Stand der Wissenschaft zu ermöglichen und damit vor allem jungen Wissenschaftlern eine übersichtliche Basis für wichtige Aspekte ethohydraulischer Forschung zu liefern.*

Forschungsgegenstand 1 – Ethologische und hydraulische Parameter

- *Welche ethologischen und hydraulischen Parameter können für ethohydraulische Untersuchungen zielführend genutzt werden?*
- *Wie können diese Parameter messtechnisch und numerisch evaluiert und analysiert werden?*

Forschungsgegenstand 2 – Charakterisierung von Strukturen und Verhalten

- *Welche Parameter/Informationen gehen von wasserbaulichen Strukturen aus?*
- *Wie kann Fischverhalten an wasserbaulichen Strukturen kategorisiert werden?*

Forschungsgegenstand 3 – Ethohydraulische Modellierung

- *Wie können die Erkenntnisse dieser Arbeit zukünftig in ethohydraulischen Modellen sinnvoll eingesetzt werden?*

Zunächst ist es also wichtig zu analysieren, welche ethologischen und hydraulischen Parameter ggf. untersucht und zielführend angewendet werden können, aber auch, wie diese Parameter evaluiert und analysiert werden können. Dafür ist ein Verständnis über das Sinnessystem aquatischer Lebewesen sowie zur hydraulischen Messtechnik, Numerik, Strömungsmechanik und Datenanalyse essentiell.

Des Weiteren ist es wichtig Informationen, Parameter und Signaturen zu identifizieren, die charakteristisch für wasserbauliche Anlagen sind und zukünftig mit dem Fischverhalten in Verbindung gebracht werden können. Entsprechend muss auch eine gemeinsame Grundlage für mögliche Verhaltensweisen von Fischen geschaffen werden. Auch hier gibt es keine einheitliche Terminologie und es kann bisher oft nur erahnt werden, ob verschiedene Studien dieselben Verhaltensweisen charakterisieren.

Zuletzt kann alles in Empfehlungen zur Weiterentwicklung der ethohydraulischen Modellierung zusammengeführt werden. Die Modellierung bezieht sich folglich nicht auf ein reines Computermodell, sondern es findet eine allgemein physikalische, numerische und auch hybride Betrachtung ethohydraulischer Modellansätze statt.

Um den transdisziplinären Gedanken der Ethohydraulik zu berücksichtigen, wird der Anspruch erhoben, mit dieser Arbeit sowohl Biologen als auch Ingenieure und ggf. weitere Fachrichtungen gleichsam anzusprechen und die Inhalte verständlich zu vermitteln. Gleichzeitig werden jedoch zusätzliche Eingrenzungen des Forschungsfeldes vorgenommen: Es wird sich zunächst rein auf das hydraulisch-reaktive Verhalten von Fischen beschränkt, wobei andere aquatische Lebewesen (wie z.B. Makrozoobenthos) unberücksichtigt bleiben. Ebenso wird dieses Verhalten eher kleinräumig mit hydraulischen Signaturen an wasserbaulichen Anlagen in Verbindung gebracht. Die Analyse der großräumigen Wanderung, die Populationsentwicklung und die Habitatnutzung ist von weit mehr in- und extrinsischen Einflüssen abhängig, weshalb der Fokus hier auf dem kleinräumigen Verhalten an anthropogen geschaffenen Strukturen liegt, um die Tiere an jenen Orten gezielt zu leiten.

1.4 Aufbau

Einen ersten Überblick über die Inhalte und den Aufbau dieser Arbeit bietet **Abbildung 1.3**.

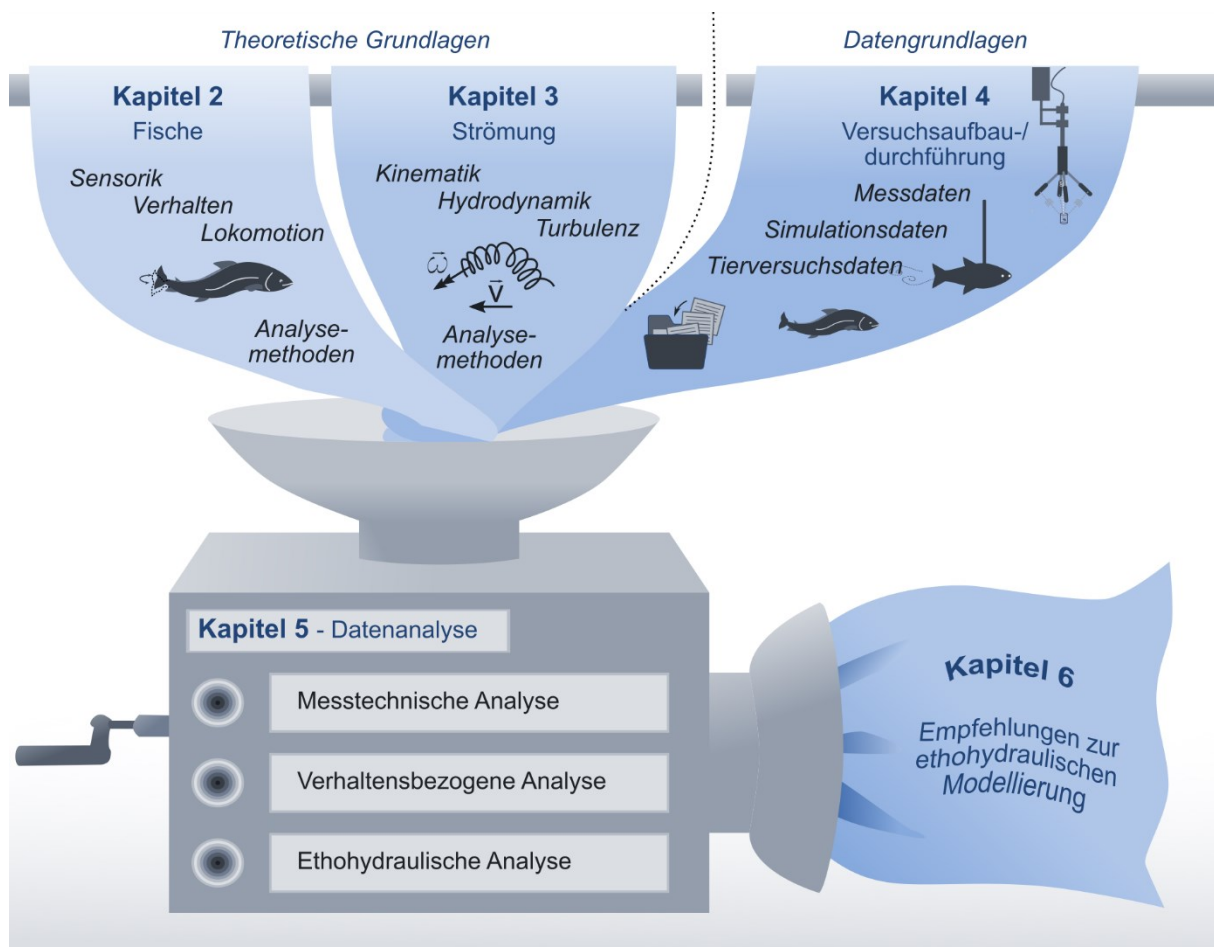


Abbildung 1.3: Aufbau der Hauptkapitel der Dissertationsschrift

Um die Basis für die durchgeführten Analysen zu schaffen, werden zunächst die wichtigsten relevanten biologischen und hydraulischen Grundlagen vermittelt.

Daher steht in **Kapitel 2** der Fisch im Vordergrund. Im Detail wird auf dessen Wahrnehmung mithilfe seiner verschiedenen sensorischen Systeme von der mechanosensorischen Seitenlinie über den Magnetsinn bis hin zu den Augen eingegangen und der aktuelle Stand des Wissens dargestellt. Nachdem damit die Mechanismen zur Rezeption verschiedener Umweltreize erläutert wurden, kann auf das daraus resultierende Verhalten der Tiere aufgrund eben dieser Reize eingegangen werden. Das Wanderverhalten und die Ausrichtung nach verschiedenen Reizarten (Taxis) wird genauer beschrieben sowie aktuell in der Ethohydraulik verwendete Begrifflichkeiten zusammengefasst. Des Weiteren wird auf die Bewegung (Lokomotion) des Fischkörpers in der Strömung selbst eingegangen, denn nach der sensorischen Aufnahme von Informationen folgt beim motivierten Tier die motorische Bewegung. Orientierung und Fortbewegung zählen außerdem zum Verhalten und sind in der Ethohydraulik daher von besonderer Relevanz. Am Ende des Kapitels werden dann aktuell eingesetzte Methoden und Analyseverfahren zur Beobachtung der Tiere und zur Extraktion relevanter Daten vorgestellt. Dadurch werden einige wesentliche Grundlagen gegeben, um eine bessere, kausale Verknüpfung zwischen Fischverhalten und einem hydraulischen Reiz zu ermöglichen.

In **Kapitel 3** wird der Fokus dann auf die Strömung gelegt. Zunächst wird die reine Bewegung der Strömung beschrieben und deren reine Formen Translation, Rotation, Scherung und Kompression vorgestellt. Anknüpfend daran wird erläutert, warum sich das Fluid bewegt: Im Bereich der Hydrodynamik findet eine Betrachtung der wirkenden Kräfte statt und es wird ein Einstieg in die Grundlagen der turbulenten Strömung, z.B. bezüglich der statistischen und strukturellen Betrachtungsweise, gegeben. Basierend auf den beschriebenen Grundgleichungen wird am Ende des Kapitels auf die notwendigen Diskretisierungen im Bereich der Messtechnik und numerischen Simulation eingegangen. Nicht zuletzt wird auch bezüglich dieser Themen der in der Ethohydraulik aktuell verwendete Stand der Wissenschaft zur Messung und Berechnung relevanter Feldgrößen beschrieben.

Der Arbeitsablauf zur Aufnahme der in der Arbeit verwendeten Daten wird in **Kapitel 4** erläutert. In der ethohydraulischen Versuchsdurchführung werden sowohl ethologische als auch hydraulische, messtechnische und numerische Daten näher untersucht. Somit ergibt sich ein hybrider Ansatz für die spätere Betrachtung der ethohydraulischen Modellierung. Es wird in dem Kapitel außerdem auf eine neu entwickelte Messtechnik, die Fische sinnessonde (FSS), eingegangen sowie die Versuchsaufbauten und -durchführung detailliert beschrieben.

In **Kapitel 5** finden neue Ansätze und Methoden zur Datenanalyse Anwendung, für welche die Kapitel 2 bis 4 die grundlegenden Eingangsinformationen liefern. Dafür werden zuerst die Messdaten der FSS umfangreich analysiert, diese bekannten Literaturergebnissen gegenübergestellt und es wird der Einsatz der neuen Messtechnik selbst bewertet. Da Messungen in dieser Art und in diesem Umfang, wie sie in dieser Arbeit vorliegen, nach bestem Wissen noch nicht durchgeführt wurden, offenbart sich hier für die Zukunft noch ein großes Potential für weitere Forschung. Während der Fokus im ersten Unterkapitel zunächst auf der Messtechnik liegt, findet im nachfolgenden Unterkapitel eine genauere Betrachtung neuer Ansätze bezüglich der Auswertung verhaltensbezogener Parameter statt. Zuletzt wird auf wichtige Aspekte einiger bisher verwendeter hydrodynamischer Parameter eingegangen.

Zusammenfassende Empfehlungen zur ethohydraulischen Modellierung, eine Anknüpfung an die definierten Forschungsfragen sowie eine Darlegung von aus der Arbeit resultierenden neuen Hypothesen sind in **Kapitel 6** zu finden. Hier werden die wesentlichen Erkenntnisse noch einmal prägnant dargelegt und in den Kontext der ethohydraulischen Modellierung eingeordnet.

Die Arbeit schließt mit einem Fazit in **Kapitel 7** ab und wird am Ende durch einige Anhänge ergänzt.

Zuletzt sei noch erwähnt, dass im Rahmen der finalen Analyse sowie der erarbeiteten Empfehlungen die anfänglich erläuterten Grundlagen eine große Rolle spielen und eine wichtige Basis für das Verständnis zur „ethohydraulischen Modellierung“ darstellen. Eine Zusammenführung der verschiedenen ethohydraulisch relevanten Fachdisziplinen in einer Form und einem Umfang, wie dies hier vorgenommen wurde, fand nach bestem Wissen bisher noch nicht statt. Mit Hinblick auf den transdisziplinären Charakter der Ethohydraulik ist eine ganzheitliche Betrachtung jedoch dringend nötig. Der interessierte Leser kann daher gezielt einzelne Kapitel ansteuern oder direkt zur spezifischen, in der Arbeit durchgeführten Analyse springen.

2 Fische: Sinne, Verhalten, Beobachtung

*Es gibt keine Wahrheit.
Es gibt nur Wahrnehmung.
(Flaubert 1821-1880)*

In diesem Kapitel wird auf die biologischen Grundlagen zur Wahrnehmung von Fischen eingegangen. Natürlich bietet die aquatische Umwelt viele verschiedene Einflüsse, die gebündelt auf ein Lebewesen einwirken. In dieser Arbeit wird sich jedoch vorrangig auf die hydraulischen Komponenten fokussiert, um spezifisch die Einwirkung von Strömungsparametern auf die aquatische Fauna herauszuarbeiten. Aus diesem Grund liegt der Strömungssinn (den der Mensch nicht besitzt) im Fokus der folgenden Betrachtungen. Das Seitenlinienorgan (eng. *lateral line organ*) liegt dabei in seiner Art der Wahrnehmung zwischen dem Tastsinn und dem Hören und bietet Fischen und einigen Amphibien die Möglichkeit sich im Dunkeln in der Strömung zu orientieren sowie zu reagieren. Der folgende Abschnitt fokussiert auf essentielle biologische Grundlagen, um den Zusammenhang von hydraulischen Parametern und dem Verhalten speziell von Fischen zu verstehen.

2.1 Morphologische Grundlagen

Da Fische bereits seit vielen Millionen Jahren die Erde besiedeln, konnte sich eine enorme Artenvielfalt entwickeln, die jedoch aktuell aufgrund von Überfischung sowie Gewässersegmentierung dezimiert wird. Allein die echten Knochenfische (s.u.) werden durch rund 20.000 verschiedene Arten repräsentiert (Wootton 1990). Diese verschiedenen Arten werden im Bereich der Fischkunde (*Ichthyologie*) genauer betrachtet. Dabei gibt es zahlreiche Unterteilungen – bspw. nach ihrer Zugehörigkeit zu Fischfamilien, nach ihrem Schwimmverhalten, nach ihrer Körperform und ihrem Körperaufbau. Die Tiere haben sich im Laufe der Entwicklung an ihren Lebensraum angepasst und dadurch unterschiedliche Merkmale ausgebildet, sei es die Maulform für eine optimierte Nahrungsaufnahme oder die Anpassung der Sinneszellen. Aufgrund ihrer spezifischen Körperform können Fischen beispielsweise bestimmte Aufenthaltsbereiche im Gewässerquerschnitt zugeordnet werden: sohlennahe (benthal), ufernahe (litoral) oder auch im Freiwasser (pelagial). Auch längs eines Gewässers ergeben sich aufgrund seiner hydromorphologischen Eigenschaften und damit verschiedenartigen Habitate unterschiedliche Artzusammensetzungen, weshalb die allgemeine Fließgewässerzonierung ((Epi-, Meta-, Hypo-) Rhithral,

(Epi-, Meta-, Hypo-) Potamal) auch durch Leitfischarten beschrieben werden kann (Obere und untere Forellenregion, Äschenregion, Barbenregion, Brachsenregion und Kaulbarsch-Flunder-Region) (DVWK 1996; Illies 1961). Allgemein besitzen sie jedoch alle eine strömungsgünstige Form (z.B. Spindel-/Torpedo-, Schlag-, Pfeil-, Boden- oder Hochrückige Form, Seifert 1983), die einen geringen Druckwiderstand in der Strömung bewirkt, wodurch die Tiere sich energiesparend fortbewegen oder auch ihre Position in der Strömung halten können. Zauner und Eberstaller (1999) geben weiterhin einen Überblick über die Klassifizierungsschemata bezüglich der Strömungspräferenzen (rheophil, indifferent, limnophil usw.) sowie dem Strukturbezug der Fische.

Aufgrund ihres kalkhaltigen Skeletts gehören die meisten Fische in den europäischen Binnengewässern zu den Knochenfischen (Osteichthyes) bzw. den echten Knochenfischen (Teleostei). Sie besitzen weiterhin mehrere Flossen, die zum Vortrieb (Schwanzflosse), zur Navigation oder auch zur Stabilisation dienen. Da der Fischkörper eine größere Dichte besitzt als Wasser und somit bei Stillstand langsam zur Gewässersohle sinken würde, besitzen viele Fischarten zur vertikalen Bewegung eine sogenannte Schwimmblase. Durch diesen gasgefüllten Raum (meist ein Gemisch aus Sauerstoff, Stickstoff und Kohlendioxid) wird die mittlere Körperdichte auf einen Wert kleiner als die von Wasser reduziert und der Fisch schwebt im Wasserkörper – die Gasmenge kann und muss er selbst regulieren (Storch und Welsch 2009). Zusätzlich nutzen viele Arten die Schwimmblase auch als eine Art Verstärker für gesendete oder empfangene Schallsignale (Moyes et al. 2008). Da Fische weder ein Trommelfell noch eine Gehörschnecke besitzen, wird der Hörschall nämlich durch am Körper entstehende Vibrationen vom Innenohr aufgenommen (Campbell et al. 2008). Im Innenohr befindet sich neben dem Gehör außerdem das vestibuläre Labyrinth, welches den Gleichgewichtssinn darstellt.

Weitere Sinnesorgane des Fisches sind die Augen, das Maul (ggf. mit Barteln), die Nase bzw. Riechgrube, die temperatur- und druckempfindliche Haut sowie auch die Seitenlinie (siehe **Abbildung 2.1** und Abschnitt 2.2). Die Riechgrube dient dabei nicht zur Aufnahme von Sauerstoff, sondern für die Wahrnehmung chemischer Substanzen. Zur Aufnahme von Sauerstoff öffnet der Fisch sein Maul und lässt sauerstoffreiches Wasser einströmen. Nach dem Schließen des Mauls durchströmt das Wasser die Kiemen, wobei ein Austausch von Sauerstoff und Kohlendioxid stattfindet, und verlässt daraufhin über die geöffneten Kiemendeckel den Fischkörper.

Die Muskulatur eines Fisches wird im Wesentlichen in zwei Typen unterschieden: weiße und rote Muskulatur. In **Abbildung 2.1** sind die beiden Muskeltypen sowie deren Faltung und Anordnung für den Schwanzbereich dargestellt. Im Bereich des Rumpfes befindet sich unterhalb des Skeletts zwischen den seitlichen angeordneten Muskeln noch die Bauchhöhle, welche die Organe beinhaltet. Die rote Muskulatur verläuft in einem schmalen Streifen unter dem Seitenlinienorgan sowie in der Basis der einzelnen Flossen. Sie ist gut durchblutet und ermüdet nur langsam, weshalb diese Ausdauerermuskeln für langsames Dauerschwimmen geeignet sind. Die weiße Muskulatur, welche einen Großteil des Körpergewichts ausmacht, ist hingegen für ein kurzzeitiges Schwimmen in schnellen, kräftigen Stößen geeignet. Diese Schnellkraftmuskeln sind weniger gut durchblutet und ermüden rascher, erreichen dafür aber auch eine höhere Kontraktionsfrequenz als die, welche die rote Muskulatur bei maximaler Leistungsfähigkeit erreichen kann. Manche Tiere besitzen außerdem noch rosa Muskulatur (eng. *pink*), die einen Übergang zwischen den beiden Typen darstellt (Tudorache et al. 2013). Durch wechselseitige Kontraktion der Seitenmuskeln bewegt sich der Fisch dann auf charakteristische Weise fort (siehe

Abschnitt 2.4; obige sowie weitere Informationen: Bone 1975; Hildebrandt et al. 2021; Jobling 1995; Maddock et al. 1994; Moyes et al. 2008; Rome 1994; Videler 1993).

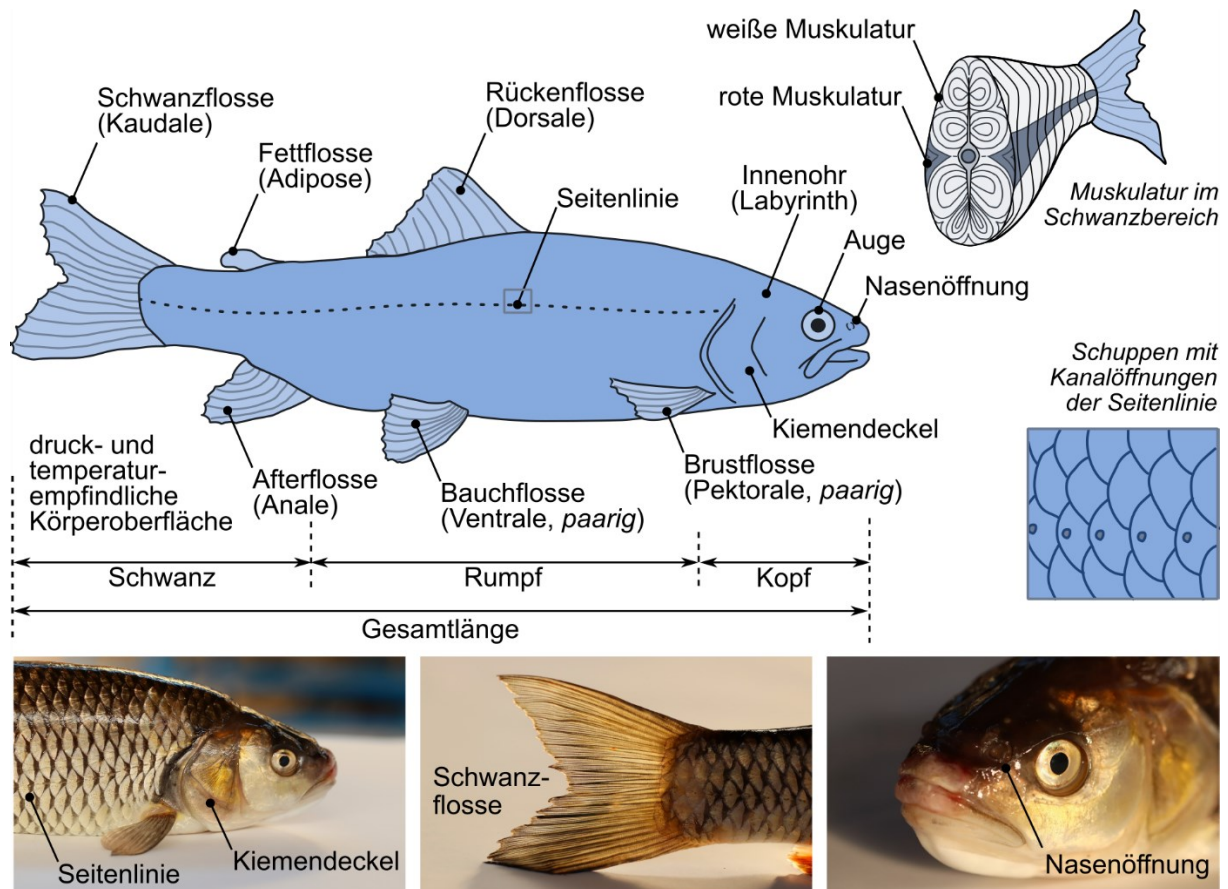


Abbildung 2.1: Der Fischkörper und einige seiner morphologischen Aspekte

2.2 Sensorische Systeme

Die sensorischen Systeme von Lebewesen reagieren auf Energie, die in unserer Umwelt in verschiedener Form zur Verfügung gestellt wird und dienen somit als Schnittstelle zwischen Lebewesen und Umwelt. So finden eine Mittelung, Verzerrung und Filterung der Daten statt, welche sich von der Aufnahme des Reizes, über die Weiterleitung im zentralen Nervensystem bis hin zur Verarbeitung im Gehirn erstreckt. Die detaillierten zeitlichen und räumlichen Charakteristika verschiedener Reizmuster aus der Umwelt (man betrachte hier bspw. die Eigenschaften der Turbulenz) sind meist extrem komplex. (Barth und Schmid 2001)

Auch wenn die Energie in der Mechanik überwiegend durch kinetische und potentielle Anteile beschrieben wird, erscheint in der Sinnesbiologie eine Unterteilung in andere Kategorien sinnvoller, welche den einzelnen Sinneszellen als Rezeptoren zugeordnet werden können: Strahlungsenergie, mechanische Energie, elektrische Energie, Wärmeenergie, chemische Energie – wobei sich diese in biologischen Prozessen meist überlagern. (Moyes et al. 2008)

Der Körper bedient sich also sensorischer Messtechnik, um sich in seiner Umgebung zurechtzufinden. Dabei nimmt das Tier mehrere Reize als Multiparameter zeitgleich wahr. Zum Verständnis des Zusammenhangs zwischen dem adäquaten Reiz, der Wahrnehmung über ein Sinnesorgan und dem resultierenden Verhalten müssen alle drei Aspekte durchdrungen werden. Die

Schwierigkeit liegt dabei vor allem in der Vielzahl einwirkender Reize und der individuellen Vorerfahrung – wie Frings und Müller (2014) schreiben: „Der eigentliche Sinnesreiz ändert sich nicht – trotzdem kippt jedes Mal unsere Wahrnehmung zugunsten des neu gefällten Urteils.“ Zusätzlich tritt aufgrund vielfältiger Einflüsse ein „Rauschen“ auf, welches die eigentlichen Signale maskieren kann und wodurch die eigentliche Information möglicherweise nicht mehr herausgelesen werden kann. Auch die Datenverarbeitung im Gehirn (zwischen Reizwahrnehmung und Verhalten) spielt dabei eine bedeutende Rolle.

Die Wahrnehmung der von „außen“ einwirkenden Reize wird als Exterozeption bezeichnet, während die Wahrnehmung des eigenen Körpers zur Interozeption zählt. Letzteres kann dabei noch in die Propriozeption, welche die Wahrnehmung der Lage und Bewegung des Körpers beschreibt, und die Viszerozeption, welches die Wahrnehmung der Organtätigkeit beinhaltet, unterteilt werden - diese Informationen werden meist nicht bewusst verarbeitet (Frings und Müller 2014).

Mithilfe welcher Sinnesorgane ein Fisch verschiedene Reize wahrnehmen kann, wird im Folgenden erläutert. Dabei werden Sinnesorgane mit deutlichem Bezug zur Orientierung in der Strömung detaillierter betrachtet, wobei die Wahrnehmung stets eine multimodale Aufgabe darstellt und Lebewesen wann immer möglich, mit allen Sinnen möglichst viele Informationen über ihre Umgebung sammeln (Mogdans und Bleckmann 2012). Montgomery et al. (2000) beschreiben die wichtigsten Sinnesorgane für den Lebensraum Gewässer folgendermaßen: „Sensorische Verarbeitung der Wasserströmung beinhaltet mehrere Sinnesmodalitäten, welche das Innenohr, das Sehen, den taktilen Sinn und das mechanosensorische Seitenlinienorgan einschließen. Das Innenohr detektiert Beschleunigungen des gesamten Körpers, die durch die Strömung oder die Turbulenz entstehen, während optische und taktile Eindrücke eine translatorische Bewegung gegenüber einem Referenzrahmen signalisieren. Die Epidermalneuromasten der Seitenlinie detektieren die Strömung entlang der Körperoberfläche [...] und tragen zur Detektion regionaler Strömungsdifferenzen in bestimmten Körperzonen bei.“ [übersetzt aus dem Englischen] Als hydrodynamisch-sensorisches System kann das Seitenlinienorgan für alle Fische und die meisten aquatische Amphibien jedoch als wichtigstes Sinnesorgan bezeichnet werden (Bleckmann et al. 2001), weshalb darauf im Folgenden der Fokus gelegt wird. Es besteht hier jedoch kein Anspruch auf Vollständigkeit.

2.2.1 Mechanosensorische Seitenlinie

Das Seitenlinienorgan wird oft auch als Strömungssinn oder Ferntastsinn der Fische bezeichnet. Seine mechanosensorischen Haarsinneszellen ähneln vom Aufbau her jenen Haarsinneszellen in den Bogengängen des menschlichen Innenohrs, jedoch sind sie beim Fisch beidseitig über die gesamte Körperlänge verteilt, sodass sie großflächig selbst feinste Schwankungen im Strömungsverhalten detektieren können. Dabei ist meist ein großer Strang entlang der Flanke zu erkennen, der sich in Richtung des Kopfes stark verzweigt und dort konzentriert (Ristroph et al. 2015).

Bei den Sinneszellen der Seitenlinie wird zwischen den **Epidermal-** und den **Kanalneuromasten** unterschieden (**Abbildung 2.2**). Beide Arten von Sinneszellen reagieren auf mechanische Beanspruchung als adäquaten Reiz, d.h. auf einfache Auslenkung, die durch eine auf sie wirkende Scherkraft erzeugt wird (Clauss und Clauss 2007). Epidermalneuromasten (eng. *superfi-*

cial neuromasts) sitzen direkt auf der Haut und haben somit direkten Kontakt mit der umgebenden Strömung, während die Kanalneuromasten (eng. canal neuromasts) sich in einem Kanal entlang der Körperflanken befinden, der sich im Bereich des Kopfes stark verzweigt. Der Kanal steht durch regelmäßige Poren mit dem umgebenden Wasser in Verbindung, wobei sich ein Neuromast mittig zwischen zwei Poren befindet. (Bleckmann 1994; Bleckmann et al. 2004b)

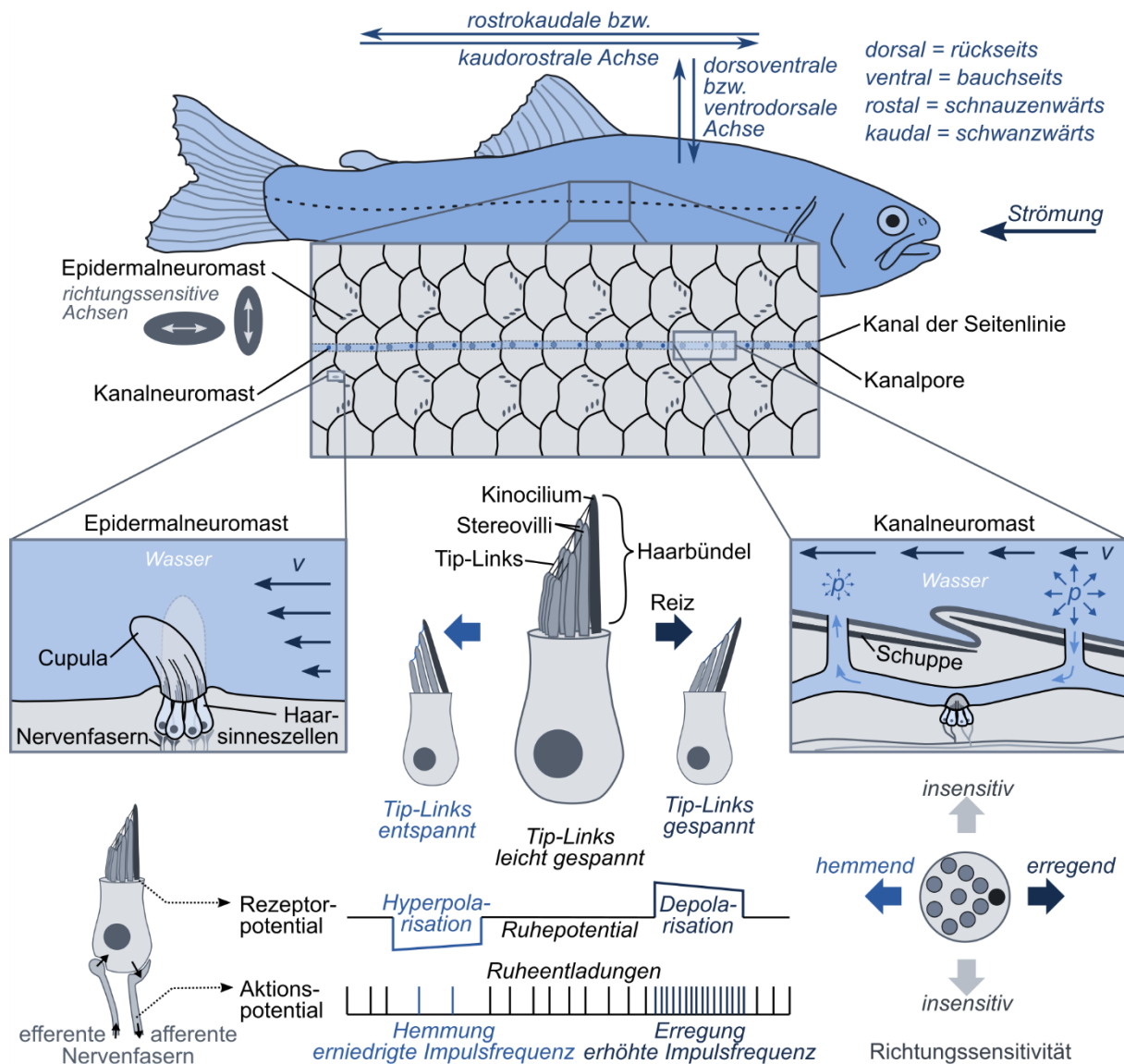


Abbildung 2.2: Vereinfachte Darstellung der Seitenlinie mit Kanal- und Epidermalneuromasten (Webb und Ramsay (2017) kritisieren in ihrem Artikel die ungenaue Abbildung des Seitenlinienorgans in vielen Fachbüchern und Artikeln und geben einen Überblick über verschiedene neu gezeichnete Variationen) sowie dem auslösenden Reiz und der Auslenkung der Zellen; durch die mechanische Auslenkung der richtungssensitiven Zelle wird in der afferenten (zum Gehirn hin) Nervenfasern eine entsprechende Frequenz an Aktionspotentialen ans Gehirn transportiert (Informationen und einzelne Bildausschnitte in Anlehnung an im Text genannte Quellen u.a. Bleckmann et al. 2004b; Hildebrandt et al. 2021; Müller und Frings 2009; Smith 2000)

Der Reiz, die Haarsinneszellen und das Aktionspotential

Die Haarsinneszellen bestehen aus einem randständigen Kinocilium und einer Vielzahl an Stereovilli, deren Länge in Richtung des Kinocilium gleichförmig zunimmt. Diese fingerartigen Strukturen sind von einer gallertartigen Masse überdeckt, der sogenannten Cupula. Durch die

beschriebene, asymmetrische Formation von Kinocilium und Stereovilli erhält die Zelle ihre Richtungsabhängigkeit (Flock und Wersäll 1962; Kalmijn 1988b). Unterschiedlich ausgerichtete Zellen werden daher auch von verschiedenen Afferenzen (zum Gehirn hin führende Nervenfasern) innerviert (Mogdans und Bleckmann 2012).

Die Cupula ragt bei den Epidermalneuromasten direkt in die freie Wasserströmung (bzw. deren Grenzschicht) und bei den Kanalneuromasten in die wassergefüllten Kanäle der Seitenlinie. In beiden Fällen erfolgt eine Auslenkung aufgrund der durch die Wasserbewegung erzeugten Scherbeanspruchung des Neuromasten, wobei lediglich ein Aktionspotential (eine Reizantwort der Zelle) ausgelöst werden kann, wenn der Reiz in Richtung der Sensitivität der Zelle verläuft – also entsprechend der Ausrichtung des Kinociliums. Die einzelnen Stereovilli sowie das Kinocilium sind durch Verbindungsfilamente – sogenannte Tip-Links – miteinander verbunden, welche bei richtungssensitiver Auslenkung in der Symmetrieebene der Zellen gedehnt werden und dadurch Ionenkanäle öffnen (Hudspeth 1989). Eine Cupulabewegung im Bereich von nur wenigen Zehntel Nanometern ist ausreichend (Bleckmann et al. 2004b). Eine Auslenkung senkrecht zur Symmetrieebene bewirkt hingegen keine Dehnung der Tip-Links und die Ionenkanäle bleiben geschlossen (siehe **Abbildung 2.2**).

Die Nervenzellen besitzen in ihrem Ausgangszustand ein negatives Potential (Ruhemembranpotential), welches durch die genannte Öffnung der Ionenkanäle – von den Stereovilli in Richtung des Kinocilium – in positiver Richtung verringert wird (Depolarisation). Überschreitet die Depolarisation einen bestimmten Wert (Schwelle), werden weitere Ionenkanäle aktiviert, es entsteht ein positives Rezeptorpotential sowie daraus resultierend ein Aktionspotential in der Nervenzelle, welches über das Zentralnervensystem ans Gehirn weitergeleitet wird. Es folgt dann eine kurze Zeitspanne, in der die Zelle kein neues Aktionspotential auslösen kann, da die Ionenkanäle erst wieder in ihren Ausgangszustand zurückkehren müssen (die Zelle ist dann refraktär). Es gibt dabei nur die beiden Zustände der Schwellenüberschreitung (Auslösung eines Aktionspotentials) oder der Unterschreitung (kein Aktionspotential) – die Amplitude ist folglich immer gleich groß. Die Stärke des Reizes bzw. hier der Auslenkung des Neuromasten wirkt sich damit eher auf die Frequenz der hintereinander gefeuerten Aktionspotentiale aus, ist jedoch durch die Sättigung des Rezeptors sowie die Refraktärzeit des anknüpfenden Axons begrenzt (Moyes et al. 2008). Werden aufgrund einer längeren Auslenkung und Depolarisation mehrere Aktionspotentiale nacheinander ausgelöst, wird dies als Salve bezeichnet (Frings und Müller 2014). Die Feuerungsrate an Aktionspotentialen gibt dadurch Aufschluss über die Amplitude bzw. die Stärke des Reizes sowie bei periodischen Signalen auch über deren Phase (eng. *phase-locking*; Chagnaud und Coombs 2014). Auch in Ruheposition feuern die Nervenzellen unregelmäßig Aktionspotentiale, da die Ionenkanäle leicht „lecken“ (Ruheentladung).¹ Neben der erwähnten Depolarisation gibt es auch die Hyperpolarisation, bei der die Zelle in der Symmetrieebene in Richtung der Stereovilli ausgelenkt wird. Dabei ändert sich das Vorzeichen des Potentials und die Zelle wird gehemmt (**Abbildung 2.2**). Die Feuerungsrate wird gegenüber der Ruheentladung reduziert (Smith 2000). Dijkgraaf (1952) stellte außerdem fest, dass nach dem Ende der Reizung einer Sinneszelle als Nachwirkung eine Impulsfrequenzänderung in die entgegengesetzte Richtung stattfindet.

¹ Laut Dijkgraaf (1952) war Hoagland (1933) der Entdecker der spontanen Aktivität der Sinneshügel. Dabei zeigte Hoagland (1933) in seinen Versuchen am Wels außerdem, dass diese spontane Feuerungsrate mit steigender Temperatur zunahm.

Vereinfacht kann man folglich die zeitliche Abfolge vorhandener oder fehlender Aktionspotentiale also als eine Codierung des auslösenden, überschwelligem Reizes sehen. Eine Art Signal, welches den adäquaten Reiz widerspiegelt und entlang von Nervenbahnen zum Gehirn weitergeleitet wird, wo dessen zeitliche Abfolge wiederum in eine Umweltinformation decodiert werden kann.

Die Weiterleitung ans Gehirn

Über die afferente Nervenfasern wird die überschwellige Reizinformation ans zentrale Nervensystem weitergeleitet, dort in verschiedenen Arealen verarbeitet und resultiert in einem komplexen Bild der Strömung (Bleckmann et al. 2004b). Dabei wird zwischen dem anterioren Seitenliniennerv (ALLN – *anterior lateral line nerve*) und dem posterioren Seitenliniennerv (PLLN – *posterior lateral line nerve*), welche die Impulse von Sinneszellen aus unterschiedlichen Arealen des Fischkörpers weiterleiten (Heldmaier und Neuweiler 2003; Müller 1993).

Versuche mit Farbstoffen haben weiterhin gezeigt, dass im Gehirn des Fisches eine relative Abbildung der Lage der Körperteile und damit auch der Sinnesorgane gegeben ist – eine sogenannte Somatotopie (Bleckmann et al. 2004b; Plachta et al. 2003). So deuten Untersuchungen auch darauf hin, dass Neurone im Mittelhirn den Ort eines am Fisch vorbei bewegten Objektes abbilden (Bleckmann 1994). Die Kopfregion ist bei der Abbildung aufgrund der Vielzahl an Sinneszellen überrepräsentiert und sehr sensibel (Hildebrandt et al. 2021). Dies mag auch daran liegen, dass es sich bei dem Kopf, um den eher unbeweglichen Teil handelt, der somit weniger Rauschen durch die körpereigene Bewegung erfährt (Coombs und Braun 2003). Die primären, von den Rezeptorzellen abgehenden Afferenzen werden im Wesentlichen in zwei Typen unterschieden: Typ-I konnte den Epidermalneuromasten und Typ-II den Kanalneuromasten zugeordnet werden (Engelmann et al. 2000). Dabei ist es zumindest in manchen Spezies zu beobachten, dass jeder Kanalneuromast einzeln, aber oft mehrere Epidermalneuromasten von einer Afferenz innerviert werden (Münz 1989). Coombs und Braun (2003) schlussfolgern daraus, dass das Kanalsystem eher für Aufgaben genutzt wird, die den Erhalt der räumlichen Information erfordern (z.B. für räumliche Gradienten). Im Epidermalsystem findet eher eine Mittelung (Glättung) der Informationen über die Körperoberfläche statt (Chagnaud und Coombs 2014) – z.B. für die Rheotaxis (siehe Abschnitt 2.3.2).

Entsprechend den Afferenzen gibt es auch im Gehirn getrennte Einheiten, welche die Informationen von Typ-I und Typ-II verarbeiten. Zusätzlich wurden jedoch weitere Einheiten identifiziert, welche unterschiedliche Reizantworten aufweisen. Plachta et al. (2003) gehen bspw. auf einen Bereich ein, der beim Nachklingen der Strömung anspricht. Mogdans et al. (2004) beschreiben demgegenüber zwei Bereiche, die beide auf Reize der Typ-I und Typ-II kombiniert antworten. Des Weiteren schreiben sie sowie auch Chagnaud und Coombs (2014), dass gegenüber der peripheren Seitenlinienfunktion recht wenig über die komplexe Verarbeitung und die Decodierung der Seitenlinieninformation im Gehirn bekannt ist. Die unterschiedlichen Signalantworten auf einen Reize zwischen Peripherie und Gehirn sind jedoch deutlich sichtbar (Bleckmann et al. 2003).

Neuromasten als Geschwindigkeits- und Beschleunigungsdetektoren

Die Auslenkung der Epidermal- und Kanalneuromasten werden mit unterschiedlichen hydraulischen Reizen verknüpft:

Da die Epidermalneuromasten auf der Haut sitzen und dem direkten Strömungsangriff ausgesetzt sind, wird deren Auslenkung mit der Geschwindigkeit des umgebenden Wassers in Verbindung gebracht. Aufgrund ihrer geringen Größe² befinden sie sich jedoch meist nicht in der freien Strömung, sondern in der Grenzschicht (siehe Abschnitt 3.2.5), welche sich um den Fischkörper herum ausbildet. Je länger die Cupula ist, desto weiter reicht sie in die freie Strömung und ist damit höheren Geschwindigkeiten ausgesetzt. Teyke (1990) folgert daraus, dass eine sensiblere Reaktion auf die Strömung möglich ist. Nach seinen Untersuchungen sind die Epidermalneuromasten im Kopfbereich des Fisches länger als im Schwanzbereich.

Die Kanalneuromasten befinden sich demgegenüber im Kanalsystem und stehen lediglich über zwei benachbarte Öffnungen mit dem Wasserkörper in Verbindung. Zu einer Strömung im Kanalsystem und damit einer Auslenkung der dort vorhandenen Neuromasten kommt es folglich nur bei einem Potentialunterschied zwischen den beiden Öffnungen – wenn dort also ein Druckgradient vorliegt. Eine Änderung des Drucks geht außerdem mit einer Geschwindigkeitsänderung bzw. mit einer Beschleunigung oder Verzögerung einher. Modellstudien zeigen außerdem, dass größere Kanalquerschnitte weniger sensitiv auf hohe Frequenzen und damit als eine Art Filter wirken (Bleckmann 1994).

Folglich geben unterschiedliche Quellen an, dass die Strömungsgeschwindigkeit den für Epidermalneuromasten relevanten Reiz darstellt und der Druckgradient bzw. die Beschleunigung jenen für Kanalneuromasten (**Abbildung 2.2**, z.B. Chagnaud et al. 2017; Engelmann et al. 2000; Kalmijn 1988b; Kroese und van Netten 1989; Mogdans und Bleckmann 2012; Windsor und McHenry 2009). Bei den Epidermalneuromasten kann es weiterhin vorkommen, dass relevante Signale durch einen dauerhaft auftretenden Strömungsreiz „maskiert“³ werden (Engelmann et al. 2000; Engelmann et al. 2002). Bei den in Kanälen geschützt positionierten Kanalneuromasten ist eine derartige Beeinflussung durch die Strömung hingegen nicht gegeben.

Ob ein Signal oder eine Information wahrnehmbar ist, wird nach Dusenbery (1992) durch das Signal-Rausch-Verhältnis (eng. *signal-to-noise ratio*) SNR bestimmt. Eine belastbare Detektion ist nur bei SNR-Werten größer eins gegeben - bei Werten, die wesentlich unter eins liegen, ist die Wahrnehmung hingegen nicht möglich (Dusenbery 1992). Gerade schnelle und in starker Strömung lebende Arten können also mithilfe der Kanalneuromasten relevante Informationen vom vorliegenden Grundrauschen durch die Strömung oder ihre Eigenbewegung trennen. Wie das hydrodynamische Hintergrundrauschen durch Fluktuationen der Wasserbewegung die Wahrnehmung der Fische stört, ist jedoch noch nicht abschließend bekannt (Bleckmann und Zelick 2009; Montgomery et al. 2009). Goulet (2010) und Voigt et al. (2000) schreiben jedenfalls, dass die Epidermalneuromasten zwar in der Strömung ihre Feuerungsrate erhöhen, einzelne Signale aber bis zu einem gewissen Grad trotzdem herausgefiltert werden können. Einige Wissenschaftler gehen außerdem auf einen adaptiven Filtermechanismus im Gehirn für die

² Durchmesser von Epidermalneuromasten meist $< \approx 100 \mu\text{m}$ (Coombs et al. 1988; Münz 1989) und Kanalneuromasten im Bereich von $\approx 100 \mu\text{m}$ bis 2 mm (Chagnaud und Coombs 2014); die Größe kann jedoch je nach Fischart sowie Position entlang des Körpers (Teyke 1990) stark variieren

³ Dies bedeutet in diesem Zusammenhang, dass ein durch ein bestimmtes Signal oder einen Reiz verursachte Aktionspotential nicht mehr ersichtlich ist. Das relevante Aktionspotential wird durch die Vielzahl von Aktionspotentialen, welche durch den dauerhaften Strömungsreiz erzeugt wurden, „maskiert“. Der Strömungsreize erzeugt folglich ein verrauschtes Signal.

Dektation von Signalen im Grundrauschen ein (Bodznick et al. 1999; Coombs und Braun 2003; Montgomery und Bodznick 1994).

Wahrnehmung der Fluktuationen und des stationären Strömungsanteils

In weiteren biologischen Untersuchungen zeigte sich, dass die Neuromasten trotz der Richtungssensitivität der einzelnen Haarsinneszellen nicht auf die stationären Anteile der Strömung (eng. *direct current – DC*), sondern nur auf deren Schwankungsanteile (eng. *alternating current – AC*) – die Fluktuationen um den Mittelwert – zu reagieren scheinen (Chagnaud et al. 2008a; Chagnaud et al. 2008b). Auch Molteno und Kennedy (2009) erwähnen, dass die meisten sensorischen Systeme nicht auf konstante Reize ansprechen. Tricas und New (1998) schreiben dies auch bezüglich des Elektrosinnes. Die Feuerungsrate der Aktionspotentiale der Seitenlinie korrelierte mit den Fluktuationen, zeigte jedoch keine Unterschiede bei der Strömung von Kopf zu Schwanz gegenüber der Strömung von Schwanz zu Kopf. Dies könnte mit der Adaption⁴ der Sinneszellen an stationäre Strömungsverhältnisse zusammenhängen, die auch bei auditiven Sinneszellen auftritt⁵ (Chagnaud et al. 2008a nach persönlicher Kommunikation mit S. van Netten). Bei der Adaption passen sich die Sinneszellen ihrer Umgebung an, d.h. wenn ein unverändert bleibender Reiz keine akute Gefahr darstellt, wird er als „biologisch uninteressant“ eingestuft (Frings und Müller 2014). Voigt et al. (2000) beschreiben jedoch, dass sie in ihren Untersuchungen zunächst keine Adaption feststellen konnten und auch Montgomery et al. (2009) bekräftigen, dass bei vielen Haarzellen in anderen Sinnessystemen ebenfalls keine Adaption vorzufinden ist. Sie lassen daher die Frage offen, ob die Wahrnehmung der stationären Strömung und deren Richtung mit dem Seitenlinienorgan möglich ist und heben hervor, dass weitere Forschung im Bereich der stationären Strömungswahrnehmung nötig ist.

Als weitere Möglichkeit beschreiben Mogdans und Bleckmann (2012) die Steuerung der Sensibilität der Neuromasten auf bestimmte Reizstärken durch die efferenten Nervenfasern (führen vom Gehirn weg), was nach deren Angaben bisher jedoch noch nicht in größerem Detail untersucht wurde. Zuvor stellten Roberts und Russell (1972) auf Basis ihrer Untersuchungen bereits dieselbe Behauptung auf. Sie fanden nämlich einen Zusammenhang zwischen der Eigenbewegung der Muskeln und der Aktivierung der efferenten Nervenfasern. Hier liegt die Vermutung nahe, dass jene Aktivierung die Sensibilität der Neuromasten verringert, um beispielsweise auch das selbsterzeugte Rauschen durch die eigene Körperbewegung zu vermindern. Dijkgraaf (1989) zieht hier konkret eine Reafferenz in Betracht, was bedeutet, dass das zentrale Nervensystem die aufgrund erwarteter, körpereigener Bewegung erzeugten Reize ausblenden kann. Auch Montgomery und Bodznick (1994) und Bak-Coleman et al. (2013) gehen auf eine Unterdrückung der Selbststimulation der Nervenzellen aufgrund der Eigenbewegung durch Areale im Gehirn und Steuerung der efferenten Zellen ein. Akanyeti et al. (2016) stellen außerdem die Vermutung auf, dass bei der Undulation des Körpers die Kopf- und Körperbewegungen so aufeinander abgestimmt sind, dass die Wahrnehmung am hochsensiblen Kopfbereich optimiert ist. Damit soll der Fisch zwischen der Eigenbewegung und den externen Einflüssen unterscheiden können. Eine finale Klärung gibt es folglich noch nicht, aber eine leichte Adaption Zellen wird dennoch vermutet (Chagnaud und Coombs 2014; persönliche Kommunikation mit H. Bleckmann).

⁴ Synonym wird auch „Adaptation“ verwendet.

⁵ Man vergleiche dies hier mit einem einfachen Hintergrundrauschen, welches der Mensch ebenfalls nach einer gewissen Zeit ausblenden kann, oder mit einem Geruch, der mit der Zeit verblasst.

Es gibt folglich noch keine Klarheit zur Wahrnehmung stationärer Strömungen. Alle Studien bestätigen jedoch die Richtungssensitivität der einzelnen Haarsinneszellen und deren Wahrnehmung von Schwankungen der Geschwindigkeit, wie sie bspw. in Untersuchungen mit Dipolreizen (Schwingungen um einen Mittelwert) oder auch mithilfe von (in Kreisbahnen) am Fischkörper vorbei bewegten Objekten auftreten (Mogdans und Bleckmann 1998; Mogdans und Bleckmann 2012). Ob die relative Geschwindigkeit zwischen der Strömung und dem Fischkörper sowie deren Richtung vielleicht sogar durch die Korrelation der Wirbelbewegungen entlang der Flanken des Fisches decodiert und rekonstruiert werden kann, ist ebenfalls noch nicht final belegt (Chagnaud et al. 2008b).

Zur Entwicklung und Morphologie

Die Morphologie des Sinnessystems kann stark variieren: Design, Verlauf und Anzahl der Seitenlinienkanäle sowie der Neuromasten variieren ebenso, wie die Anzahl und Ausrichtung der Sinneszellen. Die morphologischen Ausprägungen wurden in vielen Studien genauer untersucht (u.a. Beckmann et al. 2010; Coombs et al. 1988; Münz 1979; Schmitz et al. 2008; Spiller et al. 2017; Webb 1989a). Bezüglich der Epidermalneuromasten fällt dabei auf, dass deren Orientierung nicht immer in rostrokaudaler Achse (siehe **Abbildung 2.2**) verläuft, sondern auch schräg oder rechtwinklig (dorsoventral) dazu, und daher eine Richtungsartung möglich wird (Schwartz 1970; Schwartz und Hasler 1966). Chagnaud et al. (2008b) zeigen dies durch Kreuzkorrelationsfunktionen der Signale in unterschiedlichen Richtungen und bezeichnen die entstehenden Peaks als sogenannte „*spike trains*“.

Des Weiteren konnte gezeigt werden, dass die Dichte der Seitenlinienkanäle vor allem im Kopfbereich sehr hoch ist, dieser damit sehr sensitiv reagieren kann und die Kanaldichte mit dem Verlauf der Druckdifferenz längs des Fischkörpers korreliert (Ristroph et al. 2015). Die Sensibilität im Kopfbereich wird zusätzlich durch die dort vorhandenen verlängerten Epidermalneuromasten bekräftigt (siehe oben, Teyke 1990).

Die Morphologie des Seitenliniensystems ist bezüglich verschiedener Aspekte an den Lebensraum der Fische angepasst – beispielweise bezüglich der Anzahl der Haarbündel, der Größe sowie Form der Neuromasten oder des Durchmesser der Seitenlinienkanäle (z.B. Bleckmann 1994; Coombs et al. 1988; Engelmann et al. 2002; Teyke 1990). Die meisten Quellen stellen einen Bezug zwischen den Ausprägungen und der Anzahl an Kanal- und Epidermalneuromasten sowie dem Lebensraum der Tiere her. Beckmann et al. (2010) konnten hingegen die häufig zu lesende Vermutung, die Anzahl der Epidermalneuromasten korreliere mit den Strömungspräferenzen bzw. dem Habitat des Fisches, nicht direkt bestätigen. Sie analysierten dabei die Epidermalneuromasten zwölf verschiedener sowohl strömungsliebend (rheophil) als auch stillwasserliebender (limnophil) Fischarten, wobei sowohl die geringste als auch die höchste Anzahl an Epidermalneuromasten bei den rheophilen Arten vorlag, sodass sie einen Zusammenhang mit hoher Wahrscheinlichkeit als nicht gegeben sehen. Folglich konnte noch keine klare Aussage darüber getätigt werden, wie die Anpassung der Seitenlinie an dessen hydrodynamische Umwelt oder die Lokomotion des Fisches selbst erfolgt, wobei eine genauere Analyse der Mikrohabitate notwendig ist (Beckmann et al. 2010; Schmitz et al. 2008). Dennoch besteht die Vermutung, dass rheophile Arten ein ausgeprägteres Kanalsystem besitzen (Bleckmann 1994).

Der Frequenzbereich

In der Literatur wird vorrangig die Reaktion der Seitenlinie auf sich ausbreitende Wellen (AC Strömung) diskutiert⁶, wobei kaum auf die genaue Differenzierung zwischen dem sich ausbreitenden Schall (ohne Massentransport und Ausbreitung mit Schallgeschwindigkeit) und der Wasserströmung (mit Massentransport und geringere Ausbreitungsgeschwindigkeit) eingegangen wird. Der Wahrnehmungsbereich des Seitenlinienorgans liegt im Bereich niederfrequenter Wellen (Campbell et al. 2008). Die meisten Quellen nennen eine maximale Feuerungsrate der Afferenzen von 200 Hz, wobei dies artspezifisch variiert (z.B. Bleckmann et al. 2004b; Denton und Gray 1988; Goulet et al. 2008; Smith 2000).

Da die Frequenz der Feuerungsrate bis zu einem bestimmten Wert proportional zur Reizfrequenz ansteigt und die Phase eines Reizes in der Feuerungsrate der Aktionspotentiale kodiert ist, besteht die Möglichkeit, dass Fische verschiedene Frequenzen unterscheiden können (Frequenzselektivität)⁷. Bei Typ-I Afferenzen (ausgehend von Epidermalneuromasten) wurde festgestellt, dass die Antwort der Sinneszellen bei Reizfrequenzen im Bereich von $< 0,1$ Hz bis in den 10er-Hz-Bereich proportional zur Geschwindigkeit ist – mit einem Grenzwert der Sensitivität von 10^{-2} bis 10^{-5} m/s (Chagnaud und Coombs 2014). Demgegenüber antworten Typ-II Afferenzen (ausgehend von Kanalneuromasten) bei Reizfrequenzen im 10er- bis 100er-Hz-Bereich proportional zur Beschleunigung⁸ und folglich dem Druckgradienten zwischen zwei benachbarten Kanalporen (Bleckmann 1994; Bleckmann et al. 2004b). Als untere Grenzwerte für die Sensitivität werden Beschleunigungen von 10^{-6} m/s² bzw. ein Druck von 10^{-3} Pa/2 mm angegeben⁹. Die Epidermal- und Kanalneuromasten teilen sich folglich den Frequenzbereich auf, auf den sie ansprechen, wobei es keinen fixen Grenzwert gibt, sondern die Bereiche sich überlappen: die Epidermalneuromasten reagieren auf niedrige Frequenzen, während die Kanalneuromasten auf hohe Frequenzen reagieren und die niedrigen abdämpfen. Zusätzlich besteht eine Abhängigkeit der morphologischen Ausprägung der Sinneszellen bei der Wahrnehmung (Kroese und van Netten 1989; Montgomery et al. 1995). Enge Kanäle verstärken dabei hohe Frequenzen und dämpfen niedrige. Ebenso ist die anregende Frequenz sehr stark von den (mikro-)mechanischen Eigenschaften der Cupula abhängig (van Netten und Kroese 1989).

Beide Arten von Neuromasten besitzen folglich eine Filterwirkung, wobei man bezüglich der Art des Filters (Tief-/Hoch-/Bandpassfilter) verschiedene Meinung in der Literatur liest. An dieser Stelle wird die Definition von Chagnaud und Coombs (2014) als sinnvoll erachtet. Sie beschreiben die Epidermalneuromasten, die der Strömung unmittelbar ausgesetzt sind, als Tiefpassfilter (lassen tiefe Frequenzen passieren und stoppen hohe) und die Kanalneuromasten, die geschützt in Kanälen sitzen, eher als Bandpassfilter (lassen ein bestimmtes Band an Frequenzen passieren).

⁶ In Kapitel 5 wird dies daher genauer thematisiert.

⁷ Der Mensch kann bspw. auch durch bestimmte Strukturen im Ohr die Frequenz der Schallwellen unterscheiden, die er in Form der Tonhöhe wahrnimmt.

⁸ Sowohl bei der Beschleunigung als auch bei der Geschwindigkeit wird meist von der Partikelbewegung gesprochen. Diese Partikelschwingungen ohne Massetransport sind jedoch anderen Quellen zur Folge eher eine Eigenschaft der Schallausbreitung. Hier besteht womöglich noch Klärungsbedarf bzw. bedarf es präziseren Formulierungen.

⁹ Die 2 mm sind bezogen auf den Abstand zwischen zwei Poren.

Die Frequenzbereiche sind folglich dafür ausgelegt Änderungen in der Strömung zu detektieren, z.B. die durch die Bewegung aquatischer Lebewesen erzeugten hydraulischen Fluktuationen wie die Wirbelstraßen schwimmender Fische (bis zu 100 Hz) oder das Zappeln von Insekten an der Wasseroberfläche (im Bereich von 5 bis 100 Hz). (Bleckmann et al. 1989; Bleckmann et al. 2004b)

Der Nutzen der Seitenlinie

Viele Studien zum Seitenlinienorgan untersuchen außerdem den Zweck, für den der Fisch dieses Sinnesorgan einsetzt. Dazu gehören im Wesentlichen die allgemeine Orientierung (z.B. Hahn 1960; Teyke 1988), die Beutedetektion (z.B. Enger et al. 1989; Wunder 1927), Meidung von Fressfeinden (z.B. Stewart et al. 2014), Schwarmverhalten (z.B. Pitcher et al. 1976; Vogel und Bleckmann 2000), Objekterkennung sowie -lokalisierung (z.B. Bleckmann 2004a), intraspezifische Kommunikation (z.B. Bleckmann 1994), Sexualverhalten (z.B. Satou et al. 1987; Satou et al. 1994) und Rheotaxis (z.B. Montgomery et al. 1997).

Verschiedene Untersuchungen belegen, dass Fische mit ihrem Seitenlinienorgan Wirbelstrukturen aufspüren können. Zum Beispiel kann dadurch die Spur anderer Fische oder Beute noch mehrere Sekunden später nachverfolgt werden, was als „Wake-Tracking“ bezeichnet wird (Versuche in stillem Wasser, Hanke et al. 2000; Hanke und Bleckmann 2004; Pohlmann et al. 2001). Auf der anderen Seite können die detektierten Wirbel genutzt werden, um sich energiearm in einem Schwarm (Fish 1999; Marras et al. 2015; Weihs 1973a) zu bewegen oder hinter Strukturen die Position zu halten (Liao et al. 2003; Przybilla et al. 2010).

Teilweise erzeugen Fische sogar mit ihrem Körper selbst Strömungen (bspw. durch ihre Bugwelle), um durch die entstehende Relativgeschwindigkeit sogar in stillem Wasser Objekte detektierten zu können (Campenhausen et al. 1981). Teyke (1988) beobachtete, dass blinde Höhlensalmler (*Anoptichthys jordani*) im stehenden Wasser bspw. ihre Geschwindigkeit in neuer Umgebung erhöhen. Ebenso bewegten sich kleinere Fische schneller fort als große, weshalb er daraus schloss, dass dies der besseren Erregung der Nervenzellen und damit der verbesserten Wahrnehmung diene. Dabei können Fische mit dem Seitenlinienorgan nicht nur die Richtung der Objektbewegung, sondern auch die Geschwindigkeit, Größe und Form identifizieren (Vogel und Bleckmann 2000).

Meist finden für die Untersuchungen zur Reaktion der Sinneszellen auf Wasserbewegungen physikalische Tests statt (z.B. Bleckmann 1994; Braun und Coombs 2000), aber es werden auch mathematische Modelle aufgestellt. Die Dipolschwingung (durch eine vibrierende Kugel) stellt einen oft verwendeten Reiz dar, weil sie einen mathematisch leicht zu rekonstruierenden Sinusverlauf besitzt und mit dem Zappeln eines Beutetiers vergleichbar ist. Zusätzlich wurden verschiedene Modelle zur Erkennung und Lokalisierung der Reizquelle (z.B. Bot et al. 2021; Campenhausen et al. 1981; Curcic-Blake und van Netten 2006; Fransosch et al. 2005; Goulet et al. 2008; Hassan 1985; Sichert et al. 2009) oder auch zur Wirbelerkennung (z.B. Li et al. 2022; Ren und Mohseni 2012) entwickelt, um zu versuchen die Wahrnehmung mittels der Seitenlinie zu rekonstruieren und damit besser zu verstehen.

Wie bereits zu Beginn beschrieben wurde, ist aber nicht lediglich ein Sinnesorgan allein an der Wahrnehmung beteiligt. Meist sind verschiedene Rezeptorzellen über eine Nervenzelle miteinander verknüpft, was als multimodale Wahrnehmung bezeichnet wird. Für die sensorische

Informationsweiterleitung kommen vorrangig bipolare Nervenzellen zum Einsatz, die zwei verschiedene Sinnesinformationen zusammenführen. Müller (1993) analysierte dies bspw. bei Untersuchungen am Wels und fand bei den bimodalen mechanosensorischen Nervenzellen oft noch jeweils einen elektrosensorischen, optischen, taktilen (Berührung), vestibulären (Gleichgewicht) oder akustischen Eingang. Es zeigt sich folglich, dass diese Informationen zusammen mit der der mechanosensorischen Seitenlinie verarbeitet werden.

Auch wenn die neurobiologischen sowie -ethologischen Untersuchungen dabei helfen das Sinnessystem des Fisches zu verstehen und mit möglichen hydrodynamischen Reizen zu verknüpfen, wurden die Untersuchungen meist unter stark idealisierten (stilles Wasser, einfacher Dipolreiz etc.) und nicht praxisnahen (geringe Geschwindigkeiten, keine Oberflächenwellen, keine Interaktion oder Fischbewegung etc.) Bedingungen durchgeführt. Janssen (2004) sowie Mogdans et al. (2004) heben ebenfalls die starke Vereinfachung hervor, die nicht der natürlichen Umgebung entspricht. Montgomery et al. (2014) schreiben außerdem, dass trotz des Wissens über die Relevanz des Seitenliniensystems, dessen genaue Rolle bei verschiedenen Verhaltensweisen noch nicht gut verstanden ist. Daher muss zum einen versucht werden, das in diesen Untersuchungen entstandene Wissen im Rahmen der Ethohydraulik auf die Praxis anzuwenden und zum anderen sind weitere Untersuchungen mit natürlicheren Reizen notwendig.

2.2.2 Innenohr

Neben den Haarsinneszellen der Seitenlinie nutzen Fische weitere mechanosensorische Sinneszellen dieser Art im Innenohr, um Informationen über die eigene Körperposition (Gleichgewichtssinn bzw. Vestibularapparat) oder akustische Signale (Gehör) zu erhalten. Das paarig vorliegende Innenohr – auch als Labyrinth bezeichnet – besteht bei den meisten Fischarten aus zwei Teilen: den drei Bogengängen (mit Ampullenorganen) und den drei Otolithenorganen (**Abbildung 2.3**). Diese können in ihrer Ausprägung und Anzahl artspezifische Unterschiede aufweisen (Hildebrandt et al. 2021).

Die Haarsinneszellen der Organe des Innenohres besitzen dasselbe physikalische Funktionsprinzip, wie jene der Seitenlinie, jedoch ist die Umgebung und genaue Ausprägung leicht verschieden. Aus diesem Grund reagieren sie biologisch gesehen auf unterschiedliche Reize. Ein wesentlicher Unterschied stellt der Kontakt zur Außenströmung dar. Während die Seitenlinie der Außenströmung unmittelbar ausgesetzt oder über Kanalsysteme mit ihr verbunden ist, besitzt das Innenohr keine Verbindung nach außen und kann nur indirekt auf die Strömung reagieren. Mithilfe des Seitenlinienorgans werden folglich Strömungsinformationen entlang der Körperoberfläche detailliert aufgezeichnet, während das Innenohr die resultierenden Bewegungen des gesamten Körpers selbst wahrnimmt, welche aus den über den Körper integrierten Strömungseinflüssen (passive Einwirkung von außen) oder der selbstgesteuerten Bewegung (aktiv vom Fisch initiiert) resultiert. Zusätzlich werden über das Innenohr eintreffende Schallwellen detektiert. (Kalmijn 1989; Montgomery et al. 2000)

Aufbau des Innenohrs und adäquate Reize

Die drei **Bogengänge** des Labyrinths stehen senkrecht aufeinander, wodurch Drehbewegungen in den drei Raumrichtungen wahrgenommen werden können (**Abbildung 2.3**). Dafür befindet sich in jedem Bogen eine Ausbuchtung (Ampulle) mit einem richtungssensitiven Neuromast (zahlreiche Haarsinneszellen abgedeckt von einer Cupula) – das Sinnesepithel wird als *Crista*

bezeichnet. Die Bogengänge sind mit einer wässrigen Körperflüssigkeit (Endolymphe) gefüllt. Durch die Trägheit der Endolymphe gegenüber dem Sinnesepithel kommt es bei einer beschleunigten oder verzögerten Drehbewegung des Fischkörpers zu einer Strömung in den Bogengängen. Die Cupula und damit die Haarsinneszellen werden folglich ausgelenkt und führen zu einer Änderung des Rezeptorpotentials. (Dijkgraaf 1952)

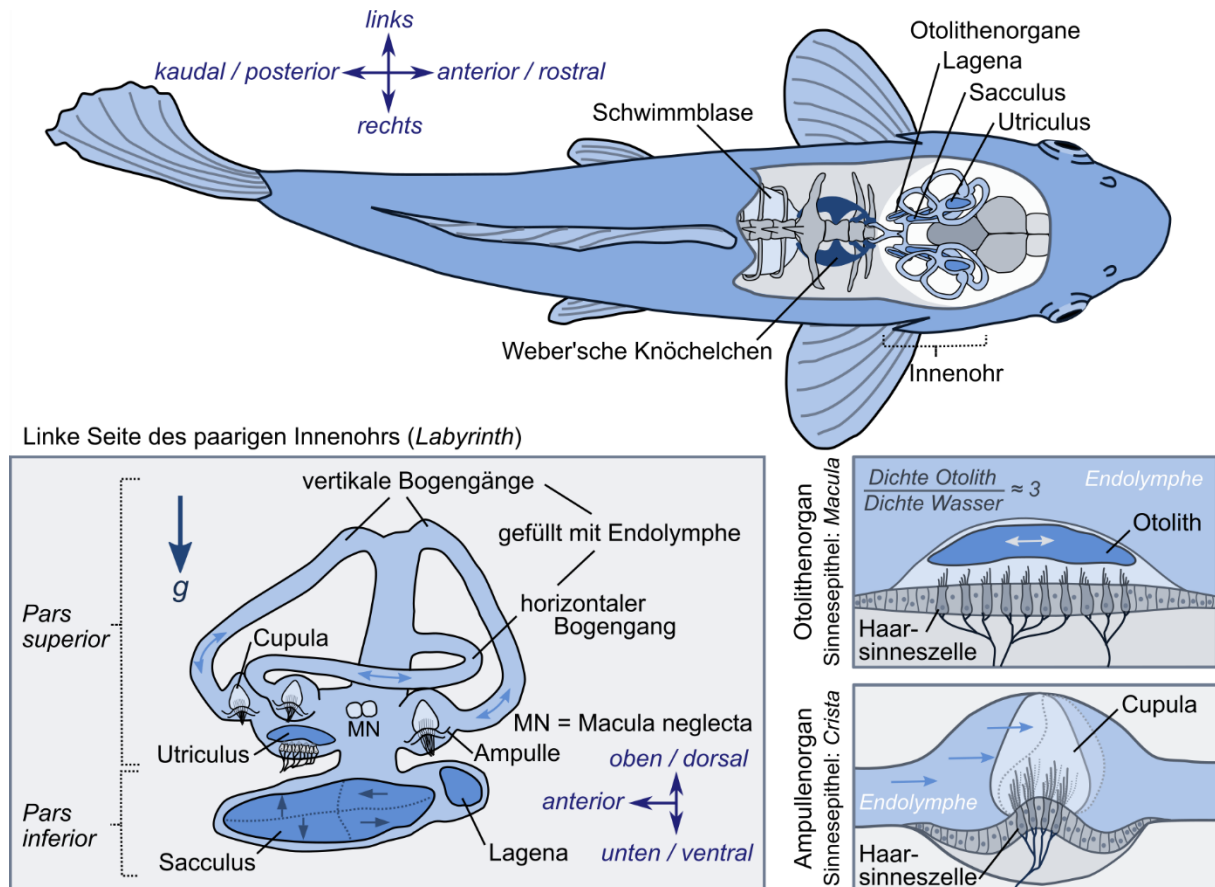


Abbildung 2.3: Das Innenohr als Gleichgewichtssinn und akustischer Sinn: die mechanosensorischen Haarsinneszellen reagieren auf die Auslenkung durch Winkel- und Linearbeschleunigungen und stehen nicht mit der Außenströmung in Kontakt (einzelne Ausschnitte in Anlehnung an die Darstellungen von Denker 1935; Dijkgraaf 1952; Fiedler 1991; Frisch 1938; Hildebrandt et al. 2021; Moyes et al. 2008; Pearson 1936). Die beispielhaft dargestellte, zweidimensionale Ausrichtung der Haarsinneszellen des Sacculus entsprechen dem Standard-Muster nach Popper und Schilt (2008). Beim Utriculus sowie den Ampullenorganen wurden zusätzlich die Nervenfasern als schwarze Linien angedeutet, die alle zu einem Nervenstrang zusammenlaufen. Da die Maculae von Sacculus und Lagena im Bild von den Otolithensteinen verdeckt werden, wurde zur besseren Übersichtlichkeit auf die Darstellung von deren Nervenfasern verzichtet. Wie bei den Zellen des Seitenlinienorgans findet bei Auslenkung in Richtung des Kinociliums eine Depolarisation und bei Auslenkung in die entgegengesetzte Richtung eine Hyperpolarisation statt.

Die drei **Otolithenorgane** werden als Utriculus, Sacculus und Lagena und deren Sinnesepithel als *Macula* bezeichnet (**Abbildung 2.3**). Jedes besitzt einen Otolithen („Ohrstein“), der meist einen massiven Kalkstein darstellt und dessen Dichte ungefähr dem Dreifachen der Dichte von Wasser entspricht. Über eine gallertartige Membran ist der Otolith mit den Haarsinneszellen der Macula verbunden, welche zum einen durch dessen träge Reaktion bei Linearbeschleunigung oder durch eine Veränderung der Körperlage gegenüber der Erdbeschleunigung ausgelenkt werden (Popper et al. 1988). Während der Otolith des Utriculus in der Horizontalen angeordnet ist,

befinden sich Sacculus und Lagena in unterschiedlichen vertikalen Ausrichtungen (Dijkgraaf 1952). Auch die richtungssensitiven Haarzellen einer einzelnen Macula sind in unterschiedlichen Richtungen angeordnet, sodass die Sensitivität in verschiedenen Richtungen einer Ebene gegeben ist (Flock 1964; Ladich und Schulz-Mirbach 2016; Popper et al. 2003). Im Gegensatz zu den Haarsinneszellen der Ampullenorgane oder der Seitenlinie wird deren Auslenkung bei den Otolithenorganen folglich nicht durch den Aufprall der Flüssigkeitsteilchen, sondern durch die Schwere des Otolithen verursacht (relativ zum Erdschwerefeld, Chagnaud et al. 2017). Dijkgraaf (1952) unterscheidet daher die folgenden Funktionen bzw. Reizarten, die zu einer Auslenkung des Otolithen und damit der Haarzellen führen (**Abbildung 2.4**):

- *statische Funktion*: Perzeption der Lage in Bezug zur Erdschwere
- *dynamische Funktion*: Wahrnehmung der Bewegung aufgrund des Zurückbleibens des Otolithen gegenüber dem Sinnesepithel (bei beschleunigter und verzögerter Bewegung; Linearbeschleunigungen)
- *akustische Funktion*: Schallschwingungen als periodische Geschwindigkeitsänderungen mit wechselndem Vorzeichen

Es zeigt sich also, dass auch hier Beschleunigungsdetektoren vorliegen, jedoch unterschieden werden muss, was beschleunigt wird: der Fischkörper (Haarsinneszellen im Innenohr) oder die Umströmung des Fischkörpers (Haarsinneszellen der Seitenlinie) selbst (Kalmijn 1989). Mogdans und Bleckmann (2012) schreiben auch, dass die Seitenlinie morphologisch und damit auch funktional mit dem Innenohr verbunden ist, was bereits zur multimodalen Wahrnehmung zwischen dem Hören und dem Strömungssinn beiträgt.

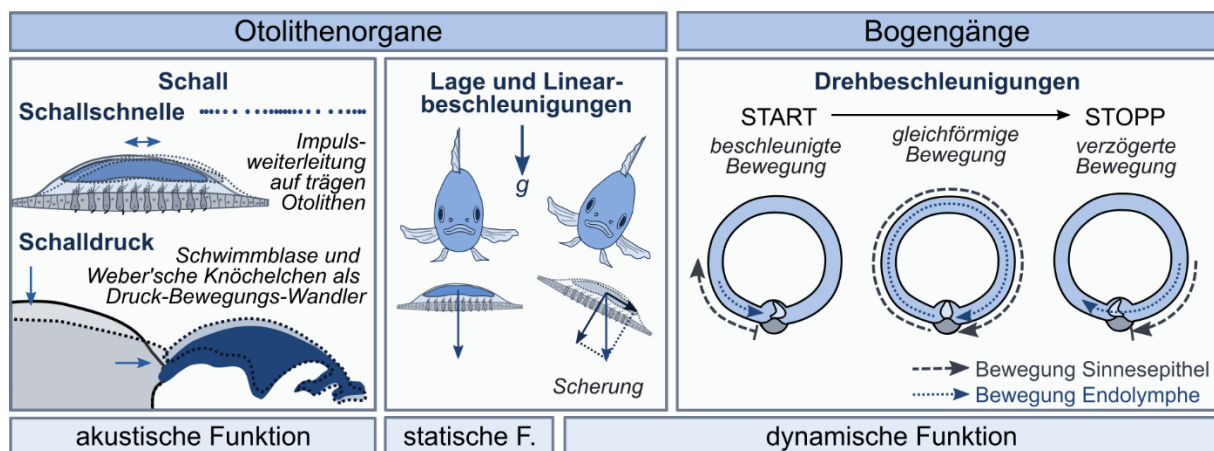


Abbildung 2.4: Akustische, statische und dynamische Funktionen einzelner Bestandteile des Innenohres: Otolithenorgane zur Wahrnehmung akustischer Signale, der eigenen Körperlage und Linearbeschleunigungen (links) sowie Bogengänge zur Detektion von Drehbeschleunigungen (rechts); Bild in der Mitte in Anlehnung an Dijkgraaf (1952)

Detektion von Schall, Lage und Bewegung

Zur Wahrnehmung akustischer Reize muss Schall detektiert werden können. Die Ausbreitungsgeschwindigkeit von Schall ist vom Medium abhängig und die Fortpflanzung ist charakterisiert durch eine Partikelbewegung ohne Massentransport. Die Partikel schwingen also mit einer Geschwindigkeit (Schallschnelle), kommen damit ihren Nachbarpartikeln näher (Dichte- und Druckänderung, Schalldruck) und stoßen diese wiederum an. Der Impuls pflanzt sich damit fort. Da Fische – bzw. Gewebe allgemein – annähernd dieselbe Dichte wie Wasser besitzen, sind

sie quasi „transparent“ für die wandernde Schallwelle und es entstehen kaum Relativbewegungen zwischen dem umgebenden Medium und dem Fischkörper (Frings 2021; Hildebrandt et al. 2021). Erst durch das Auftreffen auf ein anderes Medium können Schallwellen abgebremst und verändert werden (Reflexion inkl. Streuung, Transmission und Absorption) und übertragen damit einen Teil ihrer Energie. Dies mag auch ein Grund dafür sein, dass die Nervenzellen der Seitenlinie keine Schallwellen detektieren können¹⁰, sondern eher auf die relativen Bewegungen zwischen dem Wasser- und Fischkörper reagieren.

Da Fische keine Ohröffnung sowie kein Trommelfell oder eine Hörschnecke besitzen, müssen Schallwellen durch andere Mechanismen auf die Sinneszellen des Innenohres übertragen werden (**Abbildung 2.4**). Zum einen wird der Otolith durch die Schallschnelle (Partikelgeschwindigkeit) in Bewegung gesetzt, wobei es aufgrund des Dichteunterschieds zu Relativbewegungen zwischen ihm und dem Sinnesepithel kommt. Dadurch werden die Haarsinneszellen in der Macula ausgelenkt. Des Weiteren kann die Schwimmblase (falls vorhanden) oder bei manchen Fischarten auch eine zusätzliche, an das Innenohr angrenzende Gasblase als Verstärker für Schallsignale eingesetzt werden (Ladich und Schulz-Mirbach 2016). Dabei wird die luftgefüllte Schwimmblase durch die Druckschwankungen periodisch komprimiert und die angrenzenden Weber'schen Knöchelchen dienen als eine Art Druck-Bewegungs-Wandler (Kalmijn 1989). Sie geben die Schwingungen wie kleine Hämmerchen an das Innenohr weiter, wo sie die Otolithen (insbesondere den Sacculus) in Bewegung setzen (Hildebrandt et al. 2021). Zusätzlich können hydrostatische Druckschwankungen, welche ebenfalls zur Kompression der Schwimmblase führen, detektiert werden (Dijkgraaf 1952). Popper et al. (1988) schreiben, dass bei Frequenzen unterhalb von 200 Hz der direkte Weg über die Partikelbewegung und bei Frequenzen oberhalb von 200 Hz der indirekte Weg über den auf die Schwimm- oder Gasblase wirkenden Schalldruck effektiver ist. Sind die gasgefüllten Strukturen im Fischkörper mit dem Innenohr verbunden, werden die Tiere als Hörspezialisten bezeichnet, besitzen sie hingegen gar keine solcher Strukturen als Hörgeneralisten (Popper et al. 2003). Weiterhin gibt es noch die Arten, denen lediglich die Verbindung zwischen den Strukturen und dem Innenohr fehlt und die somit in der Wahrnehmung dazwischenliegen.

Zusätzlich dienen die Otolithenorgane zur Detektion von Linearbeschleunigungen und damit auch zur Lagebestimmung relativ zur Erdbeschleunigung. So bleiben die trägen Otolithen bei der beschleunigten oder verzögerten Bewegung gegenüber dem Fischkörper zurück. Schulz-Mirbach et al. (2019) weisen darauf hin, dass die Bewegung der Otolithen nach neueren Erkenntnissen eher als translatorisch und schaukelnd beschrieben werden kann. Ebenso findet aufgrund der Schwerkraft bei einer Schräglage des Körpers eine Auslenkung der Haarsinneszellen statt (**Abbildung 2.4**). Zu diesem Zweck dient vor allem der horizontal ausgerichtete Utriculus, während Sacculus und Lagena bei den Knochenfischen keine oder nur eine untergeordnete Bedeutung als Schwererezeptoren einnehmen. Letztere dienen vor allem der akustischen Funktion als Schallrezeptoren. (Dijkgraaf 1952; Frisch und Stetter 1932) Durch die unterschiedliche Ausrichtung der zahlreichen Haarsinneszellen innerhalb einer Macula können entsprechend Bewegungen dort nicht nur eindimensional sondern sogar zweidimensional in der Ebene aufgezeichnet werden (beispielhafte Darstellung der Ausrichtung der Haarsinneszellen des Sacculus in **Abbildung 2.3**, Flock 1964; Ladich und Schulz-Mirbach 2016; Popper und Schilt 2008).

¹⁰ Lange Zeit bestand die fälschliche Annahme, dass Fische das Seitenlinienorgan zum Hören nutzen (Dijkgraaf 1952).

Der Frequenzbereich

Im Gegensatz zum Seitenlinienorgan reagiert das Innenohr auf einen höheren Frequenzbereich. (Kalmijn 1989; Schellart und Kroese 1989). Zu berücksichtigen ist, dass sich Schallwellen immer (unabhängig von ihrer Frequenz) mit Schallgeschwindigkeit, welche wiederum abhängig von den Eigenschaften des Mediums bzw. Fluids ist, ausbreiten. Strömungsbedingte Schwankungen des Drucks breiten sich dagegen meist mit sehr viel geringerer Geschwindigkeit, z.B. der Strömungsgeschwindigkeit selbst, aus. Da Schalldruck und Strömungsdruck sich in einem Fluid überlagern und miteinander einhergehen, ist es schwierig und vielleicht auch nicht sinnvoll eine Differenzierung dieser beiden Reize vorzunehmen. Dies betont auch erneut die multimodale Wahrnehmung. In der Literatur scheinen die beiden Betrachtungsweisen oft zu verschwimmen, wodurch teilweise keine präzise Beschreibung der vorliegenden Reizsituation erfolgt.

Der wahrnehmbare Frequenzbereich von Fischen wird in verschiedenen Quellen unterschiedlich definiert und hängt maßgeblich von der jeweiligen Morphologie der Otolithenorgane sowie dem Vorhandensein von luftgefüllten Hohlräumen (z.B. der Schwimmblase) ab. Frings (2021) gibt den Frequenzbereich für eine gute Hörempfindlichkeit von 100 bis 3.000 Hz an, während Hildebrandt et al. (2021) 50 bis 1.500 Hz nennen und ergänzen, dass Gehörapparate mit luftgefüllten Hohlräumen sogar auf Frequenzen von 3.000 bis 10.000 Hz reagieren. Manchen Fischarten ist es sogar möglich, Ultraschall bis hin zu Frequenzen von 180.000 Hz wahrzunehmen, um womöglich Fressfeinden zu entkommen (Higgs 2004), oder auch Infraschall mit Frequenzen unter 20 Hz (Popper et al. 2003). Kalmijn (1989) definiert etwas allgemeiner gehalten einen Bereich von wenigen hundert bis wenige tausend Hertz.

Zum Nutzen des Innenohres – Pars superior und inferior

Aus den obigen Erläuterungen zeigt sich folglich, dass das Innenohr essentiell ist, um die Lage im Raum zu halten und um zu Hören. In ersten Untersuchungen stellten Frisch und Stetter (1932) ähnlich wie Dykgraaf (1952; 1933) fest, dass der Pars inferior (bestehend aus Sacculus und Lagena, **Abbildung 2.3**) vor allem für das Hören und der Pars superior (bestehend aus den Bogengängen und dem Utriculus) vor allem für die Wahrnehmung der Lage und Bewegung zuständig ist. Dennoch zeigte sich immer wieder eine Überlagerung einzelner Aufgabenbereiche, wenn Teile des Systems „ausgeschaltet“ (z.B. entfernt) wurden, wobei vor allem der Lagena eine Doppelfunktion zugeschrieben wird (Platt et al. 1989). Auch Lu (2004) und Platt et al. (1989) beschreiben, dass Fische entwicklungs geschichtlich sehr alte Wirbeltiere sind und daher Gehör und Gleichgewichtssinn noch nicht klar getrennt sind. Folglich besitzen alle Otolithenorgane, auch wenn ihnen eine bestimmte Aufgabe gewichtiger zugeschrieben wird, in gewissem Maße multimodale Fähigkeiten. Ebenso bleibt es unklar, wie die beiden Wahrnehmungsarten durch die Peripherie und/oder das zentrale Nervensystem differenziert werden (Popper et al. 2003).

Bisher nicht erwähnt wurde die Macula neglecta, die sich bei manchen Arten in der Nähe des Utriculus befindet. Sie besteht meist aus zwei nebeneinander gelegenen Epithelhügeln, ist aber mit einer cupulaähnlichen Gallerte ohne Otolithen – ähnlich den Neuromasten der Seitenlinie – versehen. Die Funktion der Macula neglecta ist auch noch nicht vollends verstanden, sie soll aber vor allem für das Hören relevant sein (Platt et al. 1989; Schulz-Mirbach et al. 2019)

Nachdem lange behauptet wurde, Fische könnten nicht hören (kurze Diskussion dazu u.a. in Frisch und Stetter (1932)), wurde dies später in verschiedenen Versuchen über den Gehörsinn unter anderem von Stetter (1929), Wohlfahrt (1939) und Dijkgraaf und Verheijen (1950) widerlegt. Dabei konnten sie zeigen, dass es Fischen (Versuche vor allem mit Elritzen) möglich ist, Töne, Klänge und Geräusche zu unterscheiden, zwischen Lautstärken zu differenzieren und sogar die Schallquelle zu lokalisieren. Somit findet zwischen den Fischen auch eine Kommunikation auf unterschiedlichste Weise statt – z.B. durch die Vibration der Schwimmblase durch schnelle Muskelkontraktion, das Aneinanderreiben knöchiger Elemente oder sogar das Zupfen von gespannten Sehnen (Kramer 1996; Ladich 2004; Ladich 2019). Wie Ladich (2004) schreibt, ist das Fischgehör im Vergleich zu dem Gehörsinn anderer Wirbeltiere noch nicht ausreichend verstanden. Daher gibt es bisher viele Hypothesen, wie z.B. zur Unterscheidung verschiedener Frequenzen (Popper et al. 1988). Das Hören stellt ebenfalls einen Fernsinn dar, wobei der Unterwasserschall gerade im Flachwasser aufgrund der Mehrwegeausbreitung und der entstehenden Interferenzen stark gedämpft wird.

Dabei sind die Richtungsorientierung und damit die Detektion der Schallquelle wichtige Aspekte des Hörens und wurden für Fische bereits in verschiedenen Untersuchungen nachgewiesen. Dabei spielt vor allem die Richtungssensitivität der Haarsinneszellen in den Maculaorganen (**Abbildung 2.3**) eine wichtige Rolle. Die Richtung der größten Sensitivität ist dabei durch die Achse mit größer werdenden Stereovilli definiert (siehe auch **Abbildung 2.2**). Da die mit den Haarsinneszellen verbundenen Otolithen jedoch mit der Partikelbewegung vor und zurückschwingen, gibt es ein 180° Problem (Ambiguität), sodass zwar die Schwingungsachse nicht aber die Richtung der Schallquelle zugeordnet werden kann. Daher wurde die Hypothese aufgestellt, dass der Schalldruck (trotz der skalaren Größe) als zusätzliche Information im Gehirn mitverarbeitet wird und zusammen mit der Schallschnelle Auskunft über die Lage der Schallquelle gibt. Ebenso spielt die Ausrichtung des rechten und linken Sacculus eine wichtige Rolle¹¹ (Frings 2021; Popper et al. 1988; Schuijf und Buwalda 1975). Popper et al. (1988) heben für die Richtungsorientierung vor allem die Funktion des zentralen Nervensystems hervor, welches die Informationen der verschiedenen Sinneszellen sinngemäß verarbeitet – was letztendlich für die Räuber-Beute-Beziehung, die Kommunikation und die Orientierung von großer Bedeutung ist.

Neben der Ausrichtung des Körpers im Erdschwerefeld, ist der Gleichgewichtssinn auch für das Verhalten in Kreisströmungen wichtig. Auch wenn Dykgraaf (1933) diese Strömung in seinen Versuchen als „wenig natürliches Strömungsmilieu“ bezeichnet, wird an dieser Stelle doch eine Bedeutung für die Orientierung in Wirbeln, deren Durchmesser größer ist als eine Fischlänge, gesehen. Zwei Versuchsgruppen mit geblendeten Tieren, von denen bei einer Gruppe auch das Seitenlinienorgan blockiert wurde, zeigten in einer Kreisströmung¹² das gleiche Verhalten. Daraus schloss Dykgraaf (1933), dass das „wichtigste Organ für die Einstellung blinder Fische im Kreisstrom von kleinem Durchmesser [...] zweifellos das Labyrinth [ist]“. Der Sinn dient folglich dazu die eigene Lage und Bewegung in der Strömung zu detektieren und kontrollieren. Dazu gehört auch die Ausrichtung und Stabilisierung der Augen während der Bewegung (Platt et al. 1989).

¹¹ Nach Angaben von Popper et al. (1988) beträgt der Winkel zwischen der Längsachse des Fisches und dem Sacculus meist ca. 30°. In einigen Quellen sind der rechte und linke Sacculus jedoch fälschlicherweise parallel dargestellt.

¹² Die Kreisströmung wurde durch eine wassergefüllte, flache Glasschale (Durchmesser = 24 cm, Wassertiefe = 5 cm) auf einer horizontalen Drehscheibe erzeugt; Geschwindigkeit am Schalenrand: 35 cm/s

Es wird folglich wieder deutlich, dass die auf den Fischkörper einwirkende Strömungskraft sowie der Schall durch das Innenohr wahrgenommen wird, während die mechanosensorische Seitenlinie die feinen Strömungsfluktuationen relativ zum Fischkörper detektiert. Dennoch sind beide Systeme miteinander verknüpft und deren adäquate Reize sind oft nicht ausreichend voneinander trennbar. Auch bezüglich des Innenohres und den Mechanismen zur Schallwahrnehmung bestehen jedoch einige offene Fragen, wie sie Popper et al. (2003) am Ende ihres Beitrages sehr schön zusammenfassen.

2.2.3 Elektrosensorische Seitenlinie

Einige Fischarten besitzen ein zusätzliches Sinnesorgan bzw. Rezeptoren, die zur Elektrozep-tion dienen. Zuständig dafür sind ebenfalls Haarsinneszellen, deren Verteilung entlang des Kör-pers meist sehr stark der des mechanosensorischen Seitenliniensystems ähnelt (**Abbildung 2.5**). Die Haarsinneszellen variieren dabei vor allem in der Art und Anzahl der elektrosensitiven Cilien (Bodznick 1989). Da das Innenohr sowie die mechano- und elektrosensorischen Systeme von denselben Nerven (achter Hirnnerv und Seitenliniennerv) innerviert werden, werden diese Sinne auch im Octavolateralis System (oder Akustiko-Lateralis System; Kramer 1996) zusam-mengefasst. Dieses schließt damit die Sinne Hören, Gleichgewicht, Rotation sowie die mechano- und elektrosensorischen Sinne der Seitenlinie ein (Binder et al. 2009; Fiedler 1991). Den Zu-sammenhang zwischen mechano- und elektrosensorischer Seitenlinie hob auch Müller (1993) in seinen Untersuchungen an Welsen hervor. Die von ihm überprüften bimodalen elektrosen-sorischen Nervenzellen wiesen als zweiten Eingang entweder mechanosensorische oder visuelle Verknüpfungen auf. Des Weiteren zeigte er, dass beide Sinne sich gut ergänzen: Ein Reiz-Sta-bes, den ein elektrisches Feld umgab, wurde mit unterschiedlichen Geschwindigkeiten am Fischkörper vorbeibewegt und die Aktionspotentiale der verschiedenen Sinneszellen gemessen. Es ergab sich daraus, dass die elektrosensorische Seitenlinie besser bei langsamen Bewegungen auf den elektrischen Reiz reagierte, während die mechanosensorische Seitenlinie besser auf die erzeugten Strömungen durch eine schnelle Bewegung des Stabes ansprach. Müller (1993) schrieb dabei, dass der Elektrosinn „hervorragend zur Wahrnehmung von anderen Fischen“ im Nahbereich der ein bis zweifachen Körperlänge geeignet ist. Bei Versuchen mit Zwergwelsen (*Amiurus nebulosus*¹³) zeigte Roth (1968) sogar, dass auch die Kanalneuromasten der mecha-nosensorischen Seitenlinie eine Antwort auf den elektrischen Reiz sendeten. Diese Aussage be-kräftigen Baker et al. (2013) in ihrer Literaturstudie. Kalmijn (1974) schreibt, dass ein zusätz-licher Detektionsmechanismus durch das Labyrinth oder die Seitenlinie vielfach aufgestellt, aber auch widerlegt wurde. Da es selbst heute noch keine eindeutigen Erkenntnisse dazu zu geben scheint, bleibt es wohl ein kontroverses Thema.

In der Literatur werden oft die Begriffe „elektrorezeptiv“, „elektrosensitiv“, „nicht-elektrisch“, „(schwach- und stark-) elektrisch“ sowie „aktive und passive Elektrozep-tion“ verwendet. Da-bei ist eine klare Zuordnung der Bedeutungen teilweise schwierig. **Abbildung 2.5** zeigt daher aufbauend auf den gesichteten Quellen einen Überblick über die begriffliche Interpretation, wie sie im Rahmen dieser Arbeit verwendet wird.

¹³ Hier wird die Schreibweise aus der Veröffentlichung beibehalten; die Schreibweise scheint sich jedoch zu „*Ameiurus nebulosus*“ geändert zu haben

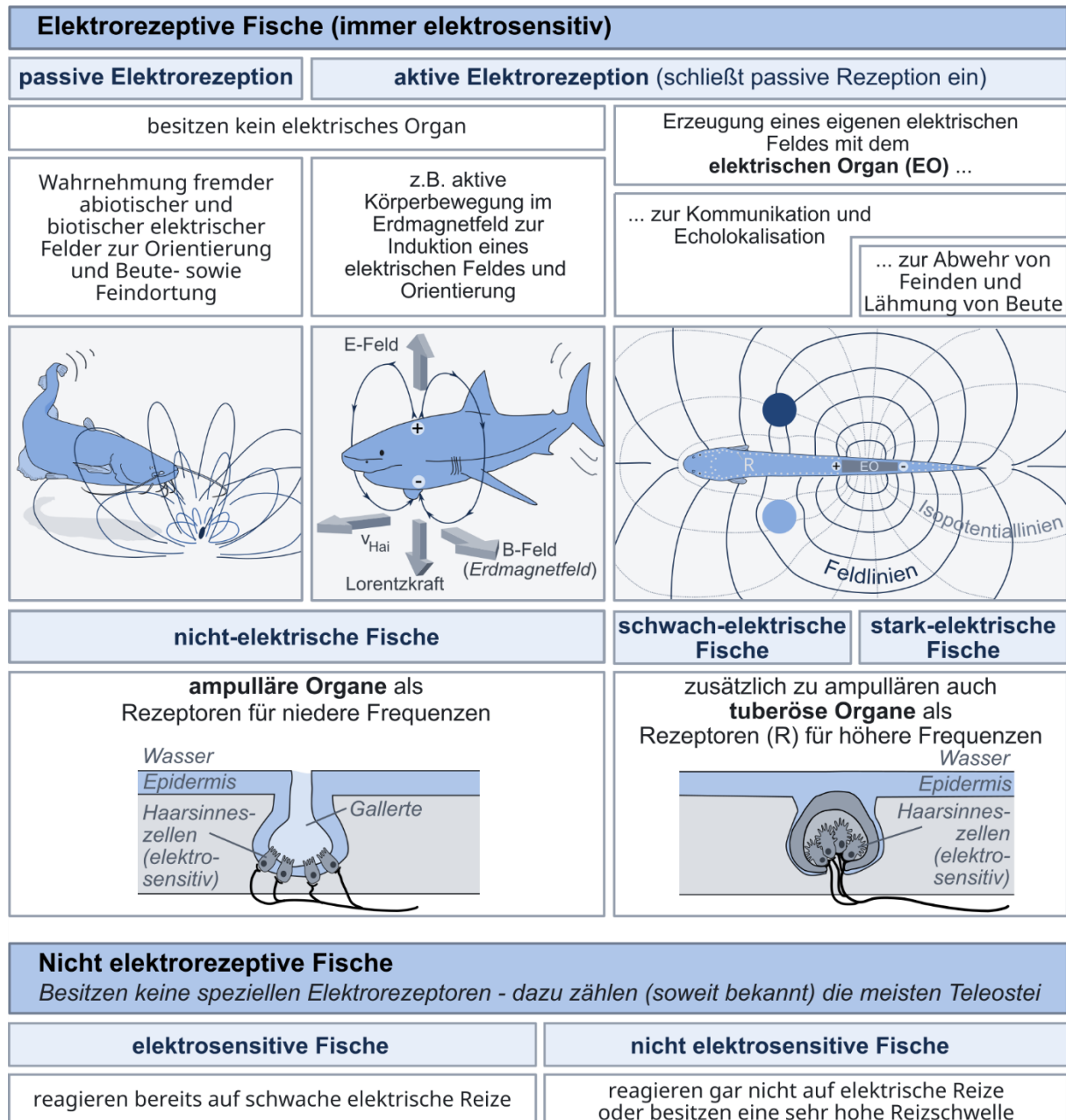


Abbildung 2.5: Einordnung der Begriffe zur Elektrorezeption bei Fischen: Sowohl die Mechanismen zur Wahrnehmung als auch die sensorischen Strukturen können vielseitig sein. Weitere Erläuterungen befinden sich im Text. (Zusammenstellung in Anlehnung an Abbildungen und Erläuterungen von Baker 2019; Frings 2021; Kalmijn 1974; Kramer 1996; Müller und Frings 2009; Roth und Daumer 1976; Zupanc und Bullock 2005; beispielhafte Skizzen der Sinnesorgane stark vereinfacht)

Elektrorezeption

Grundsätzlich wird zwischen Tieren unterschieden, die Rezeptoren zur Wahrnehmung elektrischer Reize besitzen (elektrorezeptive Fische) und denen, die solche spezialisierten Rezeptoren nicht besitzen (nicht elektrorezeptive Fische). Letztere, zu denen die meisten Teleostei (echte Knochenfische) zählen (Frings 2021; Hildebrandt et al. 2021), können dennoch sensitiv auf elektrischen Strom reagieren – also elektrosensitiv sein. Bei der Elektrorezeption wird weiterhin zwischen passiver und aktiver Wahrnehmung unterschieden (**Abbildung 2.5**). Nach Kalmijn (1974) ist für die aktive Elektrorezeption lediglich auch eine aktive Handlung des Tieres zur

Erzeugung des Feldes relevant. Dies kann beispielsweise eine Bewegung des eigenen Körpers durch das Erdmagnetfeld sein, wodurch eine Ladungsverschiebung im Körper stattfindet und durch den aktiven Ionentransport über die Haut ein elektrisches Feld erzeugt wird. Das Feld ist folglich je nach Körperausrichtung zu den Magnetfeldlinien unterschiedlich stark und kann daher vom Tier interpretiert werden. Einige Fische besitzen jedoch auch ein elektrisches Organ, welches aktiv Entladungen erzeugen kann (EOD – Electric Organ Discharge) und welches sich je nach Fischart aus Muskelgewebe oder Nervenzellen umgebildet hat (Roth und Daumer 1976). Je nachdem wie stark die Entladung ist, wird zwischen schwach-elektrischen (z.B. Nilhechte) und stark-elektrischen (z.B. Zitteraale) Fischen unterschieden. Neben der Orientierung, der Lokalisation anderer Organismen oder gar der Kommunikation nutzen stark-elektrische Fische das Organ, um lähmende oder gar tödliche elektrische Impulse auszusenden.

Für die reine Orientierung oder die Ortung von Beute ist kein elektrisches Organ nötig und die Rezeptoren sitzen meist in Ampullen unter der Haut, wo sie schwache, niederfrequente elektrische Felder detektieren können. Die Ampullen selbst stehen durch schleimgefüllte Poren bzw. Kanäle mit der Umgebung in Verbindung. Bei den Hai- und Rochenartigen (Elasmobranchii als Teil der Knorpelfische) sind diese Kanäle sehr lang und werden nach ihrem Entdecker als „Lorenzini’sche Ampullen“ bezeichnet. Bei den schwach-elektrischen Knochenfischen wird jedoch bei den eher kurzen Kanälen der Begriff „ampulläres Organ“ und bei Welsartigen (*Siluriformes*) aufgrund ihrer sehr geringen Größe „(small) Pit Organs“ verwendet (Kalmijn 1974; Roth 1969). Demgegenüber besitzen die elektrischen Fische neben den beschriebenen Ampullenorganen noch zusätzliche Rezeptoren. Diese geschlossenen Tubulusorgane¹⁴ sitzen unter der Haut und können sogar hochfrequente (eigenerzeugte) Felder detektieren. Für die innerartliche Kommunikation und aktive Elektroortung sind die Tubulusorgane daher essentiell. (Hildebrandt et al. 2021; Kramer 1996; Müller 1993) Für detailliertere Informationen zur stark variierenden Morphologie der Rezeptoren wird beispielsweise auf Baker (2019), Bullock et al. (2005), Kramer (1996) und Szabo (1974) verwiesen. Kalmijn (1974) weist deutlich darauf hin, dass es auch weitere Strukturen zur Elektrorezeption geben kann, die bisher noch nicht erkannt wurden – so gibt es weitere nicht-elektrische Fischarten, bei denen die ampullären Organe bspw. als Mikroampullen oder primitive Poren bezeichnet werden.

Ein Beispiel der Elektroortung elektrischer Fische zeigt **Abbildung 2.5** (Bild rechts): Die Tiere können mit ihrem elektrischen Organ ein elektrisches Feld erzeugen und bspw. Störungen dieses Feldes durch schlechter leitende (hellblauer Kreis) oder besser leitende (dunkelblauer Kreis) Materialien durch den geänderten Feldlinienverlauf auf der Körperoberfläche mit ihren tuberösen Organen wahrnehmen (Rezeptoren R beispielhaft auf Fischkörper als Punkte dargestellt). Die Krafrichtung des Feldes kann durch Tangenten an den Feldlinien dargestellt werden und die Dichte der Feldlinien gibt Aufschluss über die Feldstärke (in mV/cm, Gradienten des Potentials). Das elektrische Potential (in mV) verläuft senkrecht zu den Feldlinien und ist durch die Isopotentiallinien (oder Äquipotentiallinien) dargestellt. Die Erregungsmuster der Elektrorezeptoren können dann nach der Verarbeitung im Gehirn ein Bild der Umwelt wiedergeben. (Roth und Daumer 1976) Es wird außerdem immer wieder darauf eingegangen, dass die Tiere jedoch nur die Änderung der Felder detektieren, wobei eine Änderung an den Rezeptoren bereits durch die Schwimmbewegung des Fisches durch das Feld ausgelöst werden kann (Roth 1969).

¹⁴ Da ihre Morphologie stark variiert, gibt es auch hier weitere Spezifizierungen, z.B. Knollenorgan.

Quellen elektrischer Felder

Nicht nur aktiv elektrische Fische besitzen ein sie umgebendes elektrisches Feld, vielmehr umgibt jedes Lebewesen und jede Pflanze aufgrund der innerlich ablaufenden Prozesse ein bioelektrisches Gleichspannungsfeld von bis zu 1 mV/cm (Hildebrandt et al. 2021). Nach Frings (2021) kann man sich das elektrische Feld eines jeden Fisches als Dipolfeld vorstellen, das durch andere elektrische Fische passiv detektiert werden kann. Er gibt jedoch keine detaillierten Beschreibungen zum Feld. Dass ein bioelektrisches Gleichstromfeld der Fische bewiesen sei, schrieb bereits Kalmijn (1974), jedoch sei dessen Herkunft noch nicht verstanden – aktuellere Studien dazu sind nicht bekannt. Aus den meisten Untersuchungen wird der Rückschluss gezogen, dass den Fisch aufgrund der Gesamtpolarität aller Organe ein Gleichstromfeld (DC) umgibt (z.B. Bullock 1973; Burge 1939a; Kalmijn 1974; Roth 1972). Ebenso wird oft die Änderung des Feldes durch die Muskelbewegung, die Beugung des Körpers selbst oder die Atmung eingegangen, wobei manche von der Entstehung eines Wechselstromfeldes (AC; z.B. Bullock 1973; Roth 1972) und andere wiederum von Schwankungen des Gleichstromfeldes ausgehen (z.B. Burge 1939a; Kalmijn 1974). Als Quellen des Stromflusses werden immer Kiemen und Maul genannt, wobei auch die anale Öffnung elektrogen sei. Die Polarität kann jedoch in Abhängigkeit des Zustandes des Tieres schwanken: so wurde bei betäubten, nicht atmenden Tieren vorrangig, aber nicht ausschließlich, der größte Spannungsgradient eines Gleichstromfeldes zwischen dem negativen Maul (Kathode) und den positiven Kiemen (Anode)¹⁵ gemessen (Burge 1939b; Roth 1972). An wachen Goldfischen wies Burge (1939a) hingegen durch Strommessungen in einem Zylinder ein umgekehrtes Gleichstromfeld zwischen dem negativ polarisierten Schwanz (Kathode) und dem positiven Kopf (Anode) nach. Die Potentialdifferenz und Feldstärke kann weiterhin aufgrund von Verletzungen oder hoher Muskelaktivität erhöht werden (Burge 1939a; Kalmijn 1974). Das Gleichstromfeld ist außerdem selbst bei betäubten und toten Tieren vorhanden und kann sogar variiert werden, wenn der Körper fremdbewegt wird – insbesondere bei Simulation der Atmung durch Bewegung der Kiemendeckel (Kalmijn 1974; Roth 1972).

Unbestreitbar ist folglich, dass Fische eine Art Dipolfeld besitzen, das es Räubern erlaubt, sie zu detektieren. Dabei besteht in größerer Entfernung für Räuber die Schwierigkeit, dass die Feldlinien in manchen Bereichen zunehmend parallel zur Quelle verlaufen (vgl. **Abbildung 2.5**) und es dadurch zu Uneindeutigkeiten kommt. Schluger und Hopkins (1987) fanden in ihren Untersuchungen mit unterschiedlichen elektrischen Dipolen bzw. deren unterschiedlichen elektrischen Feldern heraus, dass Fische sich anhand der Feldlinien ausrichten und diesen bis zur Quelle folgen.

Aber nicht nur Tiere und Pflanzen besitzen ein elektrisches Feld. In Flüssen und Bächen werden abiotische elektrische Felder unter anderem auch durch folgende Auslöser erzeugt (Bodznick und Montgomery 2005; Hildebrandt et al. 2021; Kalmijn 1974; Keller 2004):

- elektrische Leitungen, die entlang der Gewässersohle oder quer dazu verlegt sind;
- elektrochemische Prozesse (aus lokalen Unterschieden in der chemischen Zusammensetzung von Salzgehalt, Sauerstoffgehalt, pH-Wert oder Temperatur);
- atmosphärische Einflüsse (z.B. Blitze);

¹⁵ Roth (1972) wies in seinen Untersuchungen jedoch darauf hin, dass das Feld wohl in einem Zustand „eingefroren“ zu sein schien, da einige Versuchstiere auch eine umgekehrte Polarität aufwiesen.

- eine zeitliche Veränderung des Magnetfeldes und der Erdströme, die ein elektrisches Feld erzeugen (kann durch tägliche Variation bspw. aufgrund der Sonnenwinde entstehen: Die Erde besitzt bezüglich der Sonne eine 24 h Periodizität. Daher ist es nach Kalmijn (1974) durchaus möglich, dass auch elektrosensitive Süßwasserfische die Informationen zur Synchronisation des circadischen Rhythmus als „Zeitgeber“-Funktion verwenden.);
- geophysikalische Ereignisse (Dehnungen in der eisenhaltigen Erdkruste und Erdbeben beeinflussen die lokalen elektrischen Felder, was bspw. an Welsen in Japan beobachtet werden konnte: tippte man auf den Tisch, auf dem das Aquarium stand, rief es immer nur dann eine Reaktion bei dem Tier hervor, wenn wenige Stunden später ein Erdbeben eintrat (Hatai et al. 1932));
- das Durchströmen des Erdmagnetfeldes (leitende Flüssigkeit, die sich durch ein Magnetfeld bewegt, erzeugt ein elektrisches Feld)

Dadurch können spezielle Ausprägungen des elektrischen Potentials innerhalb eines Gewässerlaufs entstehen. Roth (1969) verweist bspw. auf Krajew (1957) und geht darauf ein, dass die Gleichstromfelder in Flüssen im Querprofil an den Ufern starke Sprünge aufweisen.

Untersuchungen zur Elektrorezeption in Teleostei

„Auch, wenn alle Organismen auf elektrische Schläge reagieren, wenn diese ausreichend stark sind, nutzen nur manche aquatischen Wirbeltiere schwache elektrische Ströme regelmäßig zur Orientierung, Objektlokalisierung oder Kommunikation. Nur letztere Organismen werden als elektrorezeptiv bezeichnet.“ [übersetzt aus dem Englischen] Dies schreibt Kramer (1996) sehr passend, denn nicht alle Fischarten besitzen Elektrorezeptoren. Die einzigen elektrorezeptiven Teleostei (echte Knochenfische) des Süßwassers, die weltweit Verbreitung finden, sind Welsartige (Siluriformes; Kramer 1996). Störartige und Neunaugen gehören zu weiteren in den deutschen Binnengewässern vorkommenden elektrorezeptiven Fischarten, die jedoch nicht zu den Teleostei zählen (siehe bspw. Baker et al. 2013; Gibbs und Northcutt 2004; Wang et al. 2020). Weitere Süßwasser-Teleostei, die sogar einen aktiven Elektrosinn besitzen, kommen nur in afrikanischen (Nilhechte (Mormyridae)) sowie süd- und mittelamerikanischen Flüssen vor (Neuwelt-Messerfische (Gymnotiformes)).

Zahlreiche Versuche wurden mit Zwergwelsen (*Amiurus nebulosus*) sowie auch mit dem Amerikanischen Aal (*Anguilla rostrata*) und Europäischen Aal (*Anguilla anguilla*) durchgeführt. Ein wesentlicher Unterschied, durch den ersichtlich wird, dass der Wels gegenüber dem Aal Elektrorezeptoren besitzt, ist das Fressverhalten. Der geblendete Wels zeigt bei sehr schwachen elektrischen Feldern ein Schnappen nach der Reizquelle, da er dort Beute vermutet (Dijkgraaf 1968; Roth 1968). Erst bei stärkerem Stromfluss zeigt der Wels ein Meideverhalten. In einer Studie zeigte Roth (1972) unter anderem auch, dass Zwergwelse (*Ictalurus nebulosus*) die bioelektrischen Wechsel- und Gleichstromfelder anderer Fische mithilfe ihrer small pit organs detektieren können. Ebenso können sie zwischen unterschiedlichen Polaritäten der Felder unterscheiden (Roth 1969). Bezüglich des Aals findet man hingegen sehr viele kontroverse Aussagen. Während Bullock (1973) die Aale zu den elektrorezeptiven Fischen einordnet, schreiben McCleave und Power (1978), dass noch kein Mechanismus zur Wahrnehmung schwacher elektrischer Felder beim Amerikanischen Aal bekannt seien. Berge (1979) hält es aufgrund der hohen Reizschwelle für fraglich, ob Aale elektrische Reize gezielt nutzen, wohingegen Rommel

und McCleave (1972) die Sensitivität des Aals im Bereich natürlich vorkommender ozeanischer elektrischer Felder einordnen. Auch Kalmijn (1974) und CSA Ocean Sciences Inc. and Exponent (2019) nennen die kontroversen Erkenntnisse bezüglich der Wahrnehmung niederfrequenter elektrischer Felder durch den Aal ein. Bezüglich der Wahrnehmung von elektrischen Feldern scheint es gerade zwischen amerikanischen und europäisch/russischen Wissenschaftlern sehr unterschiedliche Meinungen gegeben zu haben (vgl. Berge 1979, McCleave und Power 1978, Zimmerman und McCleave 1975). In den meisten Veröffentlichungen wird der Aal letztendlich jedoch zu den nicht-elektrorezeptiven Fischen gezählt, scheint jedoch elektrosensitiv zu sein (Kalmijn 1974). Aufgrund der Frage wonach er sich bei seiner langen Wanderung zwischen Meer und Binnengewässer orientiert, scheint der Aal jedoch immer wieder in den Fokus verschiedener Untersuchungen (siehe auch Abschnitt 2.2.4). Für eine phylogenetische Übersicht elektrorezeptiver Fischarten wird auf Baker (2019) und Kramer (1996) verwiesen. Dennoch sollte natürlich nicht ausgeschlossen werden, dass weitere Elektrorezeptoren bei anderen Fischen entdeckt werden oder sich ggf. neu ausbilden.

Ein wichtiger Unterschied zwischen elektrorezeptiven Teleostei und der Vielzahl an elektrorezeptiven Nicht-Teleostei ist der auslösende Reiz. Während bei ersteren ein anodischer Reiz (positive Ladung) zur Depolarisation (Erhöhung der Frequenz der Aktionspotentiale) und ein kathodischer Reiz (negative Ladung) zur Hyperpolarisation (Erniedrigung der Frequenz der Aktionspotentiale) führt, ist es bei den Nicht-Teleostei genau anders herum (Baker et al. 2013; Bodznick und Montgomery 2005; Kramer 1996; Roth 1972). Einige Quellen gehen darauf ein, dass der Elektrosinn ein phylogenetisch gesehen sehr alter Sinn ist, der sich bei den Teleostei Kramer (1996) mindestens zweimal unabhängig neu entwickelt hat – womöglich aus der mechanosensorischen Seitenlinie (Baker 2019; Kramer 1996). Daher ist es nicht verwunderlich, dass sowohl die elektrosensorische Seitenlinie wie auch die mechanosensorische Seitenlinie auf einen anodischen Reiz mit einer Depolarisation reagieren (wenn auch bei höherer Reizschwelle, da der elektrische Reiz nicht der adäquate Reiz dieser Sinneszelle ist; Roth 1968). Ein Zusammenhang mit der anodisch ausgerichteten Galvanotaxis (siehe Abschnitt 2.3.2) besteht voraussichtlich nicht. Da die im Fischkörper vorgehenden elektrischen Ströme sehr komplex sind, kann im Rahmen dieser Arbeit nicht detaillierter darauf eingegangen werden. Snyder (2003) gibt in seinem Werk einen sehr guten, tiefgehenden Überblick über wichtige Grundlagen zu Fischen in elektrischen Strömen.

Elektrische und magnetische Felder sind koexistent. Von elektromagnetischen Feldern spricht man hingegen erst im hochfrequenten Bereich, wenn beide Felder nicht mehr voneinander entkoppelt betrachtet werden können – denn eine Änderung des elektrischen Feldes verursacht ein Magnetfeld und eine Änderung des Magnetfeldes ebenso ein elektrisches Feld (AKNIR 2019). Verschiedene Autoren (z.B. Hildebrandt et al. 2021, Kalmijn 1988a, Kramer 1996) schreiben, dass Fische im Salzwasser mit den hochempfindlichen Elektrorezeptoren das Magnetfeld der Erde indirekt wahrnehmen und sich daran orientieren können, wenn sie sich selbst als elektrischer Leiter durch dieses Feld bewegen und damit einen elektrischen Strom induzieren (**Abbildung 2.5**). Molteno und Kennedy (2009) stellen sogar ein mathematisches Modell auf, das die über den Vestibularapparat aufgenommene Eigenbewegung des Körpers mit den bei der Bewegung durch das Magnetfeld erzeugten elektrischen Signalen kombiniert und dadurch eine Art Kompass erzeugt. Dieses Prinzip scheint im Süßwasser aufgrund der geringeren Leitfähigkeit voraussichtlich nicht möglich zu sein (Kramer 1996; Müller und Frings 2009).

2.2.4 Magnetsinn

Neben der erwähnten indirekten Wahrnehmung magnetischer Felder per elektromagnetischer Induktion über die elektrosensorische Seitenlinie (Molteno und Kennedy 2009), sind weitere Möglichkeiten zur Magnetfeldrezeption in der Diskussion. Dabei steht die Hypothese im Raum, dass sich einige anadrome (z.B. der Lachs) und katadrome (z.B. der Aal) Arten während ihrer Wanderung zwischen Meer und Binnengewässer an dem Magnetfeld der Erde orientieren. So schreibt Kramer (1996): „Bei Teleostei, denen eine Elektrorezeption fehlt, insbesondere bei wandernden Arten wie dem Aal, dem Lachs, dem Thunfisch und der Forelle, hat sich ein scharfes geomagnetisches Reaktionsvermögen entwickelt.“ [übersetzt aus dem Englischen] Da das Magnetfeld omnipräsent ist, könnte es für genannte Arten eine wichtige Informationsquelle darstellen.

Das Magnetfeld der Erde entsteht durch die Strömungen von flüssigem Eisen im Erdkern (Entstehung eines Geodynamos, Moyes et al. 2008). Die Kraftlinien des Magnetfeldes (Dipol) verlaufen vom magnetischen Nordpol zum magnetischen Südpol, wobei diese nicht mit den geografischen Polen entlang der Rotationsachse zusammenfallen (**Abbildung 2.6**). Der magnetische Südpol liegt aktuell ca. 500 km versetzt zum geografischen Nordpol in Nordkanada. Der Inklinationswinkel gibt an, in welchem Winkel die Magnetfeldlinien zur Erdoberfläche verlaufen, während der Deklinationswinkel einen Winkel in der horizontalen Ebene charakterisiert, der die Abweichung zwischen einer Kompassnadel (ausgerichtet zwischen den magnetischen Polen) und dem geografischen Nord angibt. Zusätzlich wird das Feld durch seine Intensität als magnetische Flussdichte charakterisiert¹⁶. Diese wird in der Einheit Tesla¹⁷ (T) angegeben und variiert auf der Erdoberfläche im Bereich von 30 bis 60 μT (AKNIR 2019). Magnetische Anomalien¹⁸ im Bereich von 0,1 bis 1 μT sind möglich, die beispielsweise von lokalen geologischen Bedingungen verursacht werden können (Moyes et al. 2008) oder auch durch den Einfluss von Sonnenwinden (Wiltschko und Wiltschko 1995). Lokale Schwankungen können aber beispielsweise auch durch anthropogene Einflüsse, wie durch Magnetfelder von auf dem Meeresboden verlegten Starkstromkabeln erzeugt werden. Wiltschko und Wiltschko (1995) bezeichnen dies als menschengemachtes Rauschen. Verschiedene Studien geben jedoch an, dass keine nachweisliche Veränderung des Verhaltens verschiedener Fischarten festzustellen war (Armstrong et al. 2015; CSA Ocean Sciences Inc. and Exponent 2019; Orpwood J. et al. 2015). Neben den räumlichen Schwankungen des Magnetfeldes, gibt es außerdem auch zeitliche Schwankungen oder Verschiebungen.

¹⁶ Deklinations- und Intensitätskarten des Magnetfeldes können beispielsweise unter folgendem Link heruntergeladen werden: <https://www.ngdc.noaa.gov/geomag/WMM/>

¹⁷ $1 \text{ T} = 1 \text{ N}/(\text{A}\cdot\text{m})$; entspricht der magnetischen Flussdichte, die auf einen Leiter von 1 Meter Länge, durch den ein Strom von 1 Ampere (A) Stärke fließt, eine Anziehungskraft von 1 Newton ausübt

¹⁸ siehe auch: Anomalien des erdmagnetischen Totalfeldes der BRD, https://www.leibniz-liag.de/fileadmin/user_upload/S1/arbeitsbereiche/gravi_mag/magnetikkarte.pdf, abgerufen am 27.02.2023

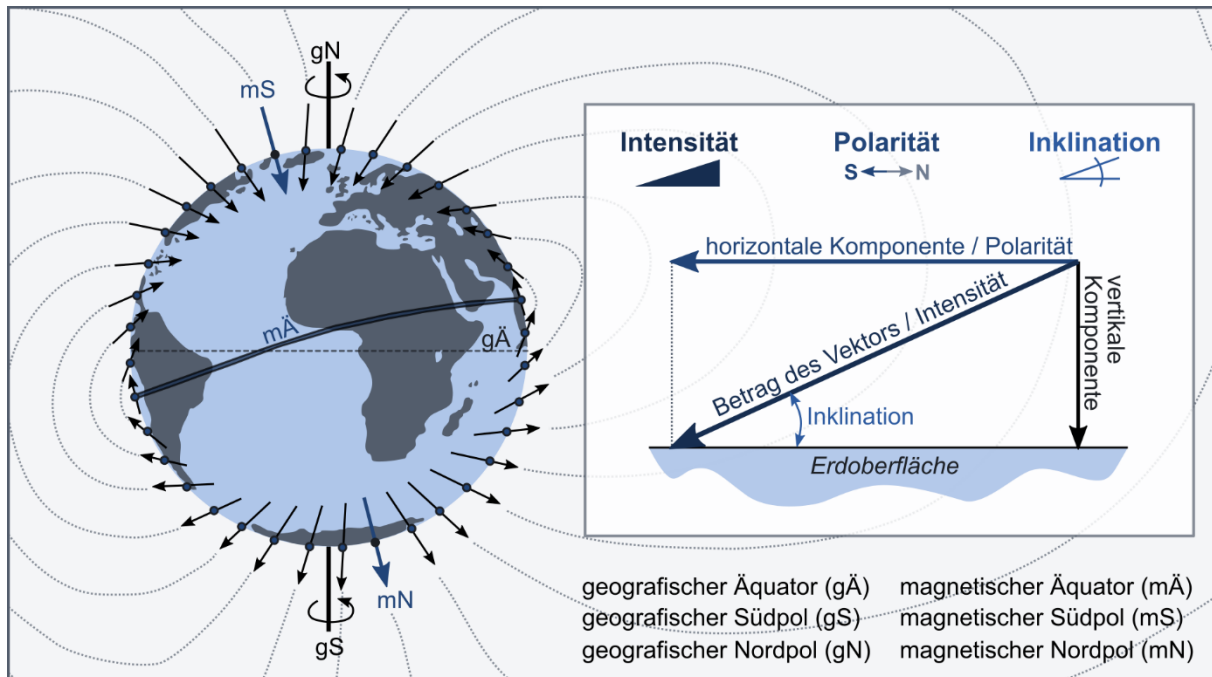


Abbildung 2.6: Magnetfeld der Erde mit angedeuteter Beeinflussung der Feldlinien durch die Sonnenwinde; die magnetischen Pole verlaufen nicht parallel zur Rotationsachse der Erde. Aufgrund der Strömungen im Erdinneren hat sich das Magnetfeld im Laufe der Erdgeschichte bereits mehrmals geändert, was auch zukünftig weiterhin zu erwarten ist. Mögliche Parameter, die ein Lebewesen auf der Erde wahrnehmen kann, sind die Intensität, die Polarität, die Inklination oder ggf. auch die vertikale Komponente des magnetischen Feldes. Da Inklination und Intensität unterschiedliche Gradienten besitzen, entsteht durch diese Parameter auf der Erdoberfläche eine zweidimensionale Karte zur eindeutigen Positionsbestimmung. (in Anlehnung an Lohmann et al. 2008; Wiltshcko und Wiltshcko 1995)

Theorien der Magnetfeldrezeption

Bis heute wurde noch nicht mit Sicherheit nachgewiesen, wie das Magnetfeld wahrgenommen wird, denn ein Magnetsinn konnte bisher noch nicht final identifiziert werden. Es haben sich jedoch aus den bisherigen Untersuchungen drei Theorien ergeben, die teilweise mit anderen Sinnen verknüpft sind (Walker et al. 1997):

- (1) Anregung von Elektronen spezieller Photopigmente im Auge durch Licht (sog. „optisches Pumpen“; funktioniert folglich nicht bei Dunkelheit), die dann mit dem Magnetfeld interagieren und ein Signal erzeugen, was durch das visuelle System wahrgenommen werden kann (Deutschlander et al. 1999; Walker et al. 2003),
- (2) Magnetrezeption über elektromagnetische Induktion mithilfe des Elektrosinns (wird vor allem den Knorpelfischen im Meer zugeschrieben, siehe auch Abschnitt 2.2.3, Kalmijn 1974),
- (3) Magnetrezeption über paramagnetische Materialien als eine Art Kompass: durch die Ausrichtung im Feld wird das magnetische Signal in ein mechanisches umgewandelt, welches wiederum vom zentralen Nervensystem detektiert werden kann. Als Material werden meist Magnetitpartikel (magnetisches Eisenoxid, Fe_3O_4) vermutet, die vom Organismus selbst hergestellt werden können und sogar in manchen Nervenzellen abgelagert werden (Kirschvink und Gould 1981).

Gerade über lange Strecken wandernden Arten wird der Magnetsinn zugeschrieben, wobei bereits zahlreiche Studien durchgeführt wurden. Dazu gehören vor allem verschiedene Arten von Forellen, Lachsen und Aalen (siehe unten) – aber auch Zebrafische (*Danio rerio*, Myklatun et al. 2018) und vor allem Meereslebewesen wie Haie, Stachelrochen oder Schildkröten (z.B. Keller et al. 2021; Lohmann 2007; Newton und Kajiura 2017) wurden untersucht. Bezüglich der Aale scheint die Meinung zum Magnetsinn wie auch bei der Elektrorezeption sehr kontrovers zu sein.

Die meisten durchgeführten Studien mit Fischen wurden in kleinen Becken ggf. mit Labyrinth durchgeföhrt, bei denen in verschiedenen Tests das Erdmagnetfeld durch Spulen kompensiert oder geändert wurde und anschließend die Richtungswahl der Tiere unter den neuen Umgebungsbedingungen beobachtet wurde (siehe unten). Durch Abdunkelung des Untersuchungsbereichs konnte dann die erste Theorie bei den untersuchten Arten verworfen werden, wenn sie sich trotz Dunkelheit entsprechend der Magnetfeldänderung neu ausrichteten (z.B. Chew und Brown 1989). Besitzen die Tiere dann nachweislich auch keinen Elektrosinn, kann auch die zweite Theorie für diese Arten verworfen werden. Daher steht bezüglich der hauptsächlich untersuchten Arten von Forellen, Lachs und Aal vor allem die dritte Theorie im Fokus. Der Nachweis von Magnetit ist jedoch dahingehend erschwert, dass biologisches Gewebe für magnetische Feldlinien durchgängig ist, Rezeptoren folglich überall sitzen könnten und voraussichtlich mikroskopisch klein sind (Hildebrandt et al. 2021; Walker et al. 2003).

Eine zusätzliche Schwierigkeit liegt darin, den adäquaten Reiz zu identifizieren – was natürlich auch daran liegt, dass die möglichen Rezeptoren (s.o.) noch nicht identifiziert werden konnten. Das Magnetfeld stellt ein Vektorfeld dar, weshalb es unterschiedliche verhaltensauslösende Parameter zu betrachten gibt. Es besteht die Möglichkeit auf die Intensität des Feldes zu reagieren oder auf Richtungen, wie beispielsweise den horizontalen Vektor des Feldes auf der Erdoberfläche (ähnlich einer Kompassnadel; Polaritätskompass¹⁹, z.B. Quinn und Brannon 1982) oder der Inklination (Inklinationskompass, **Abbildung 2.6**). Viele Wissenschaftler schreiben weiterhin, dass Fische sich nicht ausschließlich an dem Magnetfeld orientieren, sondern zusätzlich sensorische Informationen anderer Sinne wie der Augen oder der chemosensorischen Systeme nutzen (z.B. Hellinger und Hoffmann 2009; Wiltschko und Wiltschko 2001). Der Magnetsinn selbst kann gerade in weiten Räumen mit wenig festen Fixpunkten wie dem Meer (z.B. bei diadromen Arten) sehr hilfreich sein.

Untersuchungen mit Forellen, Lachsen und Aalen

Zahlreiche Untersuchungen wurden bisher sowohl mit anadromen als auch mit potamodromen Salmoniden durchgeföhrt, woraus ersichtlich wurde, dass die Wahrnehmung des Magnetfeldes genetisch verankert ist (z.B. potamodrome Regenbogenforellen (*Oncorhynchus mykiss*): Chew und Brown 1989, Hellinger und Hoffmann 2009, Putman et al. 2014a; anadrome Lachsarten (*Oncorhynchus nerka*, *Oncorhynchus tshawytscha*): Naisbett-Jones et al. 2020, Putman et al. 2013, Quinn 1980). Formicki et al. (1997) stellten sogar eine Ausrichtung anhand des Magnetfeldes bei Embryos zweier Forellenarten (*Salmo trutta* und *Oncorhynchus mykiss*) fest. Jedoch gehen sie in diesem Stadium von einer passiven Ausrichtung aus, da sich das zentrale Nervensystem noch nicht geformt hat. Auf der Suche nach Magnetrezeptoren wurden unter anderem biogenes Magnetit im olfaktorischen Epithel von Forellen (Walker et al. 1997) sowie im Kopf-,

¹⁹ In der Literatur findet man hier oft auch die Bezeichnung der Polarität, da der Vektor in Richtung des magnetischen Südpols zeigt, wie z.B. in Wiltschko und Wiltschko (2001).

Schädel- und Seitenlinienbereich verschiedener Lachsarten (Mann et al. 1988; Moore et al. 1990; Ogura et al. 1992) gefunden und die langkettigen, eisenhaltigen Strukturen als stark genug für eine Ausrichtung nach dem Magnetfeld befunden. Neueste Untersuchungen von Naisbett-Jones et al. (2020) zeigten, dass junge Königslachse (*Oncorhynchus tshawytscha*) ihre Orientierung anhand eines Magnetfeldes anpassen, wenn sie zuvor starken magnetischen Pulsen ausgesetzt waren. Diese magnetischen Pulse waren stark genug, um das Dipolmoment des biogenen Magnetits zu verändern. Die Erkenntnisse bekräftigen wiederum die Hypothese zur Magnetfeldrezeption mithilfe von Magnetit. Recht eindeutige Beweise zur Magnetfeldorientierung von Lachsen lieferten auch die Untersuchungen von Taylor (1986), der die Tiere in einem in West-Ost Richtung durchströmten Becken hielt und anhand der Futterzugabe in westlicher Richtung für 18 Monate trainierte. Nach Umsetzen in ein Becken, die einen Zufluss aus vier verschiedenen Richtungen besaßen, richteten sich die Tiere trotzdem in Richtung der erwarteten Futterzugabe westwärts aus. Wurde zusätzlich das Magnetfeld künstlich um 90° gedreht, änderte sich die Ausrichtung der meisten Tiere ebenfalls um 90° in Richtung des „neuen Westens“. Eine Umkehr der vertikalen Komponente zeigte hingegen keine Wirkung. Manche Salmoniden scheinen folglich das Magnetfeld der Erde zur Kompassorientierung zu nutzen. Der Ursprung des Verhaltens sowie deren Signifikanz sind jedoch noch unbekannt (Wiltschko und Wiltschko 1995).

Bezüglich der Frage, wie gerade anadrome Arten über hunderte von Kilometern zwischen Süß- und Salzwasser wandern und ihre Geburtsgewässer wiederfinden können, stellten Lohmann et al. (2008) erstmalig die Theorie der geomagnetischen Prägung auf. In weiteren Untersuchungen wurde diese Hypothese weiter spezifiziert (Putman et al. 2013; Putman et al. 2014b). Danach findet womöglich beim Übergang vom Süß- ins Salzwasser eine Prägung auf die lokale Intensität und Inklination des Magnetfeldes statt. Da die Gradienten der Inklination und der Intensität nicht parallel verlaufen, entsteht ein zweidimensionales Koordinatensystem (Bikoordinatennavigation, siehe Abschnitt 2.3.2) für die Magnetfeldinformation, welches über die Erdoberfläche gespannt werden kann und eine eindeutige Positionsbestimmung ermöglicht. Auf diese Weise können Lachse unter Nutzung ihrer „vererbten magnetischen Karte“ sowie der geomagnetischen Prägung nach ihrem Aufwuchs im Meer die Mündung ihrer Heimatgewässer wiederfinden (Putman et al. 2014b). Innerhalb der Binnengewässer nutzen sie dann wiederum ihre olfaktorische Prägung für die Rückkehr zu ihrem Geburtsort. Weitere Studien zeigten außerdem, dass eine vererbte Magnetfeldkarte womöglich auch bei nicht-anadromen Salmoniden vorliegt (Putman et al. 2014a; Scanlan et al. 2018). Dabei beschreiben Putman et al. (2014a) unter anderem eine Fehlorientierung von Forellen, die in einer Aufzucht in stark verfälschten Magnetfeldern (z.B. durch Stahlbetonbauten, Stahlrohre oder Stromkabel) aufwuchsen, wobei die Autoren eine spätere Neukalibrierung oder Umprägung der Tiere nicht ausschließen.

Auch in Hinblick auf verschiedene Aalarten wurden bereits viele Untersuchungen durchgeführt – meist sogar als kombinierte Studien zur elektrischen und magnetischen Wahrnehmung. Diesbezüglich sind zwischen amerikanischen und europäisch/russischen Wissenschaftlern sehr unterschiedliche Meinungen zu finden. In amerikanischen Untersuchungen rund um die Forschergruppe von McCleave konnte keine Ausrichtung anhand des Magnetfeldes bei Amerikanischen Aalen (*Anguilla rostrata*) festgestellt werden, jedoch unterstützen sie die These, dass Aale das Magnetfeld der Erde indirekt über die aufgrund des strömenden Salzwassers induzierten elektrischen Felder wahrnehmen können (Zimmerman und McCleave 1975). Berge (1979) schließt hingegen aus seinen Untersuchungen zum Europäischen Aal (*Anguilla anguilla*), dass

die Reizschwelle für elektrische Impulse zu hoch sei und es den Tieren daher nicht möglich ist, das Erdmagnetfeld durch Induktion wahrzunehmen. In weiteren europäischen Versuchen mit Europäischen und Amerikanischen Aalen konnte Tesch (1974) keine signifikanten Verhaltensunterschiede zwischen den Arten feststellen. Jedoch beobachtete er, wie auch eine russische Forschergruppe um Branover et al. (1971), ebenfalls eine deutliche Ausrichtung nach dem Magnetfeld. Zusätzlich erwähnte er einen Einfluss der Salinität. In einer kritischen Betrachtung ging auch Karlsson (1985) auf die Schwierigkeiten und die Diskrepanzen zwischen den Studien ein. Dabei hob er unter anderem Unterschiede im Versuchssetup und dem Altersstadium der Tiere hervor. Ebenso beschrieb er, dass der Versuch durch die auftretende Thigmotaxis (siehe Abschnitt 2.3.2) der Tiere stark beeinflusst werden kann und seine Ergebnisse daher nicht eindeutig seien. Wiltshko und Wiltshko (1995) nennen als eines der Hauptprobleme die fehlende Motivation der oft verwendeten Gelbaale. In diesem Lebensstadium verhalten sich die Tiere eher stationär und weisen keinen ausgeprägten Wandertrieb auf. So scheint die Frage zur Magnetfeldwahrnehmung von Aalen weiter zu bestehen. In neueren Untersuchungen von Naisbett-Jones et al. (2017) zeigten sich signifikante Unterschiede in der Reaktion auf vier verschiedene Magnetfeldsituationen, welche verschiedenen geografischen Punkten entlang des Golfstroms zugeordnet wurden. Anhand eines Ozean-Modell wurde dann gezeigt, dass Aale sich an diesen Punkten möglicherweise gezielt am Magnetfeld ausrichten, um den Golfstrom für ihre Wanderung nach Europa zu nutzen. Auch hier wird die Vermutung der Nutzung von Magnetfeldkarten aus Inklination und Intensität angestellt.

Bezüglich eines Organs zur Wahrnehmung ist auch bei den Aalen nicht viel bekannt. Hanson und Westerberg (1986) entdeckten zwar eisenhaltige Partikel und auch Magnetit in den Knochen des Europäischen Aales, schreiben aber deutlich, dass diese voraussichtlich nicht ausreichend stark für einen Magnetsinn wären. Sie vermuten eher, dass das Material zur Verknöcherung (Bildung von Knochengewebe z.B. beim Heilungsprozess von Brüchen) dient. Demgegenüber finden Moore und Riley (2009) im Seitenliniensystem des Aales ausreichend ferromagnetisches Material (vermutlich Magnetit), um eine Magnetfeldrezeption anzunehmen. Sie können jedoch nicht ausschließen, dass das Material eher dem von Hanson und Westerberg (1986) vermuteten Zweck diene.

Auch bei den Aalen wird eine Prägung auf situativ relevante Magnetfeldinformationen angenommen. Durif et al. (2013) gehen beispielsweise darauf ein, dass Aale eher nachtaktiv sind und tagsüber in strömungsberuhigten Bereichen verweilen. Dabei können sie sich beim Wegfall des Strömungsreizes anhand der Magnetfeldinformation womöglich einprägen, in welcher Richtung die Strömung verläuft und später die Wanderung in der richtigen Richtung fortsetzen. Außerdem besteht auch hier die Möglichkeit einer Prägung in einem sensiblen Lebensabschnitt, wie Cresci et al. (2019) bezüglich eines tide-abhängigen magnetischen Kompass beschreiben. Wenn Aale vom Salz- ins Süßwasser wandern, könnte eine Prägung der Richtung der Tideströmung bezogen auf das Magnetfeld der Erde stattfinden, sodass sie ihre Wanderrichtung bei der Rückkehr rekonstruieren können. Dies ist gerade dann wichtig, wenn visuelle oder taktile Reize im Meer wegfallen.

Einhergehend mit der Frage nach den möglichen Magnetfeldrezeptoren selbst ist auch noch nicht final geklärt, auf welchen Nervenbahnen die Reizinformation dann zum Gehirn gelangt (Walker et al. 2003). Eine gute Übersicht zum Thema Magnetfeldrezeption, den möglichen Reizen und Rezeptoren sowie auch der Manipulation des Magnetfeldes in zugehörigen Verhaltensuntersuchungen bieten Wiltshko und Wiltshko (1995).

An obiger Zusammenfassung zum wissenschaftlichen Stand wird deutlich, dass noch viele Hypothesen im Raum stehen und weiterer Forschungsbedarf notwendig ist. Hierzu fassen Hildebrandt et al. (2021) gut zusammen: „Alle bisherigen Untersuchungen zur Magnetfeldorientierung weisen auf eine Vielfalt von Mechanismen hin, von denen keiner bisher vollständig verstanden bzw. endgültig nachgewiesen ist. Der Magnetsinn der Tiere bleibt damit ein äußerst spannendes Forschungsfeld, das auch in Zukunft interessante Ergebnisse erwarten lässt.“

2.2.5 Freie Nervenenden der Haut

Ein sehr vielseitiges Sinnesorgan ist die Haut selbst mit zahlreichen freien Nervenenden. Neben der Druckempfindlichkeit bei der Deformation der Oberfläche (Tastsinn, Tangorezeption) ist die Haut auch temperaturempfindlich (Thermorezeption) und sensitiv für verschiedene im Wasser gelöste chemische Substanzen (Chemorezeption, siehe Abschnitt 2.2.6). Auch hier findet, wie bei der mechano- und elektrosensorischen Seitenlinie, eine somatotopische Abbildung im Gehirn statt, sodass der Reiz auf dem Körper lokalisiert werden kann (Frings 2021). Nicht zuletzt wird vielfach erwähnt, dass Fische auch Schmerzen empfinden können (Nozizeption), jedoch ist das Wissen in diesem Bereich sehr begrenzt (z.B. Braithwaite und Boulcott 2007; Sneddon 2009).

Berührungs- und Druckrezeptoren

Berührungs- und Druckrezeptoren sind als freie Nervenenden über den gesamten Fischkörper verteilt. In vielen Untersuchungen zeigte sich, dass die multimodale Wahrnehmung und die Überschneidung der Reizzuständigkeiten gerade beim Ausfall eines Sinnesorgans wichtig sind. Wird ein Sinnesorgan im Versuch „ausgeschaltet“, erholen sich die Tiere oft wieder und können Reize durch andere Sinne kompensieren. Parker und van Heusen (1917) machten bereits Versuche zur Wahrnehmung mit der Haut und dem Octavolateralis System, wobei sich deutliche Überschneidungsbereiche zeigten. Beispielsweise schlossen sie aus ihren Ergebnissen, dass Fische über die Haut sogar Töne niedriger Frequenzen wahrnehmen können, was auch Frisch (1938) bestätigte. Des Weiteren spielt die Tangorezeption der festen Berandung neben der visuellen Wahrnehmung auch bei der Rheotaxis eine große Rolle, um eine Referenz im bewegten Wasserkörper zu definieren (siehe Abschnitt 2.3.2 zur Rheotaxis). Auch können feine Wasserstrahlen einer bestimmten Stärke zu einer Deformation des Fischkörpers führen und dadurch einen taktilen Reiz für Fische darstellen (Dykgraaf 1933). Hildebrandt et al. (2021) erwähnen im Zusammenhang mit dem Tastsinn auch die Messung des Wasserdrucks in unterschiedlicher Wassertiefe. Da sich das Schwimmblasenvolumen aufgrund der Kompressibilität von Luft mit der Wassertiefe ändert, kann es ebenfalls zur Deformation der druckempfindlichen Zellen in der Haut kommen. Dies kann der Fisch zur vertikalen Orientierung im Gewässer nutzen. Lauder (2015) erwähnt außerdem, dass die flexiblen Flossen eine wichtige Rolle bei der Orientierung spielen, sodass Fische ihre Umgebung „ertasten“ können.

Thermorezeptoren

Da Fische wechselwarme Tiere sind und sie damit keinen Mechanismus zur Temperaturregulation des eigenen Körpers besitzen, sind Rezeptoren zur Wahrnehmung der Umgebungstemperatur essentiell. Die dadurch gewonnene Information können die Tiere nutzen, um durch Verhaltensanpassung ihre Körpertemperatur zu regulieren, denn ihre Stoffwechselrate und ihr

Energieverbrauch hängen davon ab (Frings 2021; Schmidt-Nielsen 1977). Versuche zeigen sogar, dass Fische Temperaturänderungen im Bereich von 0,03 bis 0,07 °C wahrnehmen sowie Wärme- und Kältereize differenzieren können (Dijkgraaf 1940). Dabei liegen freie Nervenenden in der Haut als Kalt- und Warmrezeptoren vor. Zusätzlich weist die Kiemenregion eine besondere Temperaturempfindlichkeit auf (Hildebrandt et al. 2021).

Fische richten auch ihr Wanderverhalten sehr stark nach der Temperatur und damit der Jahresrhythmik aus. Beispielsweise wird die Laichzeit so an den Temperaturverlauf angepasst, dass die Aufwuchsbedingungen möglichst optimal sind. Dies stellt eine große Herausforderung bei Laborversuchen dar, weil die Temperaturen im geschlossenen Wasserkreislauf des Labors meist deutlich höher sind als im Gewässer. Neben der frühzeitigen Ausbildung des sogenannten Laichausschlags kann zu warmes Wasser auch die Leistungsfähigkeit der Tiere und damit die Versuchsdurchführung stark beeinträchtigen.

Auf die **Chemorezeptoren**, welche sich zum Großteil in der Haut der Fische befinden, wird aufgrund der großen Variabilität separat im folgenden Abschnitt eingegangen.

2.2.6 Chemosensorische Systeme

Im Wesentlichen werden bei Fischen drei chemosensorische Systeme genannt, die für den Geruch (Olfaktion) und für den Geschmack (Gustation) zuständig sind: Nasengrube mit Riechepithel, Geschmacksknospen und solitäre chemosensorische Zellen (Hansen und Reutter 2004). Da die reizauslösenden chemischen Stoffe im Wasser gelöst sind, ist die Unterscheidung zwischen Olfaktion und Gustation bei aquatischen Lebewesen schwieriger (Jónsson 1980; Moyes et al. 2008). Allgemein werden chemische Substanzen oder auch kleinere Organismen mit der Strömung konvektiv transportiert und liefern damit Informationen aus dem stromaufwärts liegenden Bereichen. Ersteres unterliegt turbulenten Mischungsprozessen, wird aber auch aufgrund diffusiver Vorgänge (jedoch sehr viel langsamer) im stehenden Wasser verteilt. Cox (2008) gibt einen Überblick über weitere hydrodynamische Einflüsse auf die Olfaktion.

Das Riechsystem wird höchstwahrscheinlich dazu verwendet, um Verbindungen über größere Distanzen folgen bzw. diese detektieren zu können, während der Geschmackssinn verwendet wird, um eine genauere Überprüfung der Stoffquelle durchzuführen (Frings 2021; Moyes et al. 2008). Die morphologische Ausprägung der einzelnen chemosensorischen Systeme sowie auch deren Verteilung auf dem Körper sind sehr vielfältig (Laverack 1988) und werden hier nur sehr vereinfacht beschrieben. Hervorzuheben ist jedoch, dass es sich grundsätzlich um unterschiedliche Rezeptor- und Nerventypen handelt (Adam und Lehmann 2011).

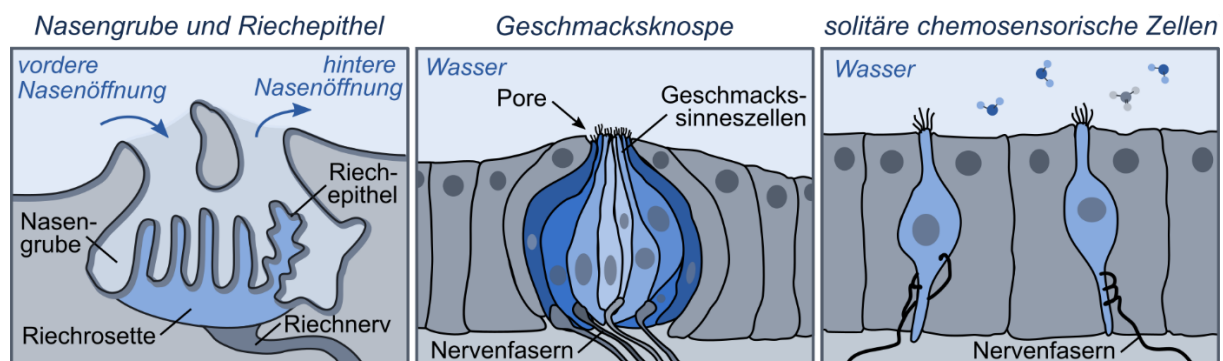


Abbildung 2.7: Chemosensorische Systeme eines Fisches (in Anlehnung an Frings 2021; Hildebrandt et al. 2021)

Nasengrube und Riechepithel

Fische besitzen in der Regel je eine Nasengrube rechts und links, die wiederum jeweils eine Ein- und eine Austrittsöffnung aufweisen und damit mit dem umgebenden Wasser in Verbindung stehen. Das Wasser inklusive der darin gelösten Substanzen tritt in der vorderen Öffnung ein, durchströmt die Nasengrube und tritt aus der hinteren Öffnung wieder aus. Der untere Bereich der Nasengrube – das Riechepithel – ist dabei durch Auffaltungen (olfaktorische Rosette) gekennzeichnet (**Abbildung 2.7**, links), die die Oberfläche vergrößern und damit eine bessere Reizaufnahme ermöglichen. Im Gegensatz zum Menschen laufen die Atmung und das Riechen getrennt ab. (Frings 2021; Hildebrandt et al. 2021)

Wie bereits erwähnt, wird der Geruchssinn eher als Fernsinn eingesetzt, um Futter, Sexualpartner oder Feinde zu detektieren (Hansen und Reutter 2004). Für manche Fischarten, wie den Lachs, ist es auch bekannt, dass eine olfaktorische Prägung in einem sensiblen Lebensabschnitt stattfindet (Hasler und Wisby 1951; Nevitt und Dittman 2004). Dadurch finden diese Fische später wieder den Weg zurück in ihre Heimatgewässer. Auch der Aal besitzt ein sehr empfindliches olfaktorisches System, was bei seiner Wanderung zwischen Fluss und Meer, z.B. zur Wahrnehmung des Salzgehalts des Wassers, eine zentrale Rolle spielt (Cresci 2020; Tesch 1974). Chemische Beutesignale triggern oft auch die rheotaktische Ausrichtung, wobei meist eine stromaufwärtsgerichtete Suche initiiert wird und die genaue Lokalisation der Beute durch andere Sinne realisiert werden kann (Jónsson 1980). Gerade Welse und Aale können anscheinend sehr gut den chemischen Gradienten folgen, um eine Quelle zu detektieren.

Geschmacksknospen

Der Geschmackssinn dient vor allem dazu Nahrung aufzuspüren und als diese zu identifizieren, wenn sie sich nahe dem Kopf befindet oder sogar bereits aufgenommen wurde (Hansen und Reutter 2004). Dafür ragen Geschmacksknospen (eng. *taste buds*) als intraepitheliale und -epidermale Organe nach außen und enthalten zahlreiche eng zusammengelagerte Geschmackszellen (**Abbildung 2.7**, Mitte). Geschmacksknospen sind über den gesamten Organismus verteilt sehr zahlreich zu finden. Innere Geschmacksknospen befinden sich beispielsweise im Kiemenbereich oder im Epithel des Mundes, äußere dagegen verstärkt im Bereich des Kopfes sowie besonderer Ausstülpungen des Körpers wie z.B. Barteln (Hansen und Reutter 2004; Hildebrandt et al. 2021).

Solitäre chemosensorische Zellen

Über den gesamten Körper verteilt, befinden sich zusätzlich noch zahlreiche einzelne Geschmacksrezeptoren (**Abbildung 2.7**, rechts). Diese solitären chemosensorischen Zellen sind bis heute noch nicht vollends verstanden – es wird jedoch angenommen, dass sie demselben Zweck dienen wie Olfaktion und Gustation: Futter- und Partnersuche sowie Feindvermeidung. Da sie eine große Variabilität bezüglich ihrer Verteilung auf dem Körper sowie ihrer Morphologie aufweisen, sind sie schwer zu untersuchen und bisher nicht gut verstanden. Sie sind in der Epidermis eingebettet und über die Hautoberfläche als einzelne isolierte Zellen verteilt. Des Weiteren sind sie im Epithel (oberste Zellschicht) des Mund- und Rachenraums, den Kiemen und im Riechepithel zu finden. (Hansen und Reutter 2004)

Tieferegehende Informationen zu chemosensorischen Systemen sind bspw. in den Fachbüchern von Hara (1992) und Reutter (2005) zu finden.

2.2.7 Augen

Das Auge nimmt den sichtbaren Anteil elektromagnetischer Strahlung, der von verschiedenen Oberflächen reflektiert wird, als Licht auf. Im Wasser wird dabei mit zunehmender Tiefe immer mehr Licht absorbiert, beginnend mit der energieärmeren langwelligen Strahlung (Infrarot, Rot), weshalb Farben unter Wasser in Abhängigkeit der Tiefe anders wahrgenommen werden. Auch die Lichtintensität (Helligkeit) nimmt mit der Tiefe ab. Außerdem wird es durch Reflexion und Streuung in der Atmosphäre, an der Wasseroberfläche sowie an Partikeln und Lebewesen im Wasser teilweise polarisiert. Dadurch wird dem unpolarisierten Sonnenlicht eine bestimmte Schwingungsrichtung aufgezwungen. Nicht zuletzt wird der optische Sinn auch durch die Trübung im Wasser beeinflusst.

Entsprechend ist es nicht verwunderlich, dass Fische sowohl innerhalb des Wachstums oder bei einem Habitatwechsel Veränderungen des Auges durchlaufen bzw. unterschiedliche Fischarten entsprechend ihres Lebensraums mehr oder weniger starke morphologische Unterschiede aufweisen (Evans 2004). Wunder (1927) beschreibt in seinen Untersuchungen mit geblendeten und „normalen“ Fischen verschiedener Spezies die Relevanz des Sehorgans für das Auffinden von Nahrung. Für den Hecht spielt der Sinn dabei beispielsweise eine sehr große Rolle, während andere Arten wie der Zwergwels und Aal diesen für das Auffinden der Nahrung nicht zu benutzen scheinen. Bei Blindfischen (Nordamerikanische Höhlenfische, *Amblyopsidae*) degenerieren die Augen oft im Laufe des Aufwuchses, da sie diese in ihrem dunklen Lebensraum nicht benötigen und sie durch andere Sinnesorgane kompensieren. Untersuchungen mit geblendeten Elritzen zeigen außerdem, dass diese trotzdem auf unterschiedliche Lichtintensitäten reagieren können. Scharer (1928) machte – wie auch Karl von Frisch in vorhergehenden Untersuchungen – die Empfindlichkeit des Zwischenhirns für die Wahrnehmung des Lichtreizes verantwortlich.

Der optische Sinn wirkt wie bereits beschrieben multimodal mit anderen Sinnen zusammen – z.B. mit dem Octavolateralis-System (Schellart und Kroese 1989). Neben der Ausrichtung anhand des Erdschwerefeldes, richten sich Fische anhand des Lichteinfalls aus, der im Wasser in der Regel annähernd mit der Richtung des Erdschwerefeldes von oben übereinstimmt. In den Versuchen von Dijkgraaf (1952) zeigten die Versuchstiere eine Schrägstellung des Körpers bei seitlichem Lichteinfall (Lichtrückenreflex, siehe Abschnitt 2.3.2). Sie drehten sich in Richtung des Lichtreizes, bis ein Grenzwert der Otolithenschwerung des Utriculus aufgrund der wirkenden Erdbeschleunigung erreicht wurde. Ein Zusammenspiel mit dem vestibulären System ist auch bei der Bildstabilisierung während des Schwimmens nötig (Frings 2021). Weiterhin wirken die mechanosensorische Seitenlinie und der Sehsinn zusammen, um eine rheotaktische Ausrichtung in der Strömung zu ermöglichen (siehe Abschnitt 2.3.2) und nicht zuletzt sind die Augen für den Beutefang und die Flucht vor Räubern oft essentiell. Quinn (1980), Quinn und Brannon (1982) sowie Wiltschko und Wiltschko (2001) beschreiben außerdem ein Zusammenspiel des Magnetsinnes und der visuellen Orientierung an der Himmelskugel.

Somit spielt das Auge zur Orientierung für das Wanderverhalten eine wichtige Rolle. Die Orientierung am Sonnenstand wird in einigen Untersuchungen, jedoch vorrangig in Bezug auf küstennah lebende Fischarten (z.B. Hasler et al. 1958; Hasler und Schwassmann 1960; Schwassmann und Hasler 1964; Winn et al. 1964) oder Larven (z.B. Faillettaz et al. 2015; Mouritsen et al. 2013) bezogen. In den Untersuchungen zeigen Fische bei bewölkendem Himmel ein unspezifisches, orientierungsloses Verhalten, während sie bei Sicht auf die Sonne einer

gezielten Richtung folgen. Diese Orientierung wird als Sonnenkompass bezeichnet, wobei meist ergänzt wird, dass eine Zeit-Kompensation vorliegt. Dies bezieht sich auf die Fähigkeit der Tiere sich selbst nach mehreren Stunden in Abwesenheit ohne Sonneneinfluss (z.B. aufgrund einer dichten Eisdecke oder auch nachts) z.B. mithilfe der gespeicherten Magnetfeldinformation wieder orientieren zu können (Forward et al. 1972; Mouritsen et al. 2013). Relevant ist vor allem die Richtung der Sonnenstrahlung, da die Intensität mit der Wassertiefe sehr schnell abnimmt (Forward et al. 1972). Zusätzlich kann die Polarisation des Lichtes zur Orientierung beitragen, da am Himmel charakteristische Polarisationsmuster entstehen (Parkyn et al. 2003; Quinn 1980). Oft wird auf die primäre Wahrnehmung von polarisierter UV-Strahlung eingegangen, welche als kurzwellige Strahlung am weitesten in den Wasserkörper vordringen kann (Hawryshyn 2003). Durch das Trainieren von Fischen (vor allem Regenbogenforellen und Lachse) auf den Reiz des polarisierten Lichtes konnte gezeigt werden, dass eine Wahrnehmung möglich ist (Degner und Hawryshyn 2001; Hawryshyn et al. 1990; Kamermans und Hawryshyn 2011). Kamermans und Hawryshyn (2011) beschrieben den Nutzen vor allem bezüglich folgender Punkte: (1) Kontrastverstärkung (z.B. zwischen Plankton und dem Hintergrund), (2) visuelle Kommunikation durch die Abstrahlung des Fischkörpers, (3) räumliche Orientierung und Navigation (Polarisationsmuster der Himmelskugel). Letzteres trifft bei der stromabwärts gerichteten Wanderung von Lachsen zu, die sich bspw. beim Durchqueren stehender Gewässer nach dem Sonnenkompass und Polarisationsmustern orientieren sollen (Quinn und Brannon 1982; Wiltschko und Wiltschko 1995). Demgegenüber erwähnen Pignatelli et al. (2011), dass die Bedeutung des polarisierten Lichtes bisher nicht ausreichend untersucht wurde und manche Aussagen daher rein suggestiv sind. Aus diesem Grund analysierten sie gezielt den Zusammenhang von polarisiertem Licht und Fressverhalten, konnten jedoch bezüglich der Fische (gegenüber den Kopffüßern) keine Reaktion feststellen.

Nicht zuletzt kommunizieren Fische auch in bestimmter Weise visuell, durch Farben und Muster die sie auf ihrer Haut tragen (Levine et al. 1980).

Aufbau des Auges

Der Fisch besitzt paarig vorliegende Linsenaugen, die denen des Menschen sehr ähnlich sind. Die wesentlichen Elemente des Auges sind die Cornea, die Linse und die Retina (**Abbildung 2.8**). Die Cornea (Hornhaut) ist die vorderste Schutzschicht des Auges, welche einen ähnlichen Brechungsindex wie Wasser besitzt und an der das Licht folglich kaum gebrochen wird (Evans 2004). Die annähernd sphärische Linse besitzt hingegen einen sehr großen Brechungsindex, um ein auf dem Kopf stehendes Abbild der Umgebung auf der Retina (Netzhaut) zu erzeugen (Müller und Frings 2009). Die Retina enthält die Photorezeptoren (primäre Sinneszellen), welche letztendlich die Strahlungsenergie (Reiz) aufnehmen und als elektrische Signale über den Sehnerv ans Gehirn weiterleiten, wo wiederum eine aufwendige Verarbeitung stattfindet. Die Sinneszellen werden in Zapfen und Stäbchen unterteilt. Zapfen antworten auf die Wellenlänge des Lichtes und sind damit für das Farbsehen bei genügender Helligkeit zuständig (photopisches Sehen, Tagsehen), während Stäbchen auf die Lichtintensität antworten und vor allem Grautöne vermitteln indem sie Hell-Dunkel-Kontraste abbilden (skotopisches Sehen, Nachtsehen). Daher kann der Aufbau der Retina auch je nach Fischart und Anpassung an ihr Habitat sehr unterschiedlich sein. Für die Hell- und Dunkeladaptation nutzen Knochenfische Retinomotorik – d.h. sie haben eine regulierbare Retina und können Zapfen und Stäbchen je nach Lichteinfall einrücken oder freilegen. Der Vorgang dauert allerdings oft 25 Minuten oder mehr und damit wesentlich länger als die Irisanpassung beim Menschen (Randall 2014; Sandström 1999).

Für die Akkomodation (Entfernungseinstellung) der Linse werden deren Lage und Abstand zur Retina durch den Linsenretraktormuskel (*Muskulus retractor lentis*) verändert. Durch das Anspannen des Muskels und damit die Verkürzung des Abstandes zwischen Linse und Retina erfolgt eine Ferneinstellung (Hildebrandt et al. 2021). Da der Augapfel bei Fischen eher eine elliptische Form besitzt, sind auch die Abstände zwischen Linse und Retina entlang seiner Längsachse sowie senkrecht dazu unterschiedlich. Nach Randall (2014) ermöglicht dies dem Fisch eine gute Nahsicht nach vorne (längere Bildweite) und eine gute Weitsicht zur Seite (kürzere Bildweite, **Abbildung 2.8**).

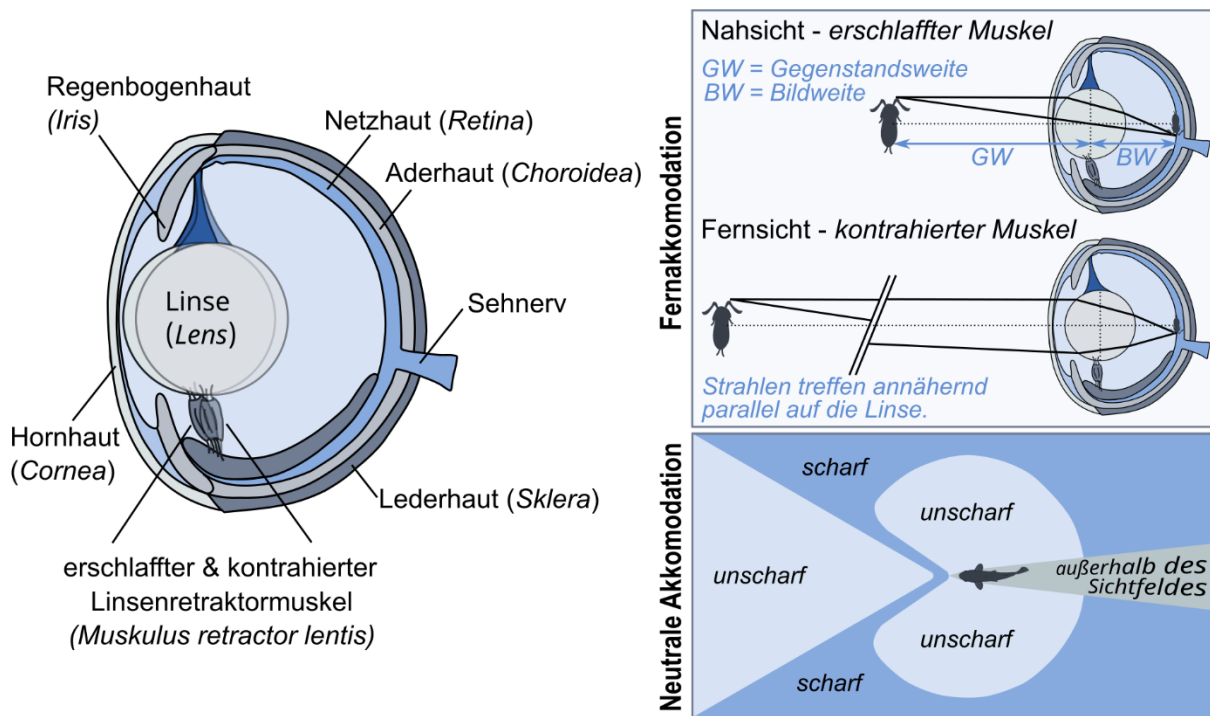


Abbildung 2.8: Das Linsenauge des Fisches: Aufbau des Auges (links); Scharfstellung des fernen Objektes durch Kontraktion des Linsenretraktormuskels (Akkommodation). Die aus der Ferne eintreffenden Strahlen treffen fast parallel auf die Linse und die Bildweite nimmt ab und nähert sich der Brennweite an. Durch Verkürzung des Abstandes zwischen Linse und Retina wird das Bild scharfgestellt (oben rechts). Da das komplette Auge eher elliptisch geformt ist, liegen in Richtung der Längs- und Querachse unterschiedliche Abstände zwischen Linse und Retina vor. Daher können Fische in der neutralen Augenstellung oft nach vorne kurze Distanzen und seitlich weite Distanzen scharf sehen (unten rechts). (in Anlehnung an Fiedler 1991; Frings 2021; Hildebrandt et al. 2021; Müller und Frings 2009; Randall 2014; Sandström 1999)

Sicht eines Fisches limitiert durch die Morphologie des Auges (intern)

Das recht runde, hervorstehende Auge ermöglicht dem Fisch einen sehr guten Rundumblick von annähernd 360° (**Abbildung 2.9**), der wichtig ist, um sich vor Fressfeinden zu schützen. Durch die seitliche Anordnung der Augen gibt es vor dem Fisch nur einen schmalen Überschneidungsbereich, den er binokular (mit beiden Augen) wahrnimmt. Dieser kann je nach Fischart und Aufwuchsstadium mehr oder weniger stark variieren (Collin und Shand 2003). Da durch das binokulare Sehen vom Gehirn ein räumliches Bild generiert wird, können Distanzen besser abgeschätzt werden, wobei laut Frings (2021) für Fische bisher kein stereoskopisches Entfernungsehen nachgewiesen wurde. Für Entfernungsehen nutzen Fische wohl die Akkomodation (Scharfstellung) ihres Auges sowie bei Beutetieren eine Größenabschätzung. Durch das seitlich

große Sichtfeld und die dort vorhandene gute Weitsicht (s.o.) kann der Fisch seine Umgebung gut im Auge behalten und auf Räuber reagieren, während er vor sich mit guter Nahsicht seine Beute anvisiert (Randall 2014).

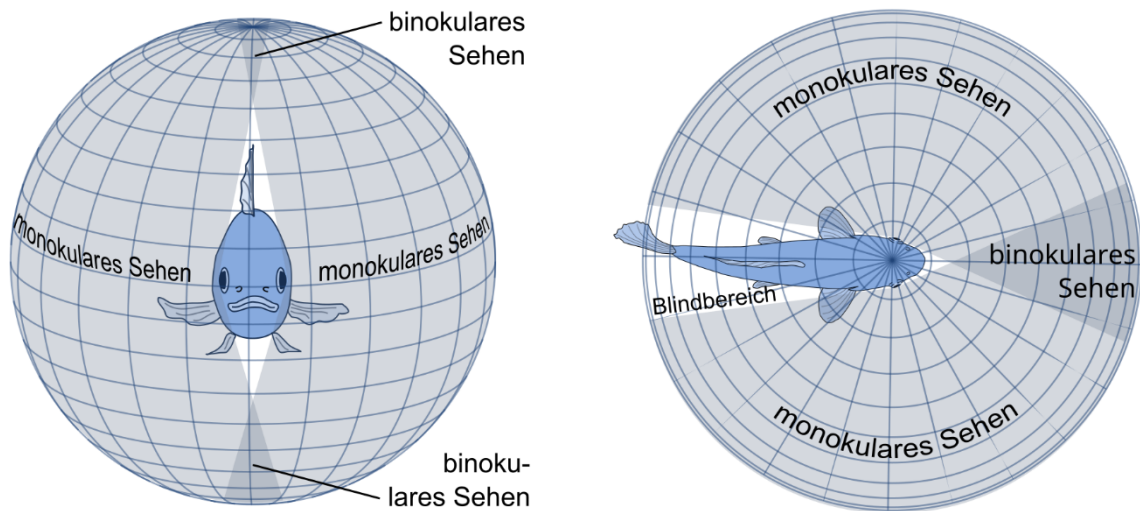


Abbildung 2.9: Beispielhafte Darstellung des annähernd sphärischen Sichtbereichs von Fischen: hellgraue Bereiche für monokulares Sehen (mit einem Auge), dunkelgraue Überschneidungsbereiche für binokulares Sehen und weiße Bereiche für Blindbereiche; je nach Aufwuchsstadium und Fischart können diese Bereiche variieren (in Anlehnung an Collin und Shand 2003; Randall 2014)

Sicht eines Fisches limitiert durch Strahlung und Medium (extern)

Was ein Fisch sieht, ist aber nicht nur von der Morphologie des Fisches und seiner Sinne selbst, sondern auch von den physikalischen Eigenschaften der Strahlung und deren Brechung (Refraktion) im Medium Wasser abhängig. Je größer der Einfallswinkel (bezogen auf die Lotrechte) des Lichtes ist, desto stärker ändert sich der Brechungswinkel, wobei das Licht zum Lot hin gebrochen wird (Übergang optisch dünneres in optisch dichteres Medium). Trifft das Licht senkrecht auf die Oberfläche, wird es nicht abgelenkt. Ab einem Winkel von 10° zur horizontalen Wasseroberfläche wird der größte Anteil des Lichts reflektiert (Totalreflexion), sodass Spiegelungen der Umgebung im Wasser zu erkennen sind. Ähnlich ist es für einen Fisch unter Wasser: für ihn gibt es ein kreisförmiges Fenster zur Welt über dem Wasser („Snell’s Window“²⁰), welches durch einen Sichtkegel mit einem Öffnungswinkel von ca. 97° entsteht (**Abbildung 2.10**). Außerhalb dieses vertikalen Sichtkegels, also außerhalb eines Grenzwinkels von $48,5^\circ$ zur Lotrechten, kommt es zur Totalreflexion, d.h. die Umgebung unter Wasser reflektiert in der Wasseroberfläche wie in einem Spiegel. Diese Gesetzmäßigkeit gilt bei horizontal verlaufender Wasseroberfläche – werden Oberflächenwellen berücksichtigt, verändert sich der Einfallswinkel und das Licht wird unterschiedlich gebrochen. Dadurch können zusätzliche Einblicke der Außenwelt durch die Wellenfronten erhascht werden (Lynch 2015).

Die Spiegelung können sich Fische folglich zu Nutze machen, um beispielsweise versteckte Räuber oder Beute hinter Objekten zu erspähen. Durch Snells Fenster bekommen sie hingegen aufgrund der Refraktion einen verzerrten und auf einen Kreis komprimierten Rundumblick von den Geschehnissen über dem Wasser (Randall 2014).

²⁰ Abgeleitet von dem Snelliusschen Brechungsgesetz nach Willebrord van Roijen Snell (1580-1626), einen niederländischen Astronomen und Mathematiker. Das Gesetz besagt, dass Lichtstrahlen gebrochen werden, wenn sie von einem optisch dünneren in ein optisch dichteres Medium übergehen.

Weiterführende Informationen zum optischen Sinn der Fische sind bspw. in Douglas und Djamgoz (1990) zu finden.

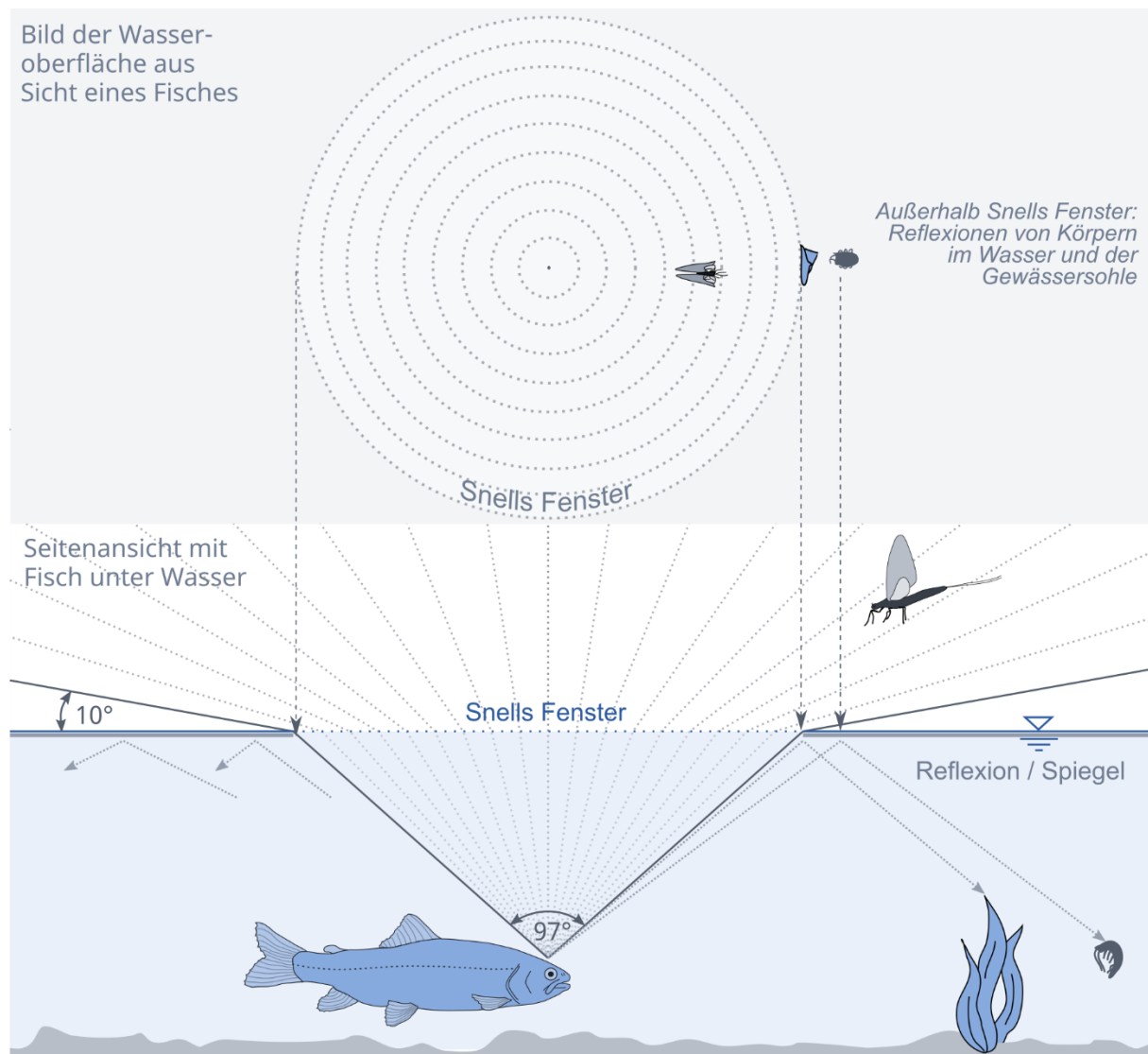


Abbildung 2.10: Sichtfeld eines Fisches unter Wasser in Richtung Wasseroberfläche (oben): Der Blick nach außen durch Snells Fenster ermöglicht einen verzerrten, jedoch weiten Rundumblick. Zusätzlich erlaubt die Spiegelung an der Wasseroberfläche einen Einblick in Bereiche, die durch die direkte Sicht versperrt sind. (in Anlehnung an Randall 2014)

2.3 Verhalten

Nachdem die sensorischen Systeme der Fische nun umfangreich beschrieben wurden, welche äußere Reize detektieren und diese Informationen ans Gehirn weiterleiten, stellt sich nun die Frage, wann es wiederum zu einer Reaktion auf diese detektierten Reize kommt und welches Verhalten beschrieben werden kann. Denn in der Ethohydraulik ist – wie der Name bereits offenbart – neben dem hydraulischen Input und der sensorischen Detektion vor allem das Verhalten (Ethologie) von großer Bedeutung. Blaxter (1988) formuliert sehr passend: “Die Interpretation der sensorischen Leistung erfordert etwas Wissen zum Verhalten von Tieren, der Qualität und Fülle der Reize auf welche [die Tiere] unter verschiedenen Bedingungen reagieren,

die Reize, welche sie vielleicht ignorieren, da sie keine „Bedeutung“ haben, und den Effekt der Motivation und Gewöhnung. Weiterhin ist die Schnittstelle der sensorischen Physiologie mit dem Verhalten ebenso wie der Ökologie, ein essentieller Forschungsbereich, um die Mechanismen zu erklären, welche die Antwort von Tieren auf die Umwelt und ihre Verteilung in Raum und Zeit regulieren.“ [übersetzt aus dem Englischen] Ebenso argumentieren Adam und Lehmann (2011), indem sie schreiben, dass es als Grundlage für Verhaltensbeobachtungen unumgänglich ist, sich mit der Sinneswelt der Fische vertraut zu machen. Verhalten und Sinneswahrnehmung sind folglich untrennbar miteinander verknüpft und bilden die Basis ethohydraulischer Tests.

Die Suche nach einer genauen Definition von Verhalten erweist sich jedoch als schwierig. Diese ist bis heute noch nicht eindeutig und einheitlich, wie auch Kappeler (2017) formuliert. Dusenbery (2001) beschreibt Verhalten als eine Aktivität, welche die Umwelt verändert, indem sich der Organismus oder ein Teil dessen zu einem neuen Ort bewegt oder indem der aktuelle Ort selbst verändert wird. Kappeler (2017) definiert Verhalten etwas präziser als die „intern koordinierte Kontrolle von Bewegungen oder Signalen, mit denen ein intakter Organismus mit Artgenossen oder anderen Komponenten seiner belebten und unbelebten Umwelt interagiert sowie auf Aktivitäten, die der Homöostase eines Individuums dienen.“ Hierbei ist etwas klarer auch die Kommunikation enthalten.

Die Ethologie als vergleichende Verhaltensforschung und Nachbardisziplin der Psychologie entwickelte sich in Europa bereits 1870 (Lück et al. 1984), wobei Konrad Lorenz (1903-1989) später als der Begründer moderner Ethologie benannt wurde oder, wie Tinbergen (1963) schrieb, als „father of modern ethology“. Parallel dazu entwickelte sich in den USA eine ähnliche Ausprägung, der sogenannte Behaviorismus.

Der amerikanische Behaviorismus und die europäische Ethologie haben dabei beide das Ziel, „[...] das Verhalten von Organismen ohne Rückgriff auf subjektive Vorgänge [zu] erklären“ (Lück et al. 1984). Daher wurde meist der Black-Box-Ansatz verwendet, bei dem die inneren Vorgänge unberücksichtigt blieben und vorrangig der Zusammenhang zwischen Input und Output betrachtet wurde. Dies ist ein sinnvolles Vorgehen, um die Komplexität des Sachverhalts zu reduzieren. Trotzdem ist es wichtig zu verstehen, welche Reize überhaupt ein Verhalten beim Tier auslösen können und sich daher ein gutes Verständnis zur Sinneswahrnehmung und Reizverarbeitung anzueignen.

Unterschiede in den beiden genannten Disziplinen liegen beispielsweise darin, dass im Behaviorismus Verhalten weitgehend durch die individuelle Erfahrungsgeschichte bestimmt wird, d.h. die Lebewesen werden als „unbeschriebenes Blatt“ geboren und entwickeln ihr Verhalten nur auf Basis eigener Erfahrungen. Daher fanden Versuche vor allem in Bezug auf das Lernen unter strengen Laborbedingungen statt (Kappeler 2017). Diese Auffassung wird jedoch inzwischen weitestgehend nicht mehr vertreten (Adam und Lehmann 2011). Demgegenüber sind nach Auffassung der Ethologie durch die stammesgeschichtliche Erfahrung und Anpassung Grenzen gesetzt, innerhalb derer sich Verhalten entwickeln kann (Lück et al. 1984). Es werden folglich physiologische, ontogenetische und evolutionäre Grundlagen berücksichtigt. Charakteristisch für die Ethologie war daher von Beginn an, das Verhalten des Organismus unter möglichst natürlichen Bedingungen zu beobachten, wobei zusätzlich experimentelle Überprüfungen im Labor stattfanden (Lück et al. 1984). Dieses Vorgehen wurde auch in der Ethohydraulik übernommen.

Während es eine Vielzahl an Verhaltensweisen gibt (Sexualverhalten, Nahrungsverhalten, Rangordnungsverhalten usw., siehe Colgan 1993), wird hier vor allem auf das Verhalten eingegangen, welches im direkten Zusammenhang mit der Fischwanderung steht, auch wenn die Fortpflanzung oder Nahrungssuche Auslöser für die Wanderung darstellen können. Folglich fokussieren die Erläuterungen vor allem auf die Fortbewegung (Lokomotion), die Ausrichtung an der Strömung und das Orientierungsverhalten.

Im Folgenden wird zunächst auf innere und äußere Reize und deren Bedeutung für das Verhalten des Tieres eingegangen (Ursache des Verhaltens). Auch die für den Fisch relevanten Taxien werden vorgestellt, die bei ihm eine bestimmte Ausrichtung in Bezug auf einen Reiz hervorrufen. Daraufhin wird auf die räumlichen Ziele eingegangen, die ein Fisch anstrebt, wobei verschiedene Begriffsdefinitionen genannt werden. Zuletzt wird auf bisher in der Ethohydraulik hauptsächlich verwendete Beschreibungen für Verhaltensweisen eingegangen.

Da nur ein kleiner Einstieg in das sehr breit gefasste Thema „Verhalten“ gegeben wird, werden als weiterführende Fachliteratur zum Verhalten, der Orientierung und der Wanderung unter anderem die folgenden Fachbücher empfohlen: Adam und Lehmann (2011), Dusenbery (1992), Kappeler (2017), Lucas und Baras (2001), Naguib und Krause (2020), Pitcher (1993) und Schöne (1983).

2.3.1 Interne und externe Faktoren

Der heute gängige Begriff der Umwelt wurde 1909 von Jakob Johann von Uexküll (1864-1944) entscheidend geprägt. Er betrachtete damals erstmalig die Umwelt situationsabhängig und damit individuell für ein Tier sowie spezifisch für einen bestimmten Raum und eine bestimmte Zeit (Herrmann und Sieglerschmidt 2017). Dabei trennte er die Innenwelt des Tieres von der Umwelt. Der Nobelpreisträger Nikolaas Tinbergen (1907-1988) spezifizierte die Frage nach den Ursachen für ein bestimmtes Verhalten noch genauer und unterteilte sie in vier Teilaspekte: innere und äußere Ursache (eng. *causation*), Anpassungswert (eng. *survival value*), Ontogenese/individuelle Entwicklung (eng. *ontogeny*) und Phylogenese/stammesgeschichtliche Entwicklung (eng. *evolution*). Verhalten kann folglich auf verschiedenen Ebenen analysiert werden. Die inneren und äußeren Ursachen ordnet Tinbergen (1963) sogar eher der „Physiologie des Verhaltens“ zu. Er schreibt selbst, dass er das Arbeitsgebiet der Ethologie auf einen „Riesenkomples von Wissenschaften“ angewandt hat (weiter als bei Ethologen üblich), die seiner Meinung nach zu einer vielumfassenden Wissenschaft zusammenwachsen – zur „Verhaltensbiologie“.

In einer Vielzahl öko- oder ethohydraulischer Literatur findet jedoch hauptsächlich eine Einteilung in interne und externe Faktoren²¹ statt, denen die Fragen von Tinbergen eher untergeordnet wurden (z.B. Castro-Santos und Haro 2010; Lucas und Baras 2001; Naguib und Krause 2020; Schöne 1983). Externe Faktoren, wie bspw. das Nahrungsangebot, vorhandene Strömungsreize oder Temperaturschwankungen, können sehr vielseitig sein und werden über die sensorischen Systeme des Tieres aufgenommen (**Abbildung 2.11**). Zusätzlich werden auch die

²¹ Hier sind in der Literatur sehr unterschiedliche Begrifflichkeiten zu finden, die gleichermaßen verwendet werden: interne/externe, innere/äußere, intrinsische/extrinsische, endogene/exogene Faktoren. Des Weiteren finden nach Tinbergen auch die Begriffe „proximate Faktoren“ (Wie?), welche unmittelbar Verhalten auslösen und steuern (Physiologische Mechanismen, Umweltfaktoren und Ontogenese), und „ultimate Faktoren“ (Wozu und warum?), welche sich auf die Konsequenz bzw. den Anpassungswert des Verhaltens beziehen (Anpassungswert und Phylogenese; Naguib und Krause 2020).

internen Faktoren, wie bspw. Fitness, Hunger oder Alter, zentralnervös verarbeitet. Aus der Konstellation interner und externer Faktoren, die sich in der Motivation des Tieres widerspiegeln, kann dann eine Aktivierung der Motorik resultieren – also ein Verhalten. Schöne (1983) bezeichnet diese Motivation als „zentrale Disposition“ und nennt weitere häufig verwendete Synonyme wie Handlungsbereitschaft, Trieb und Stimmung. Flucht- und Schreckreaktionen stellen wiederum Dauerdispositionen dar. In jedem Fall zeigt sich deutlich, dass der Verarbeitung im Gehirn eine bedeutende Rolle beikommt, da Informationen dort in einen kausalen Zusammenhang gestellt werden (Überleben, Nahrungsaufnahme usw.; Naguib und Krause 2020).

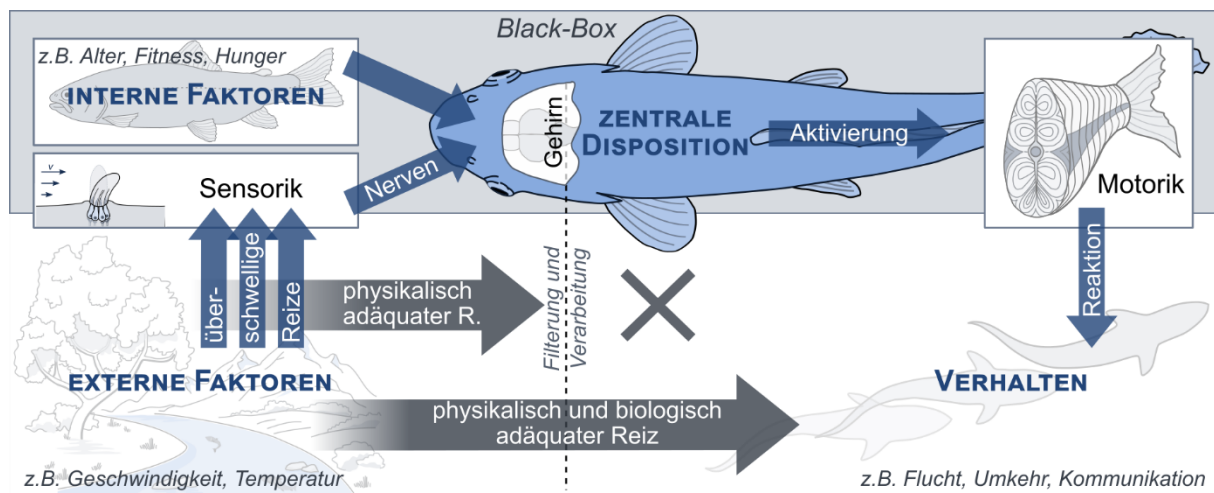


Abbildung 2.11: Zusammenspiel zwischen internen und externen Faktoren, der zentralen Disposition und dem Verhalten; da die inneren Prozesse bei der Verhaltensbeobachtung oft unbekannt sind, wird in der Ethohydraulik versucht ein Zusammenhang zwischen externen Faktoren und dem Verhalten herzustellen und damit den biologisch adäquaten Reiz zu definieren, während der Fisch als Black-Box betrachtet wird.

Es zeigt sich damit, dass Verhalten meist kein einfacher Reflex²² ist, der stets auf die gleiche Weise basierend auf denselben Reizen ausgeführt wird, sondern aus einem komplexen Zusammenspiel unterschiedlicher interner und externer Faktoren resultiert. Dies lässt es wiederum nachvollziehbar werden, warum in der Ethologie sowie der Ethohydraulik versucht wird, lediglich den Input als Reiz und den Output als Reaktion zueinander in Verbindung zu setzen. Dennoch spielt die Motivation der Tiere auch bei ethohydraulischen Versuchen eine große Rolle (weiterführende Informationen in Adam und Lehmann 2011). Denn für motivierte Probanden im ethohydraulischen Laborversuch muss beispielsweise der jahreszeitliche Wanderrhythmus der Tiere berücksichtigt werden, um eine Bewegung innerhalb des Versuchsaufbaus herbeizuführen. Ebenso ziehen sich kranke Tiere eher in strömungsberuhigte Bereiche des Versuchsaufbaus zurück, um Energie zu sparen, weshalb ihr Verhalten für die untersuchte Situation nicht aussagekräftig ist. Dies muss der Biologe im Versuch differenzieren können.

So scheinen sich die Erkenntnisse und Vorgehensweisen teilweise zu widersprechen, wenn nach möglichen Reiz-Reaktions-Mechanismen gesucht wird, diese sich jedoch nicht so einfach darstellen lassen. Dies verdeutlicht die Schwierigkeit in der ethohydraulischen Forschung: die ex-

²² Guthrie (1980) nimmt eine feinere Unterteilung von Verhalten in verschiedene Typen vor: vom einfachen Reflex über einfache, durch interne Faktoren geprägte Muster, feste Aktionsmuster und komplexe Verhaltenssequenzen bis hin zu antagonistischen Verhalten oder Verhalten bei Dislokation usw.

ternen Faktoren müssen möglichst genau aufgezeichnet, das Tierverhalten muss möglichst genau beobachtet und eine ausreichende Anzahl an Wiederholungsversuchen durchgeführt werden. Nur so können reproduzierbare Reiz-Reaktions-Mechanismen aus den Versuchsdaten herausgearbeitet werden.

Reize sind bedeutende chemische oder physikalische Größen, die an einer Sinneszelle zu einer Erregung führen (siehe auch Abschnitt 2.2.1), und resultieren aus den externen Faktoren. Während diese bedeutsamen Muster von Physiologen als Reiz bezeichnet werden, ist in der Signalanalyse und Messtechnik von einem Signal die Rede (Dusenbery 1992). Bei Reizen wird zusätzlich noch zwischen adäquaten und inadäquaten Reizen unterschieden. Der adäquate Reiz (z.B. Fluidströmung entlang der Seitenlinie) löst bereits bei geringer, jedoch zwingend überschwelliger²³ Reizstärke ein Aktionspotential aus, d.h. die Sinneszelle reagiert hier am empfindlichsten. Auf einen inadäquaten Reiz (z.B. Berührung der Seitenlinie mit einem Gegenstand) reagiert die Sinneszelle entweder gar nicht oder nur bei sehr starker Reizeinwirkung. Dijkgraaf (1952) beschreibt außerdem sehr anschaulich die weitere Unterteilung in einen biologisch adäquaten und einen physiologisch/physikalisch adäquaten Reiz. Ersteres ergibt sich aus dem Verhaltensversuch, wie es in der Ethologie der Fall ist, zweites aus der physiologischen Betrachtung der erzeugten Aktionspotentiale einer Nervenzelle. Folglich ist bei dem biologisch adäquaten Reiz noch das zentrale Nervensystem zwischen Reiz und Reaktion geschaltet, sodass nicht zuletzt die zentrale Disposition eine Rolle spielt (**Abbildung 2.11**). Im Gehirn findet – wie oben bereits erwähnt – eine Reizverarbeitung und -filterung statt und es wird folglich entschieden, inwiefern die einlaufenden Informationen verwertbar sind und ob damit die physikalische Reizung auch der biologischen entspricht (Dijkgraaf 1952). Frings und Müller (2014) beschrieben bezüglich der Informationsverarbeitung sehr passend: „Was wir wahrnehmen ist nicht die Wahrheit, sondern eine Hypothese unseres Gehirns.“

Für die Ethohydraulik von höchster Relevanz ist hierbei, dass der physikalisch adäquate Reiz die Voraussetzung für den biologisch adäquaten Reiz und damit für die Wahrnehmung darstellt. Löst also eine hydraulische Größe Ersteres nicht aus, ist ein kausales Verhalten bezüglich dieser Größe ausgeschlossen. Daher hat die physiologische Betrachtung zum grundlegenden, physikalischen Verständnis der Funktionsweise der Sinneszellen für die Ethohydraulik ebenso seine Bedeutung wie auch der biologische Versuch, bei dem untersucht wird, welche Informationen letztendlich auch zu einer (motorischen) Reaktion synthetisiert werden. Reize aus externen Faktoren, die wiederum ein klares reproduzierbares Verhalten zeigen, werden als Auslöser bezeichnet (Schöne 1983).

2.3.2 Orientierung im Raum

Für die Fischdurchgängigkeit der Gewässer ist vor allem das Orientierungsverhalten von Bedeutung, um sich in der Strömung auszurichten, ein definiertes Ziel anzusteuern und an Querbauwerken eine geeignete Passage zu finden. Oft wird behauptet, dass Tiere mehr Zeit mit der Orientierung verbringen, als mit jedem anderen Verhalten (Coombs und Montgomery 2014). Dies sei auch ein Grund dafür, dass es eine so lange Liste an Verhaltensweisen zur Orientierung in einem breiten verhaltensbezogenen und ökologischen Kontext gibt. Die Orientierung im Raum ist ein sehr breites und für die ethohydraulische Modellierung auch wichtiges

²³ Zur Differenzierung zwischen unter- und überschwelliger Reizung siehe bspw. Abschnitt 2.2.1

Themenfeld, welches sich im Laufe des zwanzigsten Jahrhunderts stark entwickelt hat und dessen Entwicklung noch nicht abgeschlossen scheint. Die verwendeten Begrifflichkeiten sind sehr umfang- und detailreich und können im Rahmen dieser Arbeit nicht in Gänze erläutert werden. Für weitere Informationen wird daher auf das sehr informative und anschauliche Werk von Schöne (1983) verwiesen.

Zur Orientierung

Für die weiteren Betrachtungen ist eine Definition der Orientierung sinnvoll. Kühn (1919) definierte sie folgendermaßen: „Die aktive Einstellung eines Organismus in eine bestimmte Richtung des Raumes [...]. Es gibt keine Orientierung im Raume schlechthin, sondern nur eine Orientierung im Verhältnis zu bestimmten räumlich geordneten Reizen.“ Demgegenüber definierte Schöne (1983) die Orientierung einige Zeit später etwas allgemeiner: „Der Begriff Orientierung im Raum beschreibt die Fähigkeit der Tiere [...], Lage und Bewegungen des Körpers, von Körperteilen und auch von anderen Objekten, auf Größen räumlicher Art zu beziehen. Die Fähigkeit umfasst das Orientieren als das Herstellen der räumlichen Beziehung ebenso wie das Festhalten am orientierten Zustand und das „Kenntnishaften“ über diesen Zustand.“ Der Orientierungsreiz wird folglich von den Sinneszellen aufgenommen und eine Orientierungsbewegung im Raum durchgeführt. Es bestehen sechs Freiheitsgrade, um die Bewegung vollständig beschreiben zu können: drei translatorische (Bewegung entlang der drei Raumrichtungen) und drei rotatorische (Drehung um drei Achsen). Je nach Aufbau des Sinnesorgans und dessen Funktionsweise liegen verschiedene Mechanismen vor, mithilfe derer die Richtung des Reizeinfalls, des Gradienten oder auch die Entfernung zur Reizquelle bestimmt werden können (Raster-, Unisensoren-, Bisensorenverfahren und Zeitdifferenzmessung; siehe Schöne 1983 für weitere Informationen), um damit eine Orientierung zu ermöglichen. Die Reizgrößen, an denen sich ein Lebewesen orientiert, können nach Schöne (1983) weiterhin in vier Klassen unterteilt werden:

- (1) Felder von sich geradlinig und parallel ausbreitenden Reizen (zumeist gleichförmiger Stärke)
z.B. Erdmagnetfeld, Gravitationsfeld, Sonne (meist mit Zeitkompensation); aufgrund der großen Entfernung der Dimension der Reizquelle ergibt sich über die Erde hinweg ein klares Raster und damit die Möglichkeit einer Kompassorientierung
- (2) Felder mit abgestufter Reizstärke (Gradientenfelder)
z.B. lokale Strömung, Temperatur, akustische und chemische Signale; diese führen meist mit ansteigender Stärke zur Quelle hin; bei konvektivem Strömungstransport (siehe Abschnitt 3) können diese Signale durch die Strömung verändert werden
- (3) Fixpunkte (Wegzeichen, Marken) und Markenmuster
z.B. visuell oder olfaktorisch; charakteristische Anhaltspunkte, Oberflächentopografie
- (4) Spuren und Fährten
z.B. ein Band von Marken, spezielle Fährte eines Individuums; letzteres kann bspw. visuell, chemisch oder hydraulisch (wake tracking, siehe Abschnitt 2.2.1) sein

Gegenüber Precht (1942), der eine Unterteilung in Kraftfelder ohne Gefälle und mit Gefälle vornimmt, scheinen die obigen Definitionen nach Schöne (1983) allgemeiner gehalten zu sein. Denn ein Kraftfeld ist nach seiner Definition nur vom Ort eines Massenpunktes abhängig und nicht von seiner Geschwindigkeit (Meschede 2015). Entsprechend dieser Definition wäre ein

Geschwindigkeitsfeld kein Kraftfeld und ein entscheidender Aspekt würde für ethohydraulische Betrachtungen fehlen. Schöne (1983) inkludiert folglich sowohl Skalar- als auch Vektorfelder. Dusenbery (1992) bezeichnet geradlinige Felder (1) demgegenüber als stationäre Reize und fügt der Liste noch den taktilen Reiz hinzu. So könnte hier die Frage gestellt werden, ob feste Berandungen als eine Art „geometrisches Feld“ zu (1) hinzugezählt werden können. In gewissen Grenzen ist zu (1) womöglich auch die Hauptströmungsrichtung der Gewässer zu zählen, die eine klare Richtung definiert, jedoch lokale Gradientenfelder (2) aufweist. Auch die Eingliederung anderer konstanter (z.B. der Golfstrom für die Aal-Wanderung) oder zyklisch wiederkehrender Strömungen (z.B. Tideströmungen) zu (1) ist möglich. Letztgenannter Aspekt, nämlich der zyklische Verlauf, sollte für eine präzisere Formulierung der Kategorien nach Schöne ergänzt werden, da auch die Sonne einen zyklisch wiederkehrenden Rhythmus aufweist.

Es zeigt sich hieran bereits die Schwierigkeit und Komplexität bei der Einteilung eindeutiger Kategorien sowie einheitlicher Begrifflichkeiten, die im Bereich des Verhaltens und der Orientierung oft vorzufinden ist.

Aus der Kategorisierung lässt sich schlussfolgern, dass für die Herstellung der Gleichgewichts- oder Normallage (Bauch nach unten, Rücken nach oben) anhand der Gravitation und des Lichteinfalls sowie für die großräumig orientierte Wanderung (Fernorientierung) eher geradlinige Felder nach (1) relevant sind. Für die meist kleinräumigere, ethohydraulische Betrachtung und die lokale Fischdurchgängigkeit an hydraulischen Anlagen spielen wiederum Gradientenfelder eine besondere Rolle, worauf im Laufe der Arbeit noch einmal zurückgekommen wird. Denn die lokale Änderung der Strömung (Gradient) gibt dem Fisch Auskunft über seine Umgebung und kann eine hydrodynamische Bildgebung ermöglichen (Hassan 1989; Windsor 2014; Yang et al. 2006, siehe Abschnitt 5.1.3). An dieser Stelle soll nicht unerwähnt bleiben, dass Reize neben obiger Einteilung allgemein auch in skalare Größen, bei denen dann die Reizstärke von Bedeutung ist, oder vektorielle Größen, bei denen zusätzlich zur Stärke eine Richtungskomponente vorliegt, unterteilt werden. Für erstere können wiederum Gradienten der skalaren Größe richtungsweisend sein.

Bei der Orientierung sind in der Literatur häufig weitere Untergruppierungen vorzufinden (siehe Altmann 2011; Kappeler 2017; Lucas und Baras 2001; Schöne 1983), wobei auch diese nicht ganz einheitlich strukturiert sind. In dieser Arbeit findet eine starke Anlehnung an Schöne (1983) statt. Er unterscheidet bezüglich der Leistung der Orientierung zunächst grob zwischen der Orientierung in Sonderlagen, der Zielorientierung und den Stabilisierungssystemen. Erstes bezieht sich beispielsweise auf die oben bereits erwähnte Einnahme der Normallage im Raum, die durch den Gleichgewichtssinn gesteuert wird (siehe Abschnitt 2.2.2). Andere Autoren bezeichnen dies auch als primäre Orientierung (Altmann 2011). Letzteres bezeichnet ebenfalls die Einhaltung einer bestimmten Position im Raum und könnte daher aus Sicht der Autorin auch als Untergruppierung zu den Sonderlagen zählen. Schöne (1983) zählt hierzu beispielsweise den optomotorischen Mechanismus, bei dem Tiere in Abhängigkeit von visuellen Reizen eine bestimmte Zwangsposition einnehmen. Sonderlagen und Stabilisierungssysteme werden hier nicht genauer betrachtet, da in der Ethohydraulik vor allem die dritte Gruppe, die Zielorientierungen, von Bedeutung sind. Diese können wiederum in Fern- und Nahorientierung sowie Vorzugsorte und -distanzen unterteilt werden. Letzteres beinhaltet beispielsweise die Orientierung im Schwarm, was hier zunächst ebenfalls nicht näher betrachtet wird.

Im Folgenden wird genauer auf die Fern- und Nahorientierung eingegangen sowie auf die Orientierungsbewegungen, die bisher noch nicht näher erläutert wurden, jedoch eine Voraussetzung für die verschiedenen Leistungen der Orientierung darstellen. Grundsätzlich ist die Literatur, die sich auf die konkrete, gesamtheitliche Zusammenführung der Orientierung im Raum und Fischen beschäftigt, sehr begrenzt. Es wird dennoch versucht die meist sehr allgemein gehaltenen Beschreibungen konkret auf Fische zu beziehen.

Aufgrund der Komplexität der Orientierung wurde versucht die wichtigsten Begriffe in **Abbildung 2.12** in einer Übersicht zu strukturieren.

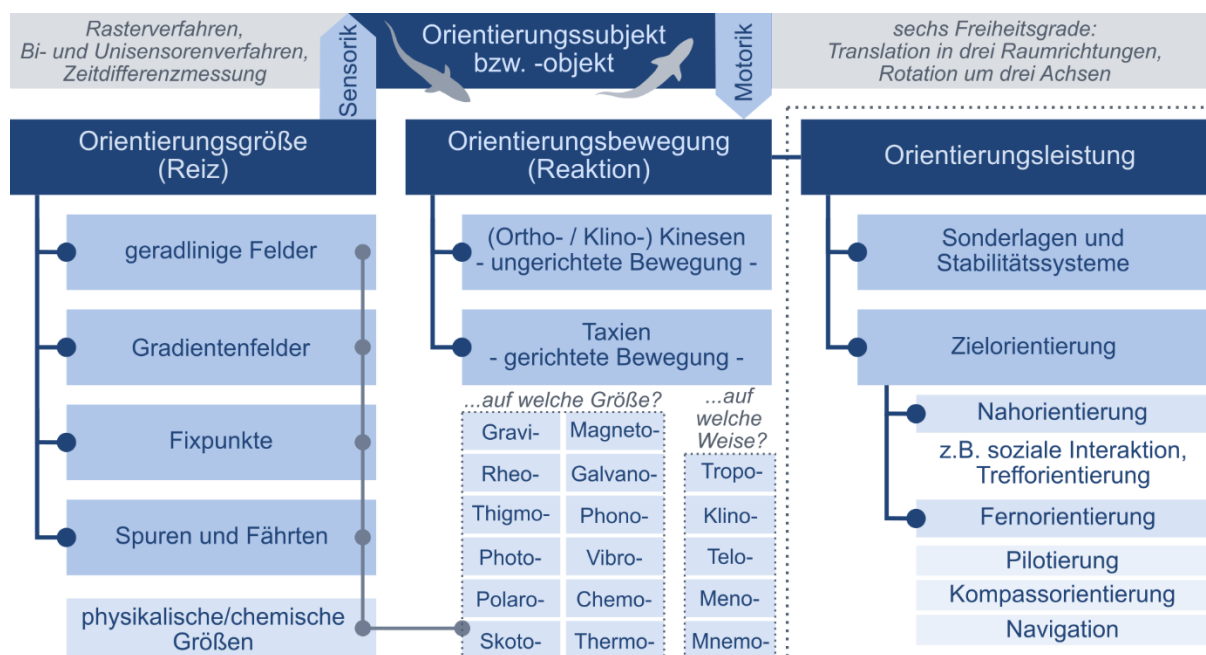


Abbildung 2.12: Überblick über für die Ethohydraulik relevante Orientierungsbegriffe (ohne Anspruch auf Vollständigkeit); bei den Taxien kann dann auch eine Richtungslokalisierung des Reizes oder seines Gradienten und/oder eine Entfernungsermittlung zur Reizquelle stattfinden (Inhalte basieren u.a. auf Schöne 1983)

Fernorientierung: Pilotierung, Kompassorientierung und Navigation

Die Fernorientierung bezieht sich auf ein Ziel, das sensorisch nicht direkt wahrgenommen werden kann. Sie kann von der einfachsten zur komplexesten Form in Pilotierung, Kompassorientierung und Navigation unterteilt werden.

Die Pilotierung bezeichnet die Orientierung nach Landmarken oder der Oberflächentopografie. Auch Fische können sich auf ihrer Wanderung bestimmte lokale Gegebenheiten einprägen und gezielt nutzen. Lucas und Baras (2001) beschreiben unter anderem, dass die Elritze (*Phoxinus phoxinus*) visuelle Informationen nutzt, um ihr Heimatgebiet wiederzuerkennen.

Die Kompassorientierung wurde in Kapitel 2 in Bezug auf den Seh- und den Magnetsinn bereits erwähnt. Fische können die geradlinigen Felder als eine Art Kompass nutzen, indem sie sich in einem bestimmten Winkel zu dem quasistationären Reiz ausrichten. Bezüglich der Sonne ist zusätzlich eine Zeitkompensation notwendig, durch welche die Körperausrichtung für eine geradlinige Bewegung in Abhängigkeit von der Tageszeit angepasst wird.

Die echte Navigation kann als die Fähigkeit bezeichnet werden, ein Ziel von überall (jedem unbekanntem Ort) aus anzuordern zu können und ist bei Fischen bisher wenig bekannt (Lucas

und Baras 2001). Kappeler (2017) beschreibt, dass Tiere hierfür zum einen eine Karte und zum anderen einen Kompass benötigen. Wie sich die Karteninformation gestaltet, ist jedoch noch nicht bekannt. Schöne (1983) geht diesbezüglich auf die Bikoordinatennavigation ein, bei der ein zweidimensionales Netz aus Längen- und Breitengraden über die Erde gespannt wird, anhand dessen eine genaue Positionsbestimmung möglich wird. Dies wird beispielsweise auch bezüglich einer geomagnetischen Prägung bei Lachsen vermutet, um nach deren Aufwuchs im Meer die Mündung ihrer Heimatgewässer wiederzufinden (siehe Abschnitt 2.2.4, Putman et al. 2014b).

Diese Arten der Orientierung spielen vor allem für Tiere eine große Rolle, die zumindest einen Teil ihres Lebens im Meer verbringen, da sie sich dort – im Vergleich zu Binnengewässern – in einem großen bewegten Raum ohne sonst feste Referenz befinden.

Noch detailliertere, aber auch leicht abweichende, Einteilungen und Beschreibungen sind des Weiteren in Dusenbery (1992) zu finden.

Nahorientierung

Im Gegensatz zur Fernorientierung ist das Ziel – oder besser die Reizquelle – bei der Nahorientierung vom Tier direkt mithilfe der sensorischen Systeme detektierbar. Neben der lokalen räumlichen Orientierungsbewegung nach einem angestrebten Ort spielt die Nahorientierung vor allem auch bei der sozialen Interaktion (z.B. Kommunikation) oder bei der Nahrungssuche und -aufnahme eine wichtige Rolle.

Orientierungsbewegungen: Kinesen und Taxien

Lokale Orientierungsbewegungen sind die Voraussetzung für die Nah- und Fernorientierung, denn sie stellen die direkte Reaktion dar. Diese werden unterschieden in frei bewegliche, ungerichtete Bewegungen (Kinesen²⁴; griech. *kínēsis* = Bewegung) und frei bewegliche, gerichtete Bewegungen (Taxien; griech. *táxis* = Ordnung, Ausrichtung). Letzteres ist wiederum vom Tropismus abzugrenzen, der die gerichtete Bewegung oder das gerichtete Wachstum festsitzender Organismen bezeichnet. In älteren Publikationen wurden die Begriffe teilweise synonym verwendet (siehe z.B. Hofer 1908; Lyon 1904; Scheminzky und Scheminzky 1937). Einer der ersten, der das Taxiensystem umfangreich prägte, war Kühn (1919). Die Bezeichnung der Kinesen wurde dann maßgeblich durch Fraenkel und Gunn (1961) etabliert, die zum Großteil an Kühns Definitionen anknüpften. Auch eine Fluchtreaktion, die bspw. infolge eines zu großen Reizgradienten auftreten kann, zählt zu den ungerichteten Orientierungsbewegungen. Diese ungerichtete Art der Bewegung wurde in der ethohydraulischen Forschung meist im Zusammenhang mit Verhaltensbarrieren beobachtet, was ein Grund dafür ist, dass deren Einsatz nicht empfohlen wird (siehe Adam und Lehmann 2011; Schwevers und Adam 2020).

Im Laufe des letzten Jahrhunderts fand eine sehr kontroverse Diskussion bezüglich der zu verwendenden Begrifflichkeiten statt, was bereits von Precht (1942) und dann sehr detailliert auch von Schöne (1983) diskutiert wurde. Kühn (1919) versuchte zu Beginn noch die sinnesphysiologischen Vorgänge in die Taxienbegriffe mit einfließen zu lassen. Diese Betrachtung wurde heute weitestgehend fallengelassen, wobei man sich auf die Art der Reizaufnahme oder des Reizes selbst fokussiert. Nicht final geklärt scheint demgegenüber, welchen Bewegungsablauf der Begriff „Taxis“ einschließt (Schöne 1983): ob damit lediglich der Vorgang des Ausrichtens

²⁴ Abstammend von der „Kinetik“ soll der Begriff einfach für eine Bewegung stehen (Schöne 1983).

bezeichnet wird (nach Kühn 1919) oder auch die gerichtete Fortbewegung selbst mit eingeschlossen ist (nach Fraenkel und Gunn 1961).

Da bei den Taxien verschiedene Ausrichtungen möglich sind, hat sich zur genaueren Beschreibung nach Kühn (1919) die „positive Taxis“ für die Ausrichtung auf den Reiz zu und die „negative Taxis“ für die Ausrichtung von ihm weg etabliert.

Trotz der oben bereits erwähnten Diskrepanzen bezüglich der Begrifflichkeiten wird im Folgenden auf einige verschiedene Definitionen eingegangen, wie sie als aktuell akzeptiert angesehen werden. Kinesen hängen nach Dusenbery (1992) nur von der Stärke des Reizes oder dessen zeitlicher Änderung ab und werden zwischen Orthokinesen und Klinokinesen unterschieden. Orthokinesen sind meist ungerichtete, translatorische Bewegungen, die in Abhängigkeit von einem vorhandenen Reiz zu- oder abnehmen können. Demgegenüber werden in Abhängigkeit von einem Reiz veränderte rotatorische Bewegungen als Klinokinesen bezeichnet. Bei den Taxien wird eine etwas feinere Unterteilung in Abhängigkeit von der Art und Weise der Wahrnehmung bzw. des Sinnesorgans vorgenommen (Dusenbery 1992; Fraenkel und Gunn 1961; Kühn 1919; Schöne 1983):

- *Tropotaxis* (griech. *tropē* = Wendung, Drehung): liegt bei paarigen, *simultan* messenden Sinnessystemen vor (Bisensorenverfahren), wobei versucht wird durch entsprechende Rotation ein Erregungsgleichgewicht zwischen beiden Sensoren zu schaffen. Dadurch erfolgt in der Regel eine symmetrische Ausrichtung zum Reiz. Ein Beispiel wäre hier die symmetrische Ausrichtung eines Fisches nach einem Strömungsreiz.
- *Klinotaxis* (griech. *klínein* = neigen, biegen): symmetrische Ausrichtung nach dem Reiz, wenn die paarigen Sinnesorgane zu nahe beieinanderliegen oder nur eines vorhanden ist. Das Tier versucht seine Umgebung durch Hin- und Her-Neigen mit dem Sinnesorgan „abzutasten“ (Unisensorenverfahren). Durch diese *sequentielle* Reizwahrnehmung kann die Richtung der maximalen Reizstärke identifiziert werden (bspw. oft bei Riechvorgängen).
- *Telotaxis* (griech. *télos* = Ziel): punktuelle, zielgerichtete Fixierung eines Reizes. Schöne (1983) beschreibt die Notwendigkeit von rasterförmigen Sinnesorganen für diese Art der Taxis.
- *Menotaxis* (griech. *menein* = bleiben): hier wird ein bestimmter Winkel zum Reiz eingenommen, sodass bspw. eine geradlinige Fortbewegung gesichert wird. Ein Beispiel hierfür ist die Kompassorientierung.
- *Mnemotaxis* (griech. *mneme* = Gedächtnis): die Einstellung einer aus der Erinnerung oder Erfahrung bekannten Lage bezüglich einer Reizquelle. Ein Beispiel hierfür ist die Nutzung von Landmarken.

Des Weiteren werden die Taxien auch nach ihren zugehörigen Reizarten, also mit Bezug zu einer physikalischen Größe, anhand passender Vorsilben unterschieden. Die für den Fisch, gerade im Zusammenhang mit der Hydraulik, wichtigsten werden daher im Folgenden erläutert.

Zunächst zu nennen ist die **Gravitaxis** oder **Geotaxis**, welche der Ausrichtung anhand der Gravitation entspricht. Mithilfe ihrer paarig und symmetrisch vorliegenden Otholithen („Ohrsteine“, hier speziell die Utriculi, siehe Abschnitt 2.2.2), die beide dauerhaft eine Drehbewegung

in entgegengesetzte Richtungen bewirken, findet bei Auslenkung des Körpers aufgrund der Gravitation eine Verschiebung der Otholithen auf den Haarsinneszellen statt.

Die für die Ethohydraulik wichtigste Taxis ist die **Rheotaxis** – die Ausrichtung nach dem Strömungsreiz (**Abbildung 2.13**), weshalb darauf etwas genauer eingegangen wird. Auch dieses Thema befindet sich bereits seit über einem Jahrhundert in der Diskussion und lässt dennoch weiterhin viele Fragen offen. Einer der ersten, der umfangreiche Tests durchführte, war Lyon (1904), denn seinen Überlegungen zufolge war für die immer wieder beobachtete Ausrichtung der Fische nach der Strömung eine feste Referenz nötig. So schrieb er: „Wir wissen nicht, dass sich etwas bewegt, bis wir selbst oder andere Dinge ruhen. Wir bewegen uns mit einem Tempo von hunderttausenden von Meilen pro Tag durch den Raum in der Umlaufbahn der Erde um die Sonne.“ [übersetzt aus dem Englischen] Er belegte seine These, indem er in vielen verschiedenen Tests die optomotorische Reaktion des Fisches zeigte. Wird bspw. ein Papier mit Streifenmuster entlang eines Aquariums mit stehendem Wasser bewegt, reagiert ein Fisch mit einer rheotaktischen Ausrichtung und einem Schwimmen in Richtung der Bewegung des Papierstreifens. Denn er versucht seine Position entsprechend seiner Umgebungsreferenz konstant zu halten und bekommt durch die Bewegung des Papiers suggeriert, er selbst würde sich mit dem Wasserkörper fortbewegen. Während Lyon (1904) vor allem auf die Notwendigkeit visueller und taktiler Reize einging, weshalb Steinmann (1913) es auch zunächst als „Schein-Rheotaxis“ bezeichnete, erkannte Hofer (1908)²⁵ die Bedeutung der Seitenlinie.

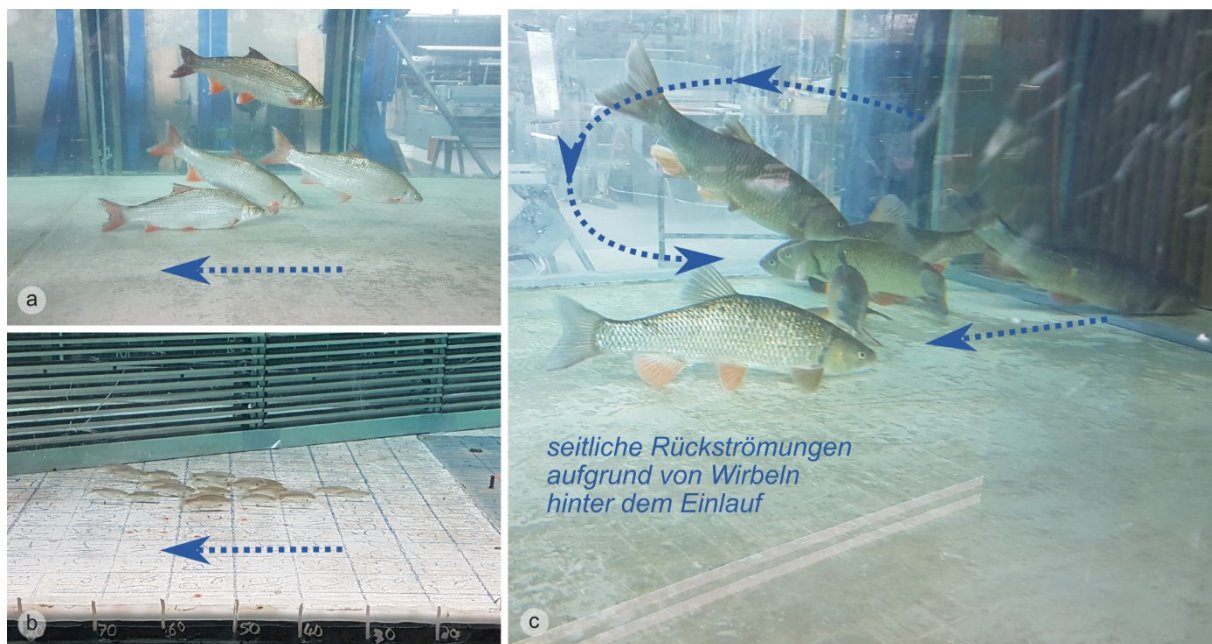


Abbildung 2.13: Beispiele für die rheotaktische Ausrichtung von Fischen bei einer mittleren Strömungsgeschwindigkeit von 0,5 m/s: (a) Schwarm von Nasen mit positiver rheotaktischer Ausrichtung mit wechselnder vertikaler Position; (b) Schwarm von Schneidern vor einem Schrägrehen; (c) Döbel in einem turbulenten Bereich mit ausgeprägter seitlicher Walzenbildung und Rückströmung, bei der die Tiere entsprechend ihre Position anpassen (Fische als Indikator für die Strömungsrichtung)

²⁵ „Die Seitenorgane sind ihrem Bau und ihrer Anordnung nach imstande, die Fische über die Stärke und die Richtung von adäquaten Wasserströmen zu unterrichten. Hierdurch wird die geographische Verbreitung der Fischfauna im stehenden und fließenden Wasser mit reguliert, sowie der Rheotropismus der Fische ermöglicht.“

Auch Dykgraaf (1933) untersuchte „die Gewohnheit der Fische, sich gegen die Ströme einzustellen“ umfangreich. Er ging stark auf die taktilen Reize ein und zeigte auch, dass blinde Fische selbst nach kurzem Bodenkontakt die Position in der Strömung für eine Weile halten können, so als würden sie sich daran erinnern. Des Weiteren untersuchte er Wasserströmungen in unterschiedlicher Ausdehnung und stellte fest, dass die Testfische sich nur bei intakter Seitenlinie positiv rheotaktisch nach einer Jet-Strömung (lokale mittelgroße Zuströmung) ausrichten.

Wie Arnold (1974) und auch später andere (z.B. Kulpa et al. 2015) beschrieben, scheinen die Tiere auf die Geschwindigkeitsgradienten zu reagieren, die ihnen Informationen über die Strömung auch ohne feste Referenz gewähren. Er bezeichnete es als tropotaktischen Mechanismus. In neueren Untersuchungen von Pavlov und Tjurjukov (1995) zeigte sich dann, dass auch das vestibuläre System einen Beitrag zur Rheotaxis leistet. Montgomery et al. (1997) und Baker und Montgomery (1999) hoben in ihren Veröffentlichungen hervor, dass das Seitenliniensystem bei der Betrachtung der Rheotaxis bisher zu wenig Berücksichtigung gefunden hat. Sie wiesen nach, dass der Grenzwert für eine positiv rheotaktische Ausrichtung durch das „Ausschalten“ der Epidermalneuromasten höher liegt, die Tiere also weniger empfindlich auf Strömungsreize reagieren. Die Untersuchungen gerieten jedoch aufgrund der verwendeten Methodik zum Ausschalten verschiedener Sinnessysteme in Kritik, da die verwendeten Chemikalien sich später als toxisch für die betrachtete Fischart herausstellten und somit das Schwimmverhalten der Fische möglicherweise beeinflusst haben (Janssen 2000; van Trump und McHenry 2013). Eine erneute Überprüfung scheint bis heute nicht stattgefunden zu haben. Das Ausschalten einzelner Sinnesorgane wurde in den verschiedenen Untersuchungen durch Operationen, Narkotika oder Chemikalien durchgeführt, um zu testen, mit welchem Sinnesorgan die Strömung wahrgenommen wird.

In neueren Studien stand auch die Turbulenz im Fokus. Während van Trump und McHenry (2013) keinen Unterschied in der rheotaktischen Ausrichtung feststellen konnten, beschrieben Elder und Coombs (2015) bei erhöhter Turbulenz eine scheinbar höhere Motivation oder eine gesteigerte Fähigkeit sich nach dem Strömungsreiz auszurichten. Da mit der Turbulenz auch eine Instationarität der Strömung einhergeht und somit auch ein zeitlicher Strömungsgradient auftritt, ist letztere Begründung durchaus plausibel (siehe Erläuterungen in Abschnitt 2.2.1 und Chagnaud et al. 2008b). Da jedoch in beiden Studien auch verschiedene Tierarten eingesetzt wurden sowie unterschiedliche Versuchsaufbauten vorlagen, kann es auch weitere Gründe für die Diskrepanz geben. Weitere Ergebnisse aus der Studie von Bak-Coleman et al. (2013) zeigten außerdem, dass sich das raumzeitliche Verhalten von Malabarbärblingen (*Devario aequipinnatus*) in Abhängigkeit von den verfügbaren Sinnesorganen ändert: Blinde Fische zeigen beispielsweise ein stärkeres Pendeln in der Strömung, was vermutlich eine Kompensationsmaßnahme für die fehlenden visuellen Reize und eine Art (klinotaktisches) Abtasten mit der Seitenlinie darstellt. Auch scheinen sie die notwendige Schwimmgeschwindigkeit für das Halten der Position in der gleichförmigen Strömung nicht mehr richtig einschätzen zu können und schwimmen daher tendenziell schneller (Bak-Coleman et al. 2013; Elder und Coombs 2015).

Grundsätzlich sind das Verhalten und die verschiedenen Ausprägungen der Sinnesorgane aber stark von der jeweiligen Spezies abhängig. Zu berücksichtigen ist bei allen Studien, dass meist unterschiedliche Fischarten (aber stets kleine Tiere) verwendet wurden, die in kleinen Becken mit unnatürlichen Bedingungen bei niedrigen Geschwindigkeiten eingesetzt wurden – damit ist sowohl die Vergleichbarkeit als auch die Übertragbarkeit der Studien auf die Natur kritisch zu

betrachten. Nicht zuletzt sei erwähnt, dass Coombs et al. (2020) unter anderem eine Art zentrales Kontrollsystem entwickelten, mithilfe dessen sie versuchten das Zusammenwirken der verschiedenen sensorischen Systeme, des Gehirns und der Motorik bei der Rheotaxis zu beschreiben.

Zusammenfassend lässt sich festhalten, dass nach aktuellem Stand für die rheotaktische Ausrichtung an der Strömung vier Sinnesorgane eine wesentliche Rolle spielen (**Abbildung 2.14**):

- *Augen/Sehsinn*: optische Wahrnehmung einer festen Referenz zur Relativbewegung
- *Haut/Tastsinn*: taktile Wahrnehmung einer festen Referenz zur Relativbewegung
- *Seitenlinienorgan/Strömungssinn*: mechanosensorische Wahrnehmung der relativen Strömungsbewegung zum Körper (in gleichförmiger Strömung und ohne feste Referenz in der Regel nicht möglich); möglicherweise können eine erhöhte Turbulenz und/oder Gradienten der Strömung bei der Wahrnehmung förderlich sein
- *Innenohr/Gleichgewichtssinn*: Wahrnehmung der linear beschleunigten/verzögerten Bewegung des Körpers mit der Strömung als Trägermedium

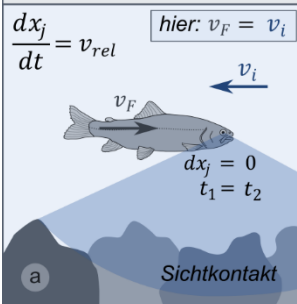
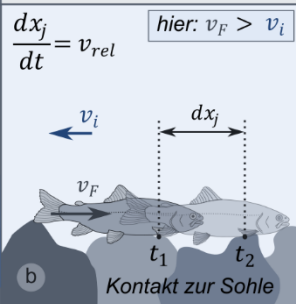
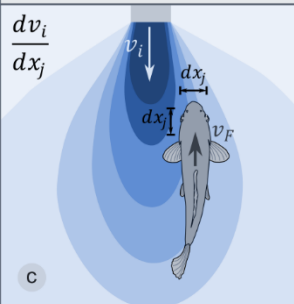
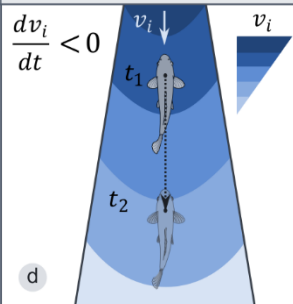
Augen Sehsinn	Haut (und Barteln) Tastsinn	Seitenlinienorgan Strömungssinn	Innenohr Gleichgewichtssinn
$\frac{dx_j}{dt} = v_{rel}$ hier: $v_F = v_i$ 	$\frac{dx_j}{dt} = v_{rel}$ hier: $v_F > v_i$ 	$\frac{dv_i}{dx_j}$ 	$\frac{dv_i}{dt} < 0$ 
Änderung der Position relativ zum optischen Reiz	Änderung der Position relativ zum taktilen Reiz	Strömungsgradient relativ zum Fischkörper	Strömungsgradient bei mitbewegtem Fischkörper

Abbildung 2.14: Identifikation der Strömungsrichtung bei der Rheotaxis mithilfe verschiedener Sinnesorgane: (a) Referenz wird durch das visuelle Bild der festen Umgebung hergestellt – im dargestellten Fall wird die Position gehalten: die Schwimmgeschwindigkeit des Fisches v_F entspricht daher der Strömungsgeschwindigkeit v_i ; (b) Referenz wird durch den Körperkontakt hergestellt – im dargestellten Fall bewegt sich der Fisch um den Wert der Relativgeschwindigkeit v_{rel} (mit dem Bezugssystem Erde bzw. eines festen Beobachters) schneller als die Strömung; (c) Durch den Strömungsgradienten entlang seiner Seitenlinie hat der Fisch eine Referenz, an der er sich orientieren und nach dem Reiz ausrichten kann. Selbst wenn er mit einem mittleren Wert der Strömungsgeschwindigkeit fortbewegt wird ($v_F < v_i$), liegt entlang seiner Körperoberfläche ein Gradient vor; (d) Wird der Fisch durch die ungleichförmige Strömung (hier: verzögert) mittransportiert, kann die Linearbeschleunigung durch die Auslenkung der Otolithen im Innenohr registriert und damit die Richtung der Strömung identifiziert werden.

Weiterhin zeigen die Tiere bei höheren Geschwindigkeiten auch eine deutlichere Ausprägung von positiv rheotaktischem Verhalten. Dies liegt wohl auch daran, dass die Ausrichtung mit der Strömung die für den Fisch energetisch günstigste Position darstellt. Denn er besitzt damit die geringste Anströmfläche und muss somit am wenigsten Kraft aufwenden, um nicht verdriftet zu werden. Je höher die Geschwindigkeit ist, desto größer ist auch die auf den Körper wirkende Kraft und desto eher muss das Tier eine energiesparende Position – eine rheotaktische – einnehmen. So beschreiben Coombs et al. (2020) die Rheotaxis folgendermaßen: „[...] Rheotaxis

stellt sich als eine allgemeine Verhaltensstrategie dar, die von verschiedenen Spezies und unter verschiedenen Strömungsbedingungen angewendet wird, um Energie zu sparen, während eine Verdriftung stromabwärts verhindert werden soll.“ [übersetzt aus dem Englischen] Neben energetischen Gründen kann auch die Nahrungsaufnahme Fische dazu bewegen, eine rheotaktische Position einzunehmen (Hunger als innerer Zustand – Motivation), da Nahrung oft mit der Strömung transportiert wird und sie dieses so direkt aufnehmen können.

Unmittelbar anknüpfend an vorhergehende Erläuterungen gibt es auch die sogenannte **Thigmotaxis**, eine durch den Tastreiz ausgelöste Orientierungsreaktion. Verschiedene Autoren beschreiben die positiv thigmotaktische Ausrichtung an Oberflächen bzw. vor allem in Ecken (**Abbildung 2.15**) als typischen Indikator für Angst (z.B. Lucon-Xiccato et al. 2022; Maximino et al. 2010b; Schnörr et al. 2012). Lucon-Xiccato et al. (2022) beschreiben das Verhalten auch als „Meidung offener/freier Räume“ (eng. *avoidance of open spaces*) und Schnörr et al. (2012) als „Wand-Umarmen“ (eng. *wall-hugging*), welches typischerweise auch bei Menschen und anderen Tieren anzutreffen ist. Unter den Fischen scheint es vor allem bei Aalen besonders ausgeprägt zu sein, von denen auch bekannt ist, dass sie sich häufig entlang von Strukturen bewegen (Karlsson 1985; Tesch 2003). Da die Literaturquellen zur Thigmotaxis bei Fischen begrenzt sind und die genaue Abgrenzung des Verhaltens fehlt, sind einige Fragen offen: z.B. verhalten sich strukturgebundene Fischarten (siehe Zauner und Eberstaller 1999) positiv thigmotaktisch? Und verhalten sich Fische, die wiederum in der Strömung platzierte Strukturen meiden (z.B. Haefner und Bowen 2002; Piper et al. 2015), negativ thigmotaktisch? Aus hydraulischer Sicht liegen in oberflächennahen Bereichen auch meist die geringsten Geschwindigkeiten vor – stellt die thigmotaktische Reaktion daher eine Reaktion auf die Struktur oder teilweise auch auf die Strömungsbedingungen dar?

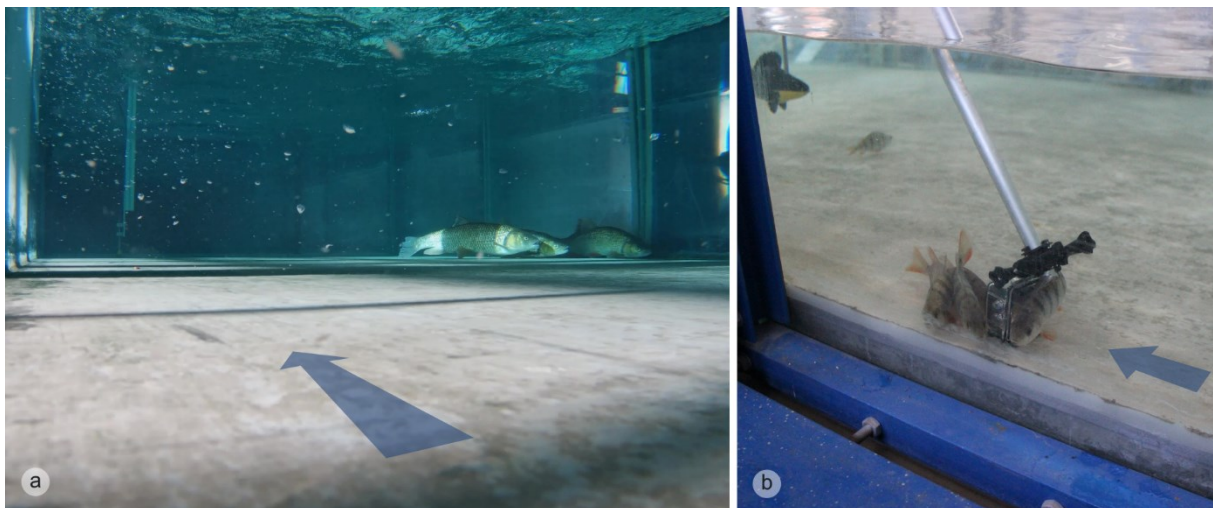


Abbildung 2.15: Aufsuchen von Ecken sowie Wandkontakt beim Einsetzen der Versuchstiere in eine Laborrinne: (a) Döbel bei einer Strömungsgeschwindigkeit von 0,5 m/s; (b) Flussbarsche schwammen unmittelbar nach dem Einsetzen in die Laborrinne zielstrebig auf die Unterwasserkamera zu und sammelten sich dort.

Des Weiteren gibt es verschiedene Arten optischer Taxien. In der Literatur findet man hier beispielsweise die **Phototaxis**, die **Skototaxis** und die **Polarotaxis**. Prinzipiell reagieren die Tiere auf Licht familien- oder gar artspezifisch (Adam und Lehmann 2011).

Die phototaktischen Reaktionen scheinen bereits sehr vielseitig interpretierbar zu sein, was es schwierig macht, eine klare Definition zu finden. Zunächst ist der sogenannte Lichtrückenreflex

zu nennen, der vor allem von der Forschergruppe um v. Holst umfangreich untersucht wurde und bei der sich erneut die Mehrsinnesorientierung (multimodal) zeigt. Es handelt sich dabei um eine lagemäßige Ausrichtung nach dem Licht. Da das Licht in Gewässern in der Regel von oben eintrifft, also auf den Rücken des Tieres, können die Tiere diesen Reiz ergänzend zur Gravitation nutzen, um ihr Normallage einzustellen. In verschiedenen Untersuchungen stellten Forscher fest, dass Fische sich bei schrägem Lichteinfall bis zu einem gewissen Grad in Richtung der Resultierenden aus optischen und statischen Reizen einstellten (Dijkgraaf 1952; Holst 1935; Holst et al. 1950). Bei Lichteinfall von unten richteten sie sich jedoch nach dem Schwerfeld aus. Abel (1954) beobachtete den Lichtrückenreflex sogar im Freiland bei Fischarten in der Blauen Grotte (Capri). Somit können auch hier andere Sinnessysteme jeweils kompensatorische Leistungen füreinander durchführen. Neben dieser phototaktischen Lageausrichtung gibt es ebenfalls die bereits mehrfach erwähnte Verwendung des Sonnenkompasses für die Wanderung (siehe Abschnitt 2.2.7) – bei der Einstellung des festen Winkels zum Reiz sprechen Forward et al. (1972) auch von der Photomenotaxis. Orientiert sich der Fisch wiederum an den Polarisationsmustern bzw. dem e-Vektor des Lichtes, wird dies als Polarotaxis bezeichnet (Forward et al. 1972).

Der Begriff der Skototaxis wurde ursprünglich von einigen Taxienforschern abgelehnt, da er grundsätzlich mit der negativen Phototaxis gleichgesetzt werden kann (Sušec-Michieli 1963). Sušec-Michieli (1963) beschreibt die Skototaxis mit Bezug auf weitere Quellen als „eine telotaktische Orientierung gegen die scharf umgrenzten dunklen Flächen, die sich innerhalb eines beleuchteten Feldes befinden“. Weiterhin geht er darauf ein, dass die Abgrenzung zur negativen Phototaxis vor allem in dem inneren Motiv und der aktiven, positiven Handlung in Richtung der Dunkelheit liegt. Der Begriff der Skototaxis scheint sich jedoch gehalten zu haben, da er auch in neueren Artikeln zu finden ist, jedoch bezieht er sich heute weniger auf den Lichteinfall selbst, sondern vorwiegend auf die Differenzierung zwischen hellen und dunklen Flächen. Natürlich kann es durch den Schattenwurf von Objekten ebenfalls zu Hell-Dunkel-Effekten kommen. Ähnlich der Thigmotaxis wird auch die Skototaxis zum Angstverhalten gezählt (Maximino et al. 2010b). Jedoch gibt es auch Untersuchungen bezüglich der Präferenzen des Sohlmaterials (hell/dunkel) bei der Wanderung von Lachssmolts, was wiederum der Optimierung von Wanderkorridoren und damit der Verbesserung der Fischdurchgängigkeit an Wasserkraftanlagen dienen soll (Veenstra 2020). Das skototaktische Verhalten konnte auch bei den im Rahmen dieser Arbeit durchgeführten Versuchen zum Teil beobachtet werden. Ein Schwarm Gründlinge hielt sich dabei besonders lange in einem farblich etwas dunkleren Bereich der Laborrinne auf (**Abbildung 2.16**).

Die Reaktion der Fische auf Lichtreize wurden früher vor allem untersucht, um den Ertrag beim Fischfang zu erhöhen. Denn bei Nacht sammeln sich Insekten vielfach in Lichtkegeln und sind somit für Friedfische leichte Beute. Die sich am Rand des Lichteinfalls sammelnden Fische locken wiederum Räuber an. Später wurde das phototaktische Verhalten im Rahmen der Fischdurchgängigkeit auch bezüglich weiterer Aspekte relevant: zum einen stellte sich die Frage, ob Verrohrungen, Überdachungen oder ähnliche Abdunkelungen durch bauliche Eingriffe die Fische an ihrer Wanderung hindern oder diese verzögern, zum anderen wurde der Lichtreiz als Verhaltensbarriere untersucht.

Zum ersten Aspekt zeigte sich in den Untersuchungen von Adam et al. (2022), dass viele der getesteten Fischarten (Barsch- und Karpfenartige, Lachssmolts, Welse und Aale) keine Präferenzen bezüglich des Lichtes aufweisen. Lediglich der Wels verhielt sich streng photophob

(lichtmeidend). Somit war eine phototaktische²⁶ Reaktion der Tiere nicht klar erkennbar – gerade dann nicht, wenn die hohe Strömungsgeschwindigkeit die größere Herausforderung darstellte. Umfangreiche Informationen zur Studie sowie eine Literaturrecherche bezüglich einzelner Arten sind in Adam et al. (2019a) zusammengestellt. In den im Rahmen der vorliegenden Arbeit durchgeführten Versuchen zeigte sich dennoch vereinzelt eine leichte Sensibilität für Licht: Zwei Döbel stoppen ihre abwärts gerichtete Wanderung im Schlagschatten des auf der Laborrinne platzierten Messwagens, stellten sich direkt an der scharfen Grenze zwischen Licht und Schatten auf und passierten sie für 30 Minuten nicht (Versuch: F2.1-V3-S55_5, Anhang A.3). Erst als das Licht ausgeschaltet wurde, setzten sie ihre stromabwärts gerichtete Bewegung unmittelbar fort.

Bezüglich des zweiten Aspektes – der Verhaltensbarrieren – wurde die Forschung in Deutschland stark zurückgefahren, da Verhaltensbarrieren bspw. aufgrund ihrer Selektivität oder des Lerneffekts der Tiere grundsätzlich kritisch gesehen werden (Adam und Lehmann 2011). In anderen Ländern finden jedoch noch zahlreiche Studien statt, die Stroboskope (Blitzgeräte) in unterschiedlicher Frequenz sowie verschiedene Wellenlängen des Lichtes als eine Art Scheueinrichtung testen. Jesus et al. (2021) gibt beispielsweise einen Review über die Entwicklungen des letzten Jahrzehntes, wobei diese noch wesentlich weiter zurückreichen (z.B. Patrick et al. 1985). Die Meinungen bezüglich der Verhaltensbarrieren sind immer noch sehr kontrovers und zahlreich, weshalb das Thema hier nicht im Detail diskutiert werden kann.

Aus den Beschreibungen zeigt sich, welche wichtige Rolle der innere Zustand (Angst, Wandertrieb, Hunger) bei der Entscheidung über das phototaktische Handeln spielt.

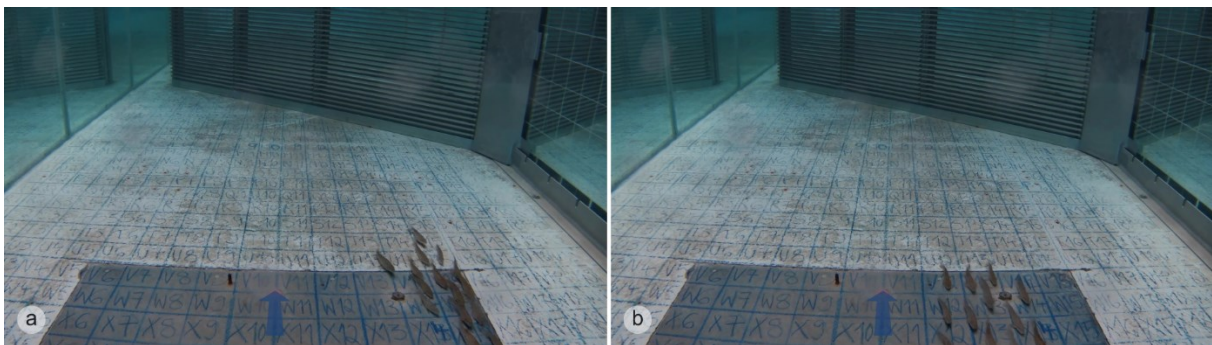


Abbildung 2.16: Womöglich Skototaxis? Der Schwarm von Gründlingen hielt sich lange im dunkleren Feld der Laborrinne auf. Ob dies ein skototaktisches Verhalten ist, kann nicht final geklärt werden, ist jedoch nicht ausgeschlossen. Dabei schien das Passieren der Hell-Dunkel-Grenze in Strömungsrichtung (symmetrische Abbildung im Augen) dem seitlichen Passieren ((a), asymmetrische Abbildung im Auge) bevorzugt zu werden.

Die **Magnetotaxis** stellt die Ausrichtung anhand der Feldlinien eines Magnetfeldes dar (Wiltshko und Wiltshko 1995). Die Ausrichtung kann parallel, antiparallel oder auch rechtwinklig zu den Feldlinien erfolgen. Da für die Wahrnehmung der entsprechende Magnetsinn nötig ist, ist bislang nicht bekannt, welche Fischarten auf diese Art der Taxis zurückgreifen können. Bei den meisten Salmoniden geht man mittlerweile davon aus, dass ein Magnetsinn vorliegt und sie sich daher auch an dem Magnetfeld der Erde orientieren können (Kompassorientierung, siehe Abschnitt 2.2.4 für eine genauere Diskussion).

²⁶ Auf die Skototaxis wurde in der Studie nicht eingegangen.

Die **Galvanotaxis**, welche das Schwimmen des Fisches nach einem Pol in einem elektrischen Feld beschreibt, sei ebenfalls bei vielen Fischarten beobachtet worden. Vielfach findet diese nach der Anode (positiver Pol) statt, was auch bei der Elektrofischerei zum Einsatz kommt (Meyer-Waarden et al. 1965). Dennoch gibt es auch Fischarten, die eine kathodische Ausrichtung zeigen (Biswas und Karmarkar 1976; Snyder 2003). Dass die anodische Galvanotaxis bei Fischen ohne Elektrorezeptoren jedoch nicht aufgrund des mechanosensorischen Seitenlinienorgans oder gar des Labyrinths (wie ältere Veröffentlichungen behaupten) entsteht, wies Halsband (1954) in Tests nach der Durchtrennung entsprechender Nervenstränge nach. Er schreibt ebenfalls deutlich, dass diese Reaktion nicht durch ein bestimmtes Sinnesorgan ausgelöst wird. Auch Kellogg (1958) hält einen Beitrag der Seitenlinie zur elektrischen Wahrnehmung für unwahrscheinlich. Der Rumpf wird durch die Kathode erregt und führt Schwimmbewegungen in Richtung der Anode aus – es tritt ein Reflex auf²⁷. Ist der Strom dabei zu stark, tritt Galvanonarkose auf wie sie bei der Elektrofischerei eingesetzt wird (Adam et al. 2013). Meyer-Waarden et al. (1965) veröffentlichten hierzu ein umfangreiches Werk und beschrieben in Abhängigkeit von angelegtem Gleichstrom, Wechselstrom²⁸ und Impulsstrom jeweils drei charakteristische Reaktionsstufen der Fische – vom leichten Zucken über die charakteristische Ausrichtung im elektrischen Feld bis hin zur Galvanonarkose. Während Halsband (1954) die Erregung der Nerven als Auslöser der Galvanotaxis sieht, schreiben Kuhn et al. (1955) der direkten elektrischen Muskeleregbarkeit der Knochenfische eine entscheidende Bedeutung bei der Galvanotaxis zu. Viele Wissenschaftler untersuchten auch die Ausrichtung und die Größe der Tiere im elektrischen Feld. Die am Fisch anliegende Spannung ist bei Ausrichtung entlang der Äquipotentiallinien – also senkrecht zu den Feldlinien – am geringsten, jedoch liegt dabei eine asymmetrische Reizeinwirkung vor (Harreveld 1938; Rommel und McCleave 1972). Da große Tiere außerdem aufgrund ihrer Dimensionen bereits einen größeren Potentialbereich (größeren Gradienten) überspannen, liegen die Grenzwerte niedriger (Meyer-Waarden et al. 1965; Scheminzky und Scheminzky 1931).

In Versuchen mit Menschen wies Kellogg (1958) nach, dass der elektrische Reiz vor allem von der Kathode (negativer Pol) ausgeht und umso stärker ist, je näher sich der Mensch an der Kathode befindet. Aus weiteren Untersuchungen schloss er, dass keine gerichtete Galvanotaxis auftritt, sondern eher eine Meidung des Stromes stattfindet. Verschiedene Fischarten zeigten in variierenden Versuchsaufbauten ein Meideverhalten bezüglich beider Pole, wenn die Möglichkeit dazu bestand. Gerade Kopf- und Kiemenbereich sind besonders empfindlich, weshalb dieser Bereich oft vom negativen Pol weggewendet wird. Auch Meyer-Waarden et al. (1965) beschreiben, dass eine höhere Stromdichte für die gleiche Reaktion benötigt wird, wenn das Tier in Richtung der Anode im Vergleich zur Kathode ausgerichtet ist.

In Abschnitt 2.2.3 wurde bereits darauf eingegangen, dass die meisten Fischarten deutscher Binnengewässer nicht elektrorezeptiv sind. Wie soll also Galvanotaxis auftreten, wenn kein Sinnesorgan für entsprechende Reize vorliegt? Da sich in einigen beschriebenen Untersuchungen auch zeigte, dass die Reizschwelle bei Tieren ohne Elektrorezeptoren deutlich höher liegt als die von Tieren mit entsprechenden Elektrorezeptoren, wird deutlich, dass hier voraussichtlich

²⁷ „Steht der Fisch mit dem Schwanz zur Kathode, wird das Schwanzende heftig erregt, und die Reizung treibt den Fisch in Richtung Anode. Steht der Fisch mit dem Kopf zur Kathode, so löst der Strom nur ein leichtes Zittern des Schwanzes aus. Der Kopf macht zunächst eine Zuckung zur Anode, dann geht der erregende Reiz der Kathode allmählich auf die gesamte Körpermuskulatur über, veranlasst eine Drehbewegung des Fisches und löst gleichzeitig eine Schwimmbewegung zur Anode aus.“ (Meyer-Waarden et al. 1965).

²⁸ Die Nutzung von Wechselstrom ist für die Elektrofischerei in Deutschland verboten.

kein adäquater Reiz vorliegt. Im Rahmen des Fischschutzes werden jedoch gerade hinsichtlich des Europäischen Aals (*Anguilla anguilla*) oft sogenannte elektrifizierte Rechen eingesetzt. Der Aal hat aufgrund seiner Schwimmbewegung an den vor Turbineneinläufen angeordneten Fischschutzrechen oft Schwierigkeiten, sich bei zu hohen Geschwindigkeiten vom Rechen zu lösen, wird an diesen gepresst (Impingement, siehe z.B. Lehmann et al. 2021b) und verendet dort.

Als Lösung für dieses Problem begann man am Rechen ein elektrisches Feld zu erzeugen – als eine Verhaltensbarriere oder Scheueinrichtung. Letzteres würde sogar eher für die galvanokinetische Betrachtungsweise sprechen – also die ungerichtete Bewegung auf den elektrischen Reiz. Verschiedene Untersuchungen belegen, dass durch Elektrifizierung²⁹ ein Impingement von Aalen verringert werden kann (z.B. Berger 2018; Moldenhauer-Roth et al. 2022). Hier ist klar hervorzuheben, dass die Wahrnehmung des elektrischen Feldes nicht auf einem elektrischen Sinn (wie oben beschrieben) basiert, sondern anderweitig erfolgen muss.

Aufgrund vieler im Körper ablaufender bioelektrischer Prozesse kann es durch elektrische Gleich- oder Wechselstromfelder einhergehend mit induzierten Magnetfeldern zu einer Beeinflussung dieser Prozesse kommen – bezüglich des Menschen in Abhängigkeit der Reizstärke bspw. ein elektrisches Aufladen der Haut, unwillkürliche Muskelkontraktionen oder sogar Herzkammerflimmern (AKNIR 2019). Daher ist es nachvollziehbar, dass auch ein Fisch als Lebewesen, wie oben bereits detailliert erläutert, ähnlichen Effekten ausgesetzt ist. Verschiedene Untersuchungen zeigen deutlich die Komplexität beim Einsatz einer Elektrifizierung als Verhaltensbarriere.

Die Grenzwerte für eine Reaktion und das Verhalten allgemein sind unter anderem abhängig von der Fischart selbst sowie dessen Körpergröße (z.B. Scheminzky 1924; Scheminzky und Scheminzky 1931), von der Ausrichtung des Tieres zu den Feldlinien (z.B. Harreveld 1938; Rommel und McCleave 1972), von der Stärke des elektrischen Feldes, von der Wellenform und auch wesentlich von der Strömungsgeschwindigkeit³⁰ (z.B. Kuhn et al. 1955; Miller et al. 2021; Parasiewicz et al. 2016). Die Randbedingungen sind vielfältig und die Reaktionen damit nicht vorhersagbar. Auch Schwevers und Adam (2020) heben hervor, dass der Einsatz elektrischer Abschreckungssysteme als reine Verhaltensbarrieren von vielen Wissenschaftlern nicht empfohlen wird. Des Weiteren ist es durchaus möglich, dass auch weitere Fischarten einen (bisher unentdeckten) Elektrosinn besitzen und durch die elektrischen Felder der Barrieren womöglich desorientiert sind oder in ihrem Verhalten beeinflusst werden, so Kalmijn (1974). Sein Rückschluss, dass der „gezwungene Charakter“ der Schwimmbewegung sowie die Art und Weise, wie das elektrische Feld auf die Tiere wirkt, nicht für eine funktionierende Elektrorezeption spricht, knüpft an die zu Beginn des Abschnitts gestellte Frage an. Er schließt anhand der in der Literatur genannten Grenzwerte und die in der Natur vorkommenden elektrischen Felder aus, dass Galvanotaxis für die meisten Fischarten eine übliche Verhaltensweise darstellt. Auch

²⁹ Die Art der Elektrifizierung kann dabei sehr unterschiedlich ausgeführt werden. Berger (2018) ordnete das elektrische Feld (34 bis 35 V) eher unterstromig des Rechens an, sodass die Tiere es erst wahrnahmen, wenn sie mit ihrem Hinterteil zwischen die Rechenstäbe gelangen. Moldenhauer-Roth et al. (2022) setzten dagegen unmittelbar die Stäbe unter Strom (Horizontalrechen: 8,5 V; Curved Bar Rack: 40 V).

³⁰ Getestet wurden in den Untersuchungen von Parasiewicz et al. (2016) bspw. nur Geschwindigkeiten bis 0,2 m/s, die an Fischschutzeinrichtungen vor Turbineneinläufen weit überschritten werden. Miller et al. (2021) zeigten demgegenüber eine deutliche Abnahme der Reaktionen bei Erhöhung der Geschwindigkeit von 0,5 m/s auf 1,0 m/s.

Dusenbery (1992) schließt die durch eine äußere, physikalische Kraft aufgezwungenen Bewegungen von der Taxis aus. Folglich scheint die Frage nach einer galvanotaktischen oder ggf. galvanokinetischen Reaktion von Fischen nicht final geklärt.

Als weitere Taxien sind die **Phonotaxis**, die **Vibrotaxis**, die **Chemotaxis** und die **Thermotaxis** zu nennen. Dass diese Begriffe selten mit Fischen in Bezug gebracht werden, liegt ggf. daran, dass die Taxienbegriffe allgemein selten in den relevanten Studien verwendet werden. Dennoch liest man vereinzelt von der vibrotaktischen Ausrichtung, wenn Fische sich an der ins Wasser gefallenen Beute orientieren, die durch ihren Flügelschlag „Vibrationen“ im Wasserkörper verursacht (Altmann 2011; Schöne 1983). Da diese Vibrationen sich ausbreitende Schallwellen darstellen und diese in den meisten Untersuchungen auch so bezeichnet werden, wird die Vibrotaxis selten erwähnt. Jedoch stellt sich hier auch die Frage der Abgrenzung zur Phonotaxis, bei der ebenfalls eine Ausrichtung anhand der Schallwellen geschieht. Möglich wäre eine Unterscheidung zwischen den empfangenden Sinnessystemen, da die Wahrnehmung von Vibrationen bei anderen Tierarten oft über die Haut geschieht, während Töne und Geräusche über das Innenohr wahrgenommen werden. Dann wäre jedoch das obige Beispiel der Vibrotaxis beim Fisch zu überdenken. Diesbezüglich bedarf es folglich einer Klärung. Manche Fischweibchen reagieren außerdem positiv phonotaktisch auf das Brummen eines Männchens (Frings 2021). Weitere Studien gehen wiederum auf die negative Phonotaxis zur Schallnutzung als Verhaltensbarriere an Wasserkrafteinläufen ein (z.B. Jesus et al. 2021; Sonny et al. 2006). Dabei stellt sich grundsätzlich die Frage, wie Fische beispielsweise die Vibrationen oder auch Geräusche einer laufenden Turbine wahrnehmen.

Auch eine chemotaktische Ausrichtung ist in verschiedenen Lebensphasen des Tieres möglich. So können Fische sich zum einen positiv chemotaktisch nach Beute orientieren, aber sie können diese Orientierung auch nutzen, um in ihr Heimathabitat zurückzukehren (siehe Abschnitt 2.2.6).

Da Fische wechselwarme Tiere sind, stellt die Temperatur einen wichtigen Faktor für ihren Lebenszyklus oder bspw. die optimalen Aufwuchsbedingungen für den Nachwuchs dar (siehe Abschnitt 2.2.5). Daher ist es durchaus möglich, dass Fische sich für die Einstellung optimaler Lebensbedingungen auch am Skalarfeld der Temperatur thermotaktisch orientieren (vgl. Brandl et al. 2022).

Es zeigt sich aus der Literaturübersicht eine Vielzahl möglicher Taxien und auch Kinesen (alle stark vom inneren Zustand des Tieres abhängig), auf die in der Literatur jedoch selten detaillierter eingegangen wird und die auch nicht einheitlich ist, was auch Dusenbery (1992) bemängelt. Nicht alle Taxien sind bisher vollumfänglich untersucht worden und es fehlt teilweise an einer klaren Abgrenzung und genauen Definition. Auch wird meist nur die positive Taxis genauer untersucht, während Gründe oder Motive für die negative Taxis nicht näher beschrieben werden (Coombs et al. 2020). Dies ist vielleicht auch der Grund, warum die Begrifflichkeiten in neueren Veröffentlichungen seltener zu finden sind. Zuletzt sei auch auf das Schwarmverhalten der Fische hingewiesen, da sich die Orientierungsleistung in der Gruppe stark verbessern kann („many wrongs principle“, Simons 2004).

2.3.3 Wanderverhalten

Oben genannte Reize und Bewegungen dienen der Orientierung in der Umwelt und dem gezielten Ortswechsel. Mit ihrer zeit- und ortsabhängigen Wanderung suchen Fische ein bestgeeignetes Habitat für einen bestimmten Zweck auf, z.B. zur Erhöhung ihrer Wachstums-, Überlebens- und Reproduktionschancen (DWA 2014). Gründe dafür sind vielseitig, wobei in der Literatur³¹ immer wieder die Aussage zu finden ist, dass die migrationsauslösenden Reize noch nicht vollends verstanden sind. Auslöser für Wanderverhalten können sehr vielseitig sein und in komplexer Form zusammenspielen. Als Beispiel kann die Änderung der Temperatur genannt werden. Während der im Rahmen dieser Arbeit durchgeführten Vorversuche lagen zu hohe Wassertemperaturen im wasserbaulichen Forschungslabor vor. Vereinzelt zeigte sich daher bei den Versuchstieren ein Laichausschlag, obwohl kein Reproduktionszeitraum für die jeweilige Art vorlag³².

Dusenbery (1992) geht auf die Diskrepanz der Definitionen von Migration ein und beschreibt als deren wesentliche Gemeinsamkeit das Wandern vieler einzelner Individuen in Richtung eines gemeinsamen Ziels. Lucas und Baras (2001) stellen die folgende recht komplexe Definition bezüglich der Fischmigration auf: „Tiermigration, oder in diesem Fall Fischmigration, wird bezeichnet als eine Strategie von adaptivem Wert, die eine Bewegung eines Teils oder der gesamten Population über die Zeit, zwischen diskreten Orten in einem n-dimensionalen Hyperraum³³ von biotischen und abiotischen Faktoren beinhaltet, die normalerweise aber nicht zwangsweise über die Zeit vorhersagbar und synchronisiert ist [...]“. Damit gehen sie auf wichtige Punkte wie die Bewegung mit dem Zweck der Erschließung des bestmöglichen Lebensraums in Abhängigkeit der vorliegenden Umweltfaktoren ein. Dabei sind die Tiere stets bemüht sich energieeffizient fortzubewegen und nutzen daher die Strömung – wenn möglich – gezielt aus, um „per Anhalter“ mitzufahren (Wasser wird hier zum „Agent“ bzw. Transportmittel, Dusenbery 1992).

Nach dem DWA-Merkblatt 509 kann zwischen den folgenden Funktionen der Wanderung unterschieden werden: Wechsel zwischen verschiedenen Habitaten (oft tägliche horizontale und vertikale Wanderungen), Laichwanderung, Nahrungswanderung, Propagation (Ausbreitung), Drift und Kompensationswanderung. Sie dienen dem Erhalt der Spezies und spezifisch vor allem dem Zweck der Nahrungsaufnahme (eng. *feeding*), der Flucht (eng. *refuge*) vor ungünstigen Umweltbedingungen und der Reproduktion (eng. *reproduction/spawning*, Northcote 1978). Die Art und der Umfang der Wanderung hängen entscheidend von der Fischart, dem Altersstadium (innere Faktoren) und den Umweltfaktoren (äußere Faktoren) ab – es können regelmäßige Wanderungen in einem bestimmten Zyklus sein oder auch einzelne Wanderungen zu Beginn oder am Ende ihres Lebens. Einige Fischarten verhalten sich eher stationär und kehren bei Verdriftung wieder in ihre Territorien zurück. Andere wiederum wandern über Distanzen von we-

³¹ z.B. Montgomery et al. (1995): “The sensory factors controlling migration are still a matter of vigorous debate.“ oder Dusenbery (1992): “In summary, much remains to be revealed about the information that salmon use for migration.”

³² Für die Folgeversuche wurde die Wassertemperatur durch Frischwasserzugabe abgesenkt.

³³ Nach dem Konzept von Hutchinson: die Eignung des Lebensraums wird in Abhängigkeit einer Menge von n Variablen abiotischer und biotischer, unabhängiger Umweltfaktoren (z.B. Temperatur, Nahrungsangebot) dargestellt, die als Achsen definiert werden. Das Hypervolumen stellt sich folglich als Punkte in diesem n-dimensionalen Raum dar, der die Eignung für den Fisch charakterisiert (Blonder et al. 2014).

nigen Kilometern bis hin zu tausenden von Kilometern (Wiltschko und Wiltschko 1995). Unterschieden wird zwischen den drei Teillebensräumen Überwinterungs³⁴-, Nahrungs- und Reproduktionshabitat (**Abbildung 2.17 a**), zwischen denen die Fische aufgrund verschiedener örtlicher und zeitlicher Umweltfaktoren hin und her wechseln. Manche Tiere wandern lediglich innerhalb des Meeres (ozeanodrom) oder nur innerhalb der Binnengewässer (potamodrom) oder zwischen beiden hin und her (diadrom). Diadrome Wandertypen können dann wiederum in anadrome (Laichen im Süßwasser/Aufwuchs im Meer), katadrome (Laichen im Meer/Aufwuchs im Süßwasser) und amphidrome³⁵ (regelmäßige Wanderung zwischen Süßwasser und Meerwasser zum Nahrungserwerb und zur Überwinterung) unterteilt werden (McDowall 1997 aufbauend auf Myers 1949, **Abbildung 2.17 b**). Für die anadromen (z.B. Lachs) und katadromen (z.B. Aal) Arten sind diese Wanderungen obligatorisch für den Erhalt der Spezies, weshalb der Schwerpunkt in der Forschung lange Zeit auf diesen Arten lag. Mittlerweile ist bekannt, dass auch die Potamodromen teils mehr als 100 km weit wandern (Benitez et al. 2018; Schwevers und Adam 2020) und deshalb auch für sie die Durchgängigkeit der Gewässer gewährleistet werden muss.

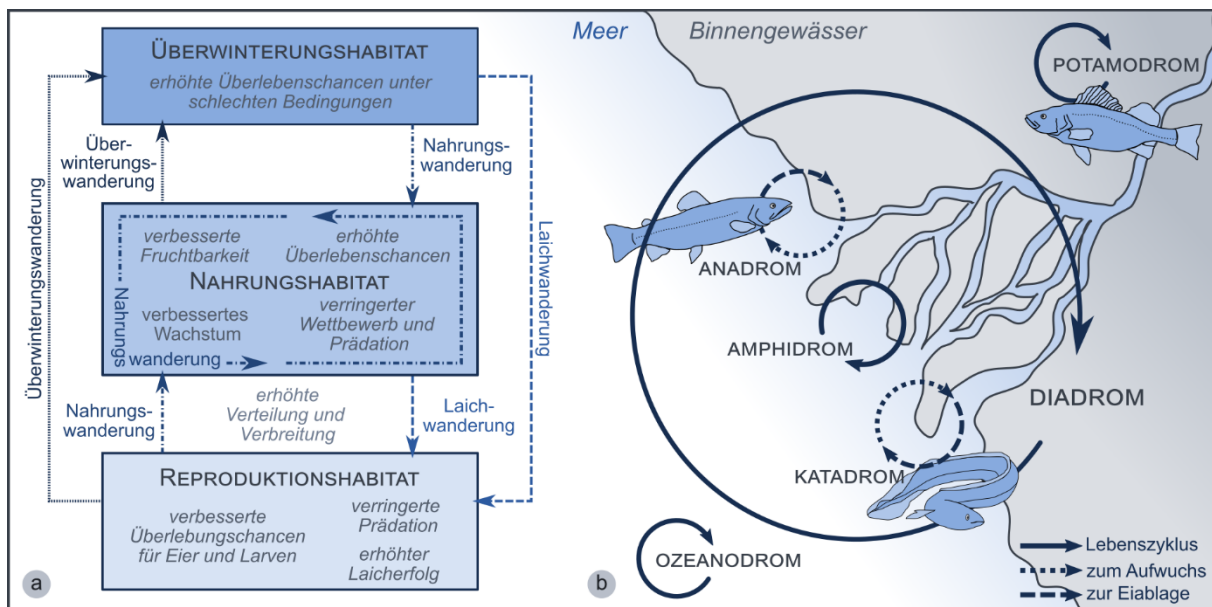


Abbildung 2.17: Fischwanderungen zwischen den verschiedenen Teillebensräumen: (a) Allgemeine Einteilung der groß- und kleinräumigen Wanderungen (verändert nach Northcote 1978); (b) Darstellung der verschiedenen Wandertypen (verändert nach Lehmann et al. 2021b).

³⁴ Northcote (1978) geht auf die Bezeichnung der „Überwinterungswanderung“ ein und schreibt, dass dies eher ein Aufsuchen günstiger bzw. eine Flucht vor ungünstigen Lebensbedingungen darstellt, da diese nicht immer ausschließlich im Winter vorliegen müssen. Während er trotzdem noch die Bezeichnungen „wintering migration / wintering habitat“ verwendet, sind in neuerer englischsprachiger Literatur (z.B. Lucas und Baras 2001) nur noch die Bezeichnungen „migration to refuge / refuge habitat“ zu finden. Im deutschsprachigen Raum scheint es keine adäquate Übersetzung zu geben.

³⁵ Der Begriff ist in älterer Literatur etwas anders definiert: McDowall (1997) beschreibt die Reproduktion im Süßwasser, den anfänglichen Aufwuchs im Meer und den späteren Aufwuchs wieder im Süßwasser. In neueren Quellen wird hingegen der *regelmäßige* Wechsel zwischen Meer und Süßwasser beschrieben (z.B. Zitek et al. 2007; DWA 2014). Letzteres macht dahingehend Sinn, dass nach DWA (2014) noch in marine Amphidromie, bei der die Reproduktion im Meer erfolgt, und limnische Amphidromie, bei der die Reproduktion im Süßwasser erfolgt, unterschieden werden kann.

Räumlich gesehen finden die Wanderungen in horizontaler Richtung quer zur und längs der Strömung sowie auch vertikal über die Wassersäule verteilt statt. Gegen die Strömung schwimmende – also aufwandernde – Tiere müssen dabei eine deutlich größere Leistung erbringen als mit der Strömung abwandernde Tiere (siehe Abschnitt 2.4).

Neben der räumlichen (Welche Ausdehnung und Richtung?) gibt es auch eine zeitliche (Welche Rhythmik?) Komponente der Wanderung. Da auf der Erde verschiedene periodische Abläufe bestehen, können Tiere diese als Anhaltspunkte nutzen. Da diese Abläufe mit Umweltveränderungen einhergehen, können Fische die Änderung der Umweltreize mit ihren Sinnesorganen wahrnehmen, z.B. den Verlauf der Sonne über den Tag, den Lichteinfall oder auch die Änderung der Temperatur in Abhängigkeit von der Jahreszeit. Kappeler (2017) nennt beispielsweise die folgenden Periodiken: circadiane Rhythmen (24 h; Erdumdrehung), Gezeitenrhythmus (12,4 h; Erdumrundung durch den Mond), Lunarperiodik (29,53 d; Mondphasenzyklus von Neumond zu Neumond = Lunation) und circannuale Periodik (Jahresperiodik; Durchlauf aller Jahreszeiten). Diese dienen den Tieren als eine Art Zeitgeber und die wirkenden Reizgradienten entsprechend als Auslöser für die Wanderung. Viele Autoren weisen darauf hin, dass einige Fischart vor allem die Nacht für ihre Wanderungen nutzen (Cresci 2020; Cuchet 2014; Pavlov 1989). Dies kann gerade den kleineren Tieren mehr Schutz vor Räubern bieten und der Mond kann zur Orientierung am Himmel verwendet werden. Für die Hauptwanderzeiten verschiedener Fischarten in beiden Richtungen (Auf- und Abwanderung) sind in der Literatur verschiedene Anhaltspunkte zu finden (z.B. Böckmann 2020; DWA 2014). Für die Planung von Laborversuchen mit wanderwilligen – also motivierten – Fischen sollten die Hinweise für die „Zeitfenster für die Durchführung ethohydraulischer Tests“ nach Adam und Lehmann (2011) dringend berücksichtigt werden. Für die Auswertung von Auffinde- und Passagedauern von Fischaufstiegsanlagen im Freiland geben Schwevers et al. (2022) außerdem Empfehlungen zur Trennung zwischen motivierten und „trödelnden“ Tieren.

Da das Thema Migration in sich bereits ein sehr breites Forschungsgebiet darstellt, wird an dieser Stelle für umfangreichere Informationen auf weiterführende Literatur verwiesen: Dusenbery (1992), DWA (2014), Lucas und Baras (2001), McCleave et al. (1984) und speziell zum Aal z.B. Tesch (2003).

Im Zusammenhang mit der Wanderung soll an dieser Stelle kurz auf die Problematik an Querbauwerken eingegangen werden. Wie bereits erwähnt, ist es für diadrome Arten („Langdistanzwanderfische“) obligatorisch zwischen Meer und Binnengewässern zu wandern und auch für potamodrome Arten, bei denen eine Differenzierung in Kurz-, Mittel- und Langstreckenwanderer vorgenommen werden kann, ist die Durchgängigkeit nachweislich relevant (DWA 2014). An wasserbaulichen Anlagen, die meist eine Querschnittsverbauung der Gewässer – bspw. für die Schiffbarmachung oder die Wasserkraftnutzung – darstellt, wird den Fischen eine besondere Orientierungsleistung abverlangt, um eine sichere Passage zu finden. Als „erste Hilfe“ für die Wanderfische dienen dann meist verschiedene Fischauf- und -abstiegseinrichtungen als Umgehung sowie Strukturen zum Fischschutz vor Kraftwerkseinläufen. Eine Übersicht bietet **Abbildung 2.18**. Während für den Fischaufstieg daher Regelwerke, Leitfäden und Richtlinien (z.B. Dumont et al. 2005; DWA 2014; LUBW 2007) verfügbar sind, welche fischökologisch begründete Grenz- und Richtwerte sowie Bemessungs- und Konstruktionsvorgaben liefern, fehlt dieser Technikstandard im Bereich des Fischabstiegs weitgehend (Böttcher et al. 2015; Calles und Greenberg 2009; Silva et al. 2018) – auch wenn einzelne Handreichungen mit Empfehlungen verfügbar sind (z.B. DWA 2005; LUBW 2016; Schwevers und Adam 2020).

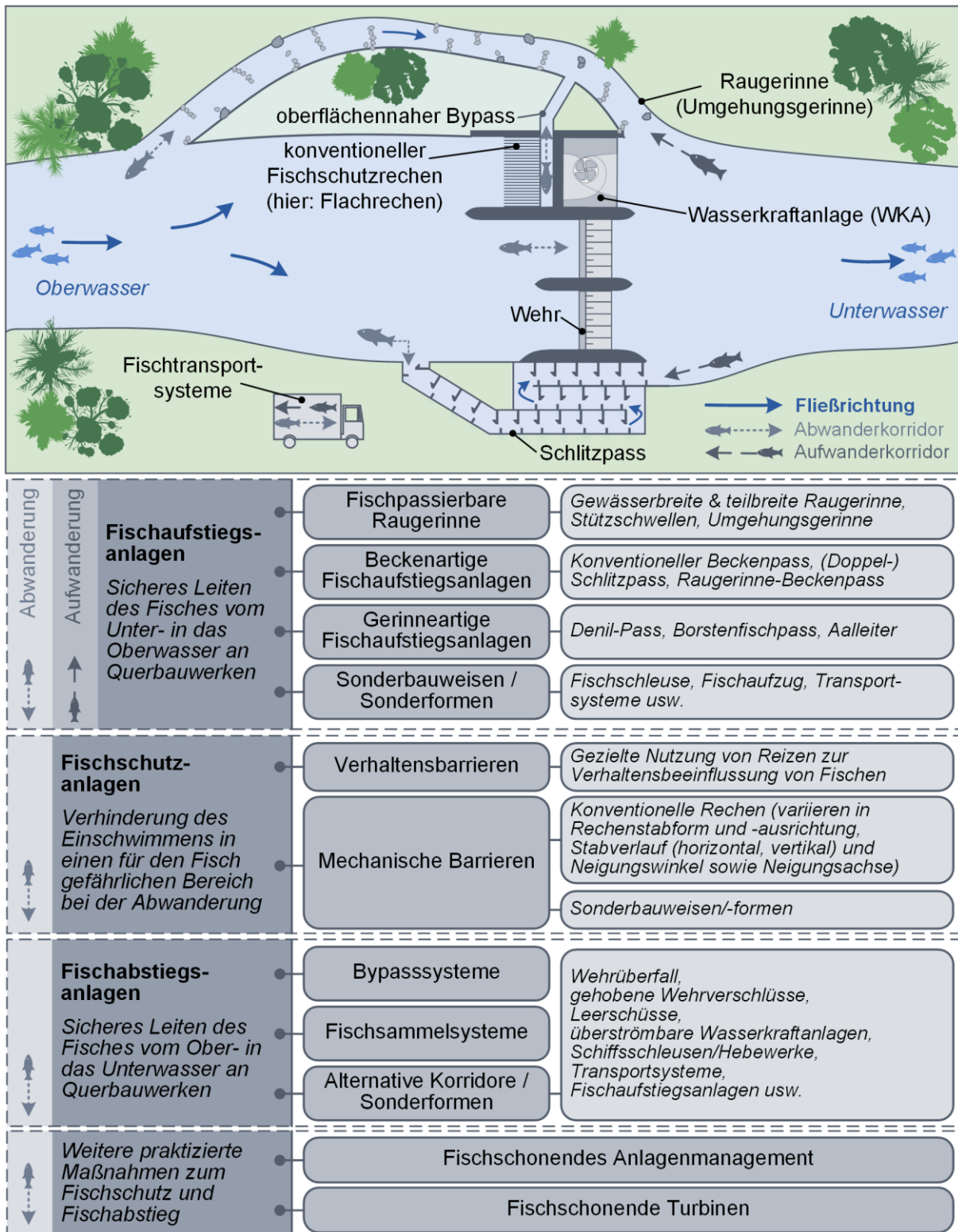


Abbildung 2.18: Übersicht zu Lösungsansätzen für die Verbesserung der Durchgängigkeit für die Fischauf- und -abwanderung (aus Lehmann et al. 2021b)

Die Herausforderung für den Fisch ist dann zum einen die Auffindbarkeit der „Umleitung“, welche im Vergleich zur Gewässerbreite eine sehr kleine Öffnung mit geringem Durchfluss besitzt, und zum anderen ihrer Passage selbst. Wird keine Passage aufgefunden oder kann diese nicht durchschwommen werden, ist der sich auf der Laichwanderung befindliche Fisch unter

Umständen dazu gezwungen an einem Ort abzulaichen, der keine optimalen Bedingungen bietet, wodurch der Bestand dezimiert werden kann. Auch kann die Suche nach einer Abstiegsmöglichkeit vor einem Turbineneinlauf kräftezehrend sein und die Fitness des Tieres herabsetzen oder sogar zu dessen Tod führen.

2.3.4 Hydraulisch-reaktives Verhalten

Während ihrer Wanderung zeigen Tiere lokal verschiedene Verhaltensweisen. In der Ethohydraulik ist vor allem das hydraulisch-reaktive Orientierungsverhalten (Abschnitt 2.3.2) sowie die allgemeine Fortbewegung (Lokomotion, Abschnitt 2.4) von Bedeutung, während bspw. Nahrungs- und Sexualverhalten nicht analysiert wird. Meist wird das Verhalten kleinräumig in situativ ähnlichen Ausschnittsmodellen im Labor oder auch an realen Anlagen im Freiland untersucht. Aus den Versuchen resultierende, charakteristische Reaktionsmechanismen auf bestimmte hydraulische Reize können dann adaptiert werden und „künstlich“ durch wasserbauliche Strukturen oder Zusatzdotationen herbeigeführt werden, um die Tiere an Querbauwerken gezielt zu führen.

Zu diesem Zweck wurde die sogenannte „ethohydraulische Signatur“ von Adam und Lehmann (2011) eingeführt und folgendermaßen definiert: „Im Kontext mit der Ethohydraulik wird unter der ethohydraulischen Signatur ein Reiz oder eine Reizkombination verstanden, der bei den Probanden ein bestimmtes, stets in gleicher Weise reproduzierbar ablaufendes Verhalten auslöst. Damit ist die ethohydraulische Signatur das durch Parameter quantifizierte Ergebnis eines erfolgreichen ethohydraulischen Tests.“ Diese Signaturen, welche die hydraulische mit einer ethologischen Information über das Fischverhalten verknüpfen, können dann wiederum Eingang in weiterführende Variantenstudien oder Modelle finden. Beispielsweise kann an Ausleitungskraftwerken konkret der Wanderkorridor entlang der Ausleitungsstrecke hin zu einer am Wehr positionierten Fischaufstiegsanlage auf Basis einer numerischen Modellierung untersucht werden (**Abbildung 2.19**).

Bis auf einige Grenzwerte zur Schwimmgeschwindigkeit und Leistungsfähigkeit (siehe auch Abschnitt 2.4.4) sowie geometrische Grenzwerte zur Passierbarkeit in Abhängigkeit von der Fischgröße für verschiedene Fischarten sind in der Literatur bisher keine konkreten ethohydraulischen Signaturen zu finden. Vereinzelt werden lediglich allgemeine Empfehlungen gegeben, die sich jedoch teilweise sogar aufgrund des zwischen den Untersuchungen stark variierenden Vorgehens ebenfalls mehr oder weniger stark unterscheiden.

Es ist somit dringend notwendig eine Vereinheitlichung der Untersuchungsmethoden zu erreichen, um die Studien vergleichen und deren Ergebnisse kombinieren zu können. Dies beginnt bereits bei der rechnerischen Ermittlung hydraulischer Größen (siehe bspw. die Turbulenzintensität, Abschnitt 5.3.2). Auch eine genaue Analyse darüber, was der jeweils untersuchte hydraulische Reiz bei einem Fisch sinnesphysiologisch auslöst, ob dieser einen adäquaten Reiz für ein Sinnessystem darstellt und auf welche Weise dieser vom Fisch interpretiert werden kann, findet in öko- und ethohydraulischen Studien meist nicht statt. Die zuvor dargelegten, umfangreichen Erläuterungen zu den Sinnesorganen und der Orientierung der Fische helfen folglich dabei, das Verhalten besser zu verstehen und in den Kontext der untersuchten Situation besser einordnen zu können.

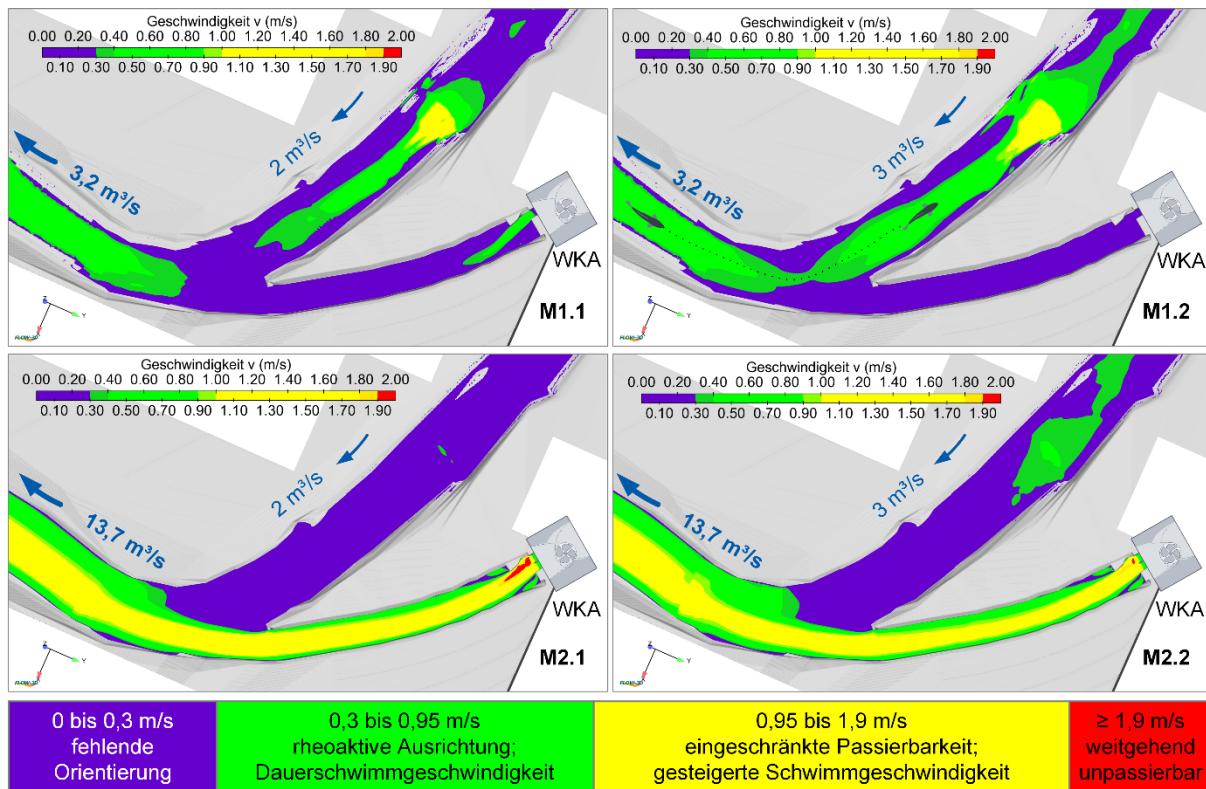


Abbildung 2.19: Beispiel für die Nutzung einer ethohydraulischen Signatur bezüglich der Leistungsfähigkeit eines Fisches: Findung und Passage des Wanderkorridors für aufwandernde Fische an der Mündung des Unterwasserkanals in den Flusslauf bei unterschiedlichen Mindestwasserabflüssen (2 und 3 m³/s) und Kraftwerksdurchflüssen; die Grenzwerte beziehen sich auf die am Standort vorkommenden Fischarten unter Berücksichtigung der leistungsschwächsten Arten. Bei Variante M1.2 ist in Grün ein durchgehender Wanderkorridor in Richtung des Mutterbetts und hin zur Fischeaufstiegsanlage zu erkennen. (Simulationen mit Flow-3D[®] von Flow Science, Inc.; Abbildung leicht verändert nach Bensing und Lehmann 2018)

Neben der Schwierigkeit aus den Tierversuchen und den hydraulischen Untersuchungen die „richtige“ Kombination von Reiz und Reaktion zu extrahieren, ist auch die Beschreibung des Tierverhaltens in ethohydraulischen Untersuchungen nicht trivial. Zum einen bedarf es eines geschulten Auges sowie eines ausgeprägten fischökologischen und ethologischen Fachwissens. Zum anderen ist auch eine einheitliche und vor allem wertungsfreie, rein beschreibende Bezeichnung für ein Verhalten sinnvoll. In der Literatur sind mittlerweile viele verschiedene Begriffe zum kleinräumigen hydraulisch-reaktiven Verhalten zu finden. Einige gibt es bisher jedoch nur in englischer Sprache, wie z.B. die verschiedenen Unterkategorien, die es zum Halten der Position (eng. *station holding*; im Deutschen meist als Verharren bezeichnet) gibt, zu denen z.B. *Kármán gaiting*, *entrainment*, *bow riding* und *wall holding* zählen (z.B. Kerr et al. 2016; Liao et al. 2003; Liao und Akanyeti 2017; Przybilla et al. 2010). Auch eine übersichtliche Zusammenstellung ist bisher nicht verfügbar, für zukünftige Untersuchungen und klare Verhaltensdefinitionen jedoch essentiell. Aus diesem Grund wird in Abschnitt 5.2 daran angeknüpft und versucht eine Basis zu erarbeiten. Umfangreiche Informationen zum Thema Verhaltensuntersuchungen sind in Kappeler (2017) und Naguib und Krause (2020) sowie speziell für die Ethohydraulik in Adam und Lehmann (2011) zu finden.

2.4 Lokomotion und Biomechanik

Nachdem externe Umweltfaktoren über die Sensorik aufgenommen und im Gehirn des Fisches mit den internen Faktoren verarbeitet wurden, kann eine motorische Aktivität folgen. Handelt es sich dabei um eine Orientierungsreaktion oder eine Ortsänderung, wird von Lokomotion – der Fortbewegung – gesprochen. Sie stellt also eine essentielle Komponente des Verhaltens dar. Dabei spielen ebenso die Biomechanik, welche sich mit der Mechanik des Bewegungsapparats selbst beschäftigt, sowie die Bioenergetik, welche die Energieumwandlung im Körper in diesem Fall speziell bei der Fortbewegung beschreibt, eine wichtige Rolle. Gerade für Fische, deren Lebensraum ein sich ständig bewegendes Medium darstellt, ist eine optimierte und energieeffiziente Fortbewegung während der teils sehr langen Wanderungen von größter Bedeutung. Fische haben daher verschiedene Strategien entwickelt, um sich widerstandsarm in der Strömung fortzubewegen und darin zu manövrieren.

Die Fortbewegung im Wasser wird allgemein als Schwimmen bezeichnet, wobei Fische je nach Lebensraum verschiedene Strategien entwickelt haben (Lindsey 1978): Neben dem klassischen Schwimmen unter Nutzung von Flossen und Körper gibt es z.B. Graben (z.B. Plattfische, eng. *burrowing*), Kriechen (eng. *creeping*), Schlängeln bzw. Schlägelschwimmen (z.B. Aale auch entlang des Festlandes, eng. *wriggling*), Gehen (eng. *walking*), Vortrieb durch Rückstoß (eng. *jet propulsion*), Springen (z.B. Lachse bei der Aufwanderung, eng. *leaping*), Fliegen (eng. *flying*) oder auch „Trampen“ (eng. *hitchhiking*) – entweder durch das Festsaugen an einem anderen Fisch (z.B. Neunaugen) oder auch durch das Verdriften lassen (eng. *passive drift*) mit der Strömung. Die meisten Fische bewegen sich jedoch mithilfe undulierender und oszillierender Bewegungen des Körpers und der Flossen fort, indem sie sich nach hinten vom dichten Medium Wasser abdrücken oder die Sogwirkung von Bereichen mit geringem Druck nutzen und damit Vortrieb erzeugen (Du Clos et al. 2019; Lindsey 1978). Oder wie Lauder (2015) es formuliert: „Kurzum, Fische schwimmen, indem sie Impulse auf das Wasser übertragen.“ [übersetzt aus dem Englischen] In dieser Arbeit wird daher auf diese Art der Fortbewegung fokussiert.

Im Folgenden wird zunächst unter Verwendung relevanter Fachbegriffe allgemein darauf eingegangen, wie sich Fische in der Strömung positionieren (Abschnitt 2.4.1). Anschließend findet sowohl eine rein kinematische (Wie bewegt sich das Tier?; Abschnitt 2.4.2) als auch eine dynamische (Welche Kräfte wirken? Welche Strategien zur Reduktion des Widerstands gibt es?; Abschnitt 2.4.3) Betrachtung der Bewegungen statt. Zuletzt wird auf einige Aspekte zur Schwimmleistung und der Bioenergetik eingegangen (Abschnitt 2.4.4).

Zu den genannten Fachgebieten gibt es mittlerweile zahlreiche Fachbücher und -artikel. Für eine tiefergehende Betrachtung sind daher unter anderem folgende Werke zu empfehlen: Azuma (2006), Domenici und Kapoor (2010), Hoar und Randall (1978), Shadwick und Lauder (2006), Taylor et al. (2010), Videler (1993), Webb (1975) und Wu et al. (1975).

2.4.1 Schwimmverhalten

Fische richten sich bei ihrer Wanderung und Orientierung rheotaktisch nach der Strömung aus, wobei zwischen positiv-rheotaktischem – dem Ausrichten auf den Strömungsreiz zu – und negativ-rheotaktischem – dem Ausrichten vom Strömungsreiz weg – Verhalten unterschieden wird. Es wurde hierzu bereits diskutiert, dass sich Wissenschaftler nicht ganz einig sind, ob die Rheotaxis rein die Orientierungsbewegung oder auch die weitere Bewegung in Richtung des

Reizes beinhaltet. Aus diesem Grund ist die von Pavlov (1979) (zitiert nach Pavlov et al. 2008) eingeführte Bezeichnung der „Rheoreaktion“ für das Verhalten eine sinnvolle Ergänzung. Weiterhin differenziert die Arbeitsgruppe bezogen auf die Bewegungsrichtung noch zwischen verschiedenen Typen (Pavlov et al. 2010; Ponomareva et al. 2017) und verwendet bei der Abwanderung der Fische die Bezeichnungen „aktiv“ und „passiv“ (Pavlov 1979, zitiert nach Pavlov et al. 2008). Letzteres wurde auch zum Teil in deutschsprachiger Literatur übernommen (z.B. Schwevers und Adam 2020, Schwevers et al. 2016). Da die Begrifflichkeiten nach Ansicht der Autorin kritisch gesehen werden, wird an dieser Stelle nicht näher darauf eingegangen. Weitere Empfehlungen sind in Abschnitt 5.2.1 zu finden.

Wichtig ist jedoch das Verhalten des Fisches in der Strömung bzw. seine allgemeine relative Bewegung gegenüber der Strömung bzw. dem Grund (Definition beachten; siehe Abschnitt 5.2.1). Im Vergleich zu terrestrischen Lebewesen, die in der Regel keine Kraft ausüben müssen, um an einer Stelle zu verweilen, müssen Fische bei vorliegender Strömung gegen diese anschwimmen, um nicht zu verdriften. Ebenso müssen sie für eine **Aufwanderung** (gegen die Strömung) und damit einen Ortswechsel in stromauf gelegene Bereiche, eine größere Schwimmgeschwindigkeit (v_F) als die Strömungsgeschwindigkeit (v_i) selbst aufweisen ($v_F > v_i$). Hierbei ist eine positiv-rheotaktische Ausrichtung unerlässlich, um eine optimale Körperanströmung zu erzielen und damit Energie zu sparen. Ist die Schwimmgeschwindigkeit genauso groß wie die Strömungsgeschwindigkeit, findet ein **Halten der Position** bzw. **Verharren** in der Strömung statt ($v_F = v_i$). Die Relativgeschwindigkeit v_{rel} ($= v_F - v_i$) zwischen dem Medium Wasser und dem Fisch ist dann null und es findet keine Relativbewegung zur festen Umgebung statt. Bei der **Abwanderung** wird die Strömung hingegen als Transportmedium genutzt. Gegenüber den zuvor beschriebenen Fällen kann der Fisch bei der Abwanderung folglich auch verschiedene Körperausrichtungen annehmen: positiv-rheotaktisch (gegen die Strömung anschwimmend mit $v_F < v_i$), negativ-rheotaktisch (mit dem Kopf in Strömungsrichtung) oder auch ungerichtet (verdriftend). Letzteres ist typisch für frühe Lebensstadien. Zeigen Tiere keine Rheoreaktion, sind sie entweder nicht stark genug, sich der Strömung zu widersetzen, oder externe Faktoren (z.B. Dunkelheit oder hohe Wassertrübung) beeinflussen ihre Sinneswahrnehmung derart, dass eine rheotaktische Ausrichtung erschwert ist (Pavlov et al. 2008).

Anknüpfend an diesen Punkt wird die sogenannte **rheoaktive Geschwindigkeit** genannt (Adam und Lehmann 2011; DWA 2014). Diese stellt den Grenzwert dar, oberhalb dessen Fische sich nach der Strömung ausrichten und gegen diese anschwimmen. Die notwendige Bedingung ist dabei, dass die Tiere die Strömung mit den Sinnesorganen wahrnehmen können. Die rheoaktive Geschwindigkeit ist jedoch auch maßgeblich von internen (z.B. der Art, dem Alter oder ob der Fisch hungrig ist und bspw. mit der Strömung verdriftende Beute abfangen möchte) oder externen Faktoren (z.B. dem Sauerstoffgehalt des Wassers und der Temperatur, welche die Leistungsfähigkeit beeinflussen) abhängig. In der Praxis wird für die Herstellung eines durchgängigen, für den Fisch auffindbaren Wanderkorridors (mit ausreichender Leitströmung) meist eine Mindestgeschwindigkeit von 0,2 bis 0,3 m/s empfohlen. Art- und größenspezifische Werte sind in verschiedener Fachliteratur (z.B. DWA 2014) zu finden.

Für die Ausrichtung nach der Strömung müssen rotatorische Körperbewegungen durchgeführt werden. Hierzu stehen dem Fisch drei Freiheitsgrade, also drei Rotationsachsen, zur Verfügung (**Abbildung 2.20**). Die Drehbewegungen (kippen, eng. *tilting*) selbst werden als Gieren (Rotation um die Hochachse, eng. *yaw*), Nicken (Rotation um die Querachse, gerade im Bereich der Schifffahrt auch als Stampfen bezeichnet, eng. *pitch*) und Rollen (Rotation um die Längsachse,

eng. *roll*) bezeichnet und werden außerdem vom Fisch gezielt eingesetzt, um in der Strömung zu manövrieren (Lehmann et al. 2016, siehe Abschnitt 2.4.3). Auch für die translatorisch, schwingenden Bewegungen werden vor allem im englischsprachigen Raum fachspezifische Bezeichnungen verwendet, die im Deutschen eher im Bereich der Schifffahrt gebräuchlich sind: eine Auf- oder Ab-Bewegung entlang der Hochachse wird als Tauchen (eng. *heave*), eine Vor- und Zurückbewegung entlang der Längsachse als Wogen (eng. *surge*) und eine seitliche Bewegung entlang der Querachse als Schwoien (eng. *sway*) bezeichnet.

An dieser Stelle sei auch die Bedeutung der Relativbewegung zwischen dem Fisch und dem Medium Wasser hervorzuheben. Eine Strömung entlang der Fischkörperoberfläche kann erzeugt werden, wenn das Medium an dem Fisch vorbeiströmt, wenn der Fisch durch stehendes Wasser schwimmt oder wenn beide – Medium und Fisch – unterschiedliche Geschwindigkeiten und/oder Bewegungsrichtungen haben. Dies kann für den Fisch zur Informationsaufnahme oder zur hydrodynamischen Bildgebung (siehe auch Abschnitt 5.1.3) seiner Umgebung von Bedeutung sein.

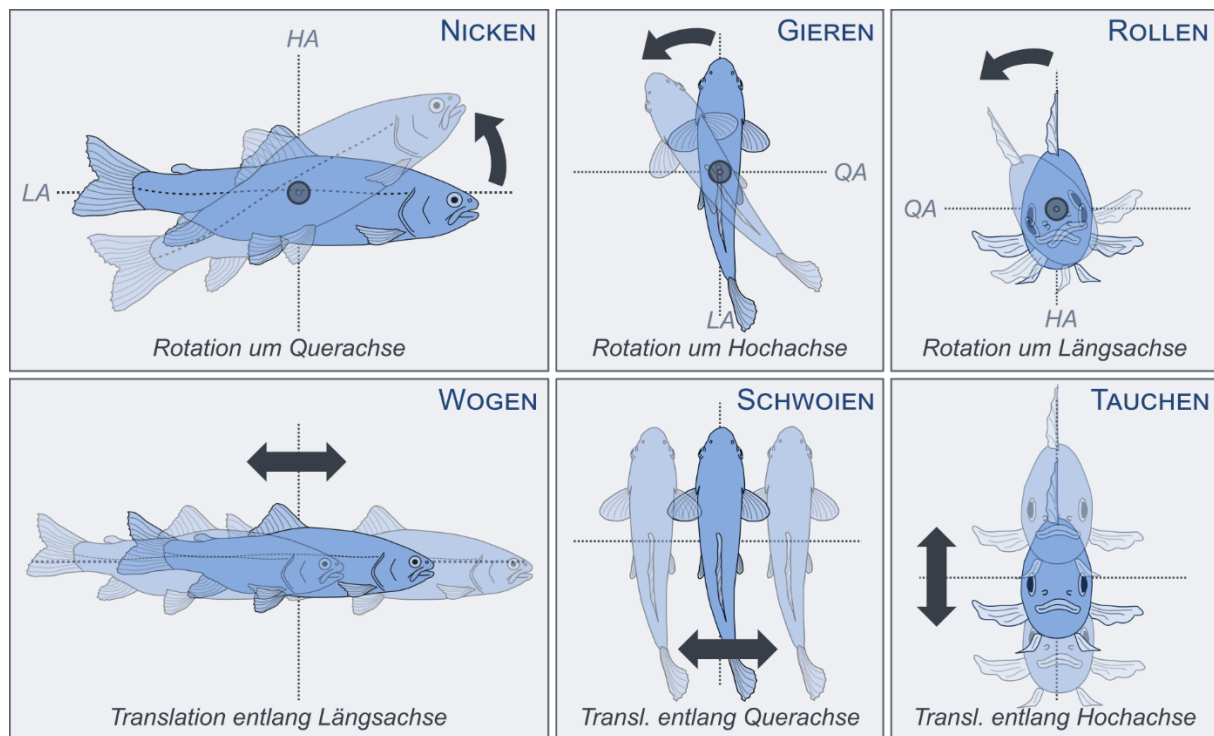


Abbildung 2.20: Rotatorische (oben, HA = Hochachse, LA = Längsachse, QA = Querachse) und translatorisch-schwingende (unten) Bewegungen eines Fisches mit zugehörigen Bezeichnungen

2.4.2 Schwimmkinematik

Für das zuvor beschriebene Schwimmverhalten müssen Fische durch Aktivierung ihrer Muskeln Körperbewegungen durchführen. Die Analyse ihrer Bewegungsmuster beim Schwimmen (Schwimmkinematik) ist ein weites Feld, weshalb hier nur ein kleiner Einblick in die Thematik gegeben wird. Zu den Wissenschaftlern, die sich in großer Tiefe mit der Kinematik beschäftigt haben, zählen unter anderem Robert W. Blake, Paolo Domenici, George V. Lauder und Paul W. Webb.

Die Fortbewegung kann im Wesentlichen in oszillierende (schwingend, eng. *oscillatory*) und undulierende (wellenförmig verlaufend, eng. *undulatory*) Bewegungen unterteilt werden

(Wootton 1990). Bei der oszillierenden Bewegung wird der Vortrieb durch die paarigen Flossen erzeugt, die dann entweder als „Ruder“ (eng. *oarlike fins*) oder als „Flügel“ (eng. *winglike fins*) fungieren (Webb 1984b). Demgegenüber läuft bei der undulierenden Bewegung eine Welle entlang des Fischkörpers oder der Schwanzflosse. Die Typen der Fortbewegung werden entsprechend der Fischarten (bzw. der Ordnungen) benannt, die sie ausführen (anguilliform, subcarangiform usw.). Lindsey (1978) schreibt, dass die Angaben zur Nomenklatur ursprünglich aus der Veröffentlichung von Breder (1926) stammen und diese im Laufe der Jahre immer weiter ergänzt wurden (für detaillierte Informationen siehe z.B. Breder 1926; Lindsey 1978; Webb 1984a; Webb 1984b; Webb 1994). Die Fische werden danach kategorisiert, welche Körperteile (Rumpf und Schwanzflosse/andere Flossen) bewegt werden und in welchem Umfang dies geschieht. **Abbildung 2.21** zeigt diesen Bewegungsumfang sowie zugehörige Begrifflichkeiten, ist jedoch nicht abschließend, da es noch weitere Unterteilungen gibt (siehe z.B. Webb 1994). Je steifer dabei der Rumpf des Fisches ist, d.h. also je kleiner der bewegte Körperanteil, desto deutlicher geht die Bewegung von undulierend in oszillierend über. Für die Fischfauna deutscher Binnengewässer sind vor allem anguilliforme (z.B. Aale, Welsartige/Siluriformes, Neunaugen) und subcarangiforme (z.B. Lachsartige/Salmoniformes und Karpfenartige/Cypriiniformes) Lokomotionstypen von Bedeutung. Der anguilliforme Typ ist eher ineffizient, sodass keine hohen Schwimmgeschwindigkeiten erreicht werden (Borazjani und Sotiropoulos 2010). Oft schwimmen diese Fische bodennah und besitzen langgestreckte Körper. Jedoch können Aale sich dadurch bspw. auch auf kurzen Strecken über Land schlängelnd fortbewegen (Gillis 1998) oder sogar rückwärts schwimmen (D'Août und Aerts 1999).

Webb (1984a; 1984b; 1994) ordnet den Lokomotionstypen weiterhin vier wesentliche funktionelle Antriebsmechanismen bzw. Schwimmmodi (eng. *swimming mode*) zu und knüpft an ökologische Zusammenhänge an:

- *BCF periodic* (eng. *body, caudal fin periodic propulsion*): Periodischer Körper- und Schwanzflossen-Antrieb; zyklisch wiederholte Muster der Wellenbewegung, wobei ein Vortrieb für wenige Sekunden oder auch für mehrere Wochen aufrechterhalten werden kann; → *spezialisiert für lange Wanderungen* (eng. *cruising*)
- *BCF transient* (eng. *body, caudal fin transient propulsion*): Wellenerzeugung nur kurz und nicht zyklisch; meist bei einem Schnellstart (eng. *fast-start*), einer kraftvollen Drehung (eng. *fast turns*), einem Sprint (eng. *sprint*) oder einem kurzen nach vorne Schnellen gefolgt von einem Gleiten (eng. *burst-and-coast*); → *spezialisiert für Beschleunigungen* (eng. *accelerating*)
- *MPF* (eng. *median and paired fin propulsion*): Vortrieb durch mittige oder paarige Flossen; hier ist meist keine große Schwimmgeschwindigkeit, aber dafür eine gute Manövrierfähigkeit gegeben; oft einfaches Schweben und langsames Schwimmen (eng. *hover and swim slowly*); → *spezialisiert für Manövrieren* (eng. *maneuvering*)
- *Non-swimming*: Fische, die nicht oder kaum schwimmen.

Der BCF-Antrieb stellt für lange, ausdauernde Wanderungen oder schnelle Beschleunigungen einen effektiven Lokomotionsmechanismus dar, während der MPF-Antrieb durch die Nutzung der Flossen zum wendigen Manövrieren gut geeignet ist (Webb 1984b). Viele subcarangiforme Arten sind jedoch Fortbewegungsgeneralisten, deren Körper- und Fortbewegungsform neben

ausdauernden Wanderungen eine gute Beschleunigung und Manövrierfähigkeit ermöglicht. Gerade Generalisten können zwischen den verschiedenen Schwimmmodi wechseln, sodass bei langsamen Schwimmbewegungen eher die Flossen (MPF) und bei schnellen eher Körper und Kaudale (BCF) eingesetzt werden (Webb 1994). Die verschiedenen Verhaltensweisen der Lokomotion, die bestimmte, typische Bewegungsabläufe innerhalb eines begrenzten Geschwindigkeitsbereichs darstellen (z.B. Sprinten, Schnellstart), werden in der englischsprachigen Literatur als „gaits“ bezeichnet (Gangarten bzw. in diesem Fall besser Schwimmarten). Spontane Beschleunigungen bzw. sogenannte Schnellstart-Manöver (eng. *fast-start manoeuvres*) werden meist mit Räuber-Beute-Begegnungen in Verbindung gebracht, wobei typische Bewegungsabläufe beschrieben werden (siehe Domenici 2010; Domenici und Blake 1997). Flucht- oder Schreckreaktionen (eng. *startle responses*) sind auch in der Ethohydraulik von Bedeutung, wenn es um die Reaktion auf einen ungünstigen oder unerwarteten hydraulischen Reiz geht. Jedoch wurden sie in diesem Kontext noch nicht in größerem Detail untersucht.

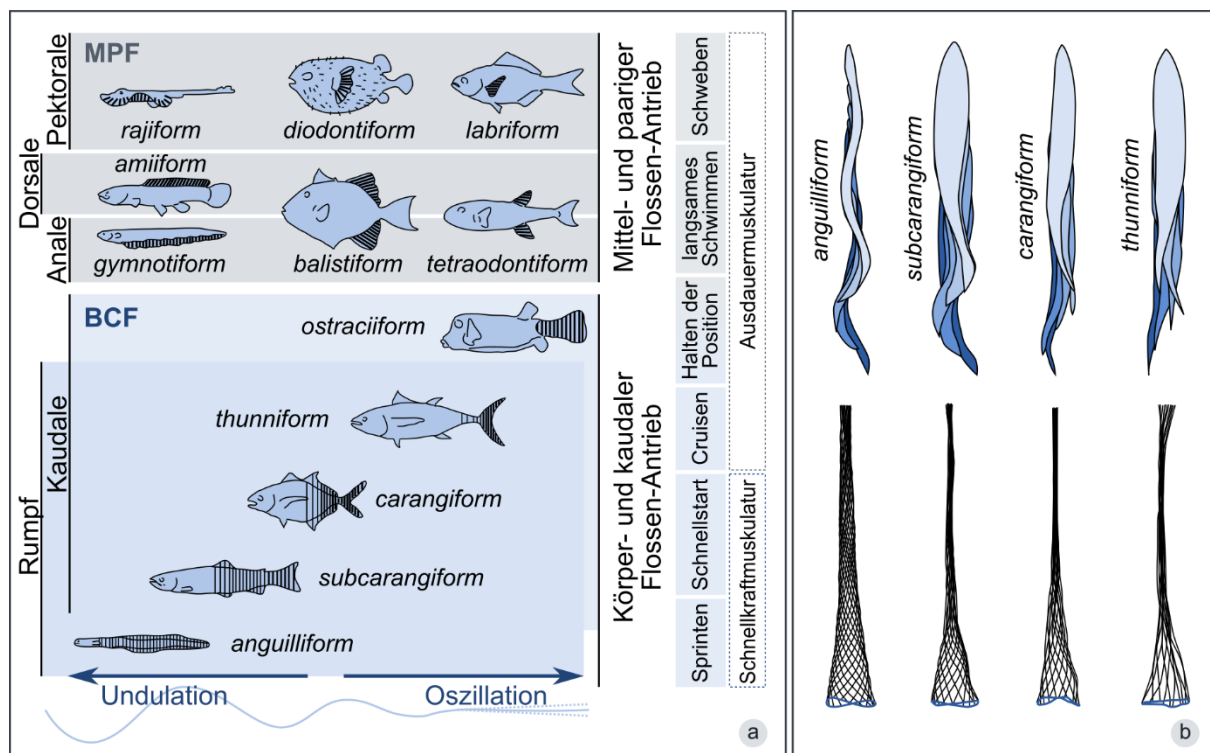


Abbildung 2.21: Fortbewegung bei Fischen: (a) Einteilung der Lokomotionstypen in Abhängigkeit davon, welches Körperteil und welcher Anteil davon bewegt wird; rechts wurden zu den Schwimmmodi zugehörige Verhaltensweisen (Schwimmarten/gaits) und die dabei verwendete Muskulatur nach Webb und Gerstner (2000) aufgetragen (zusammengestellt, nachgezeichnet und verändert aus Fish 2006; Helfman et al. 2009; Lindsey 1978; Wootton 1990); (b) Darstellung der vier klassischen Lokomotionstypen als Fischumrisse (oben) und als Fischmittellinie (unten). Die Abbildung soll die ursprüngliche Darstellung von Lindsey (1978) aktualisieren. Die Umrandungen zeigen die Vorwärtsbewegung des Fisches innerhalb eines Flossenschlags, während die ähnlich großen Tiere sich mit einer Geschwindigkeit zwischen 1,6 und 1,8 Fischlängen pro Sekunde (L_F/s) fortbewegen. Für die Mittellinien wurden die Bewegungen in gleichen zeitlichen Abständen aufgetragen und die Linien am vordersten Punkt (Fischschnauze) ausgerichtet (vereinfacht nachgezeichnet aus Lauder und Tytell 2006, mit Daten aus Tytell und Lauder 2004, Tytell (unveröffentlicht) sowie Donley und Dickson 2000).

Die Fortbewegungsarten sind – wie die Körperformen – an den Lebensraum der Tiere angepasst (Wootton 1990). Friedman et al. (2021) belegten die laut eigenen Angaben bis dahin noch

ungetestete Hypothese, dass BCF-Schwimmer einen eher schlanken und langgestreckten Körper, während Fische mit MPF-Antrieb eher eine höhere und breitere Körperform aufweisen. Dennoch sei der BCF-Antrieb mit einer großen morphologischen Diversität verknüpft.

Die Bewegungsformen der Tiere werden meist durch Highspeed-Kameras aufgezeichnet und anschließend bildweise analysiert, um z.B. die zeitabhängigen Körperauslenkungen als Umriss oder Mittellinien darzustellen und zu analysieren (z.B. Gillis 1998; Liao 2004; Wardle und Videler 1980). Die Wellenlänge oder die Amplitude, die bspw. bei BCF-Antrieb durch den Körper wandert, kann dann als spezifische Größe z.B. auf die Körperlänge bezogen und zwischen den verschiedenen Tierarten verglichen werden. Allgemein ist festzustellen, dass die Amplitude zum Schwanz hin anwächst – als Maß wird dafür auch der Quotient der Amplitude zwischen Kopf und Schwanz verwendet. Die Bewegung des Kopfes wird als laterale Kraftkompensation gegenüber der Bewegung des Schwanzes angesehen (Webb 1975). Für die spezifischen Größen von Wellenlänge und Amplitude wurden Wertebereiche definiert, die typisch für einen bestimmten Lokomotionstyp seien. Da diese nicht ganz unumstritten sind, von der Schwimmgeschwindigkeit selbst abhängen und sehr unterschiedliche Werte annehmen können, werden sie hier nicht aufgeführt.

Webb (1975) nannte bereits eine größere Variabilität zwischen subcarangiformen und carangiformen Typen und auch Gillis (1998) beschrieb, dass der Aal bspw. unter Wasser weniger Bewegungen mit dem Kopf zu machen scheint als in vorhergehenden Untersuchungen beschrieben. Lauder (2015) geht ebenfalls darauf ein, dass diese taxonbasierte Namensgebung zur Beschreibung der verschiedenen Schwimmtypen zum einen viele Ausnahmen beinhaltet und zum anderen eine rein zweidimensionale Betrachtung darstellt, welche die dreidimensionale Geometrie des Fisches mit den komplexen Flossenbewegungen vernachlässigt.

Wie oben beschrieben, können einige Arten bei Bedarf zwischen den verschiedenen Antriebsformen wechseln und setzen gerade ihre Mittelflossen (Dorsale und Anale) gezielt ein. Auch aktuelle Ergebnisse von Di Santo et al. (2021), die 44 verschiedene Fischarten untersuchten, zeigen keine deutlichen Unterschiede im Quotienten aus Amplitude-Kopf zu Amplitude-Schwanz zwischen den verschiedenen Lokomotionstypen. Man könne eher von einem vereinheitlichten Mechanismus für die Generierung eines effizienten aquatischen Vortriebs ausgehen. Von der „bemerkenswerten Ähnlichkeit“ zwischen den vier grundlegenden Lokomotionstypen (siehe auch **Abbildung 2.21**), gerade bei geringen Schwimmgeschwindigkeiten von kleiner als eine Fischlänge pro Sekunde, sprachen bereits Lauder und Tytell (2006). Die Bewegung des Kopfes werde dabei mit steigender Schwimmgeschwindigkeit größer (z.B. Tack et al. 2021). Daher wird vermutet, dass ältere Ergebnisse, auf denen die Beschreibungen der Lokomotionstypen basieren, in beschleunigten Schwimmphasen der Tiere aufgezeichnet wurden und daher nicht mit aktuelleren Ergebnissen übereinstimmen. Zur allgemeinen Beschreibung der Bewegung bzw. des bewegten Körperanteils stellen die Lokomotionstypen jedoch eine gute Basis dar und können dahingehend zur Verhaltensanalyse in ethohydraulischen Versuchen relevant sein (siehe unten).

Weiterhin kritisieren Xiong und Lauder (2014), dass bisher kaum eine Betrachtung der Verschiebung des Massenschwerpunktes (COM, eng. *center of mass*) bei der Bewegung von Fischen stattgefunden hat, während dies bei terrestrischen Tieren üblich ist. Sie liefern hierzu erste Ergebnisse und schreiben, dass hier dringend weiterer Forschungsbedarf besteht (siehe außerdem Lauder 2015).

Es zeigt sich damit, dass die Forschung im Bereich der Schwimmkinematik im Umbruch zu sein scheint und es zukünftig eine Überarbeitung und/oder Spezifizierung bisheriger Lokomotionstypen bedarf – vor allem bezüglich der Berücksichtigung hydrodynamischer Unterschiede bei den Bewegungsformen (Lauder 2015) sowie dem sehr vielseitigen Einsatz der verschiedenen Flossen bei der Fortbewegung.

Bezüglich der Analyse der Bewegungskinetik der Fische gehen Akanyeti et al. (2016) außerdem darauf ein, dass die Bewegung des Kopfes auf die des Rumpfes abgestimmt zu sein scheint, um (1) eine optimale Effizienz bezüglich der Muskelaktivierung zu erzielen, (2) die Wahrnehmung mit dem Seitenlinienorgan im Kopfbereich zu optimieren³⁶ und (3) auch die am Kopf vorliegenden Druckunterschiede für eine energiesparendere Atmung einzusetzen. Die in letztem Punkt erwähnte Kopplung von Bewegung und Atmung (eng. *respiratory-locomotor coupling*) ist bereits von terrestrischen Lebewesen bekannt. Weiterhin erwähnen sie in ihrer Veröffentlichung einen iterativen Kontrollmechanismus der Kopfbewegung, der über die Druckreize der Seitenlinie gesteuert werden könne. Die Vermutung, dass die Seitenlinie womöglich bei der Bewegungsempfindung unterstützen kann, tätigte bereits Hoagland (1933). Die Kopplung von Sensorik und Bewegungsapparat spielt vor allem auch in der Biorobotik und der Bionik eine besondere Rolle, z.B. bei der Entwicklung autonomer Fischroboter in Kombination mit entsprechender bioinspirierter Sensorik (siehe Akanyeti et al. 2016; Lauder und Tangorra 2015; Salumäe und Kruusmaa 2013).

In den letzten Jahrzehnten wurde dahingehend auch verstärkt die Bedeutung der Flossen (vor allem der Pectoralen) für die Mechanoperzeption, also die Wahrnehmung mechanischer Reize, untersucht. Dabei zeigte sich, dass diese zur Navigation in komplexer Umgebung verstärkt sensorisch eingesetzt werden, wenn die Reize von Augen und Seitenlinie nicht verfügbar sind (Flammang und Lauder 2013). Neben ihrer Einordnung als taktile Sensoren wird ihnen auch die Funktion der Propriozeption zugeschrieben, indem durch die Auslenkung des Flossenstachels (eng. *fin ray*) Informationen über die Eigenbewegung weitergeleitet werden (Aiello et al. 2018; Williams et al. 2013). Dies Informationen können womöglich genutzt werden, um ihre Bewegungsmuster in hydraulisch komplexen Wirbelstrukturen anzupassen (Li et al. 2021).

Es zeigt sich damit, dass die Schwimmkinematik im Bereich der Ethohydraulik eine bedeutende Rolle bei der Interpretation von Verhalten spielt. Beispielsweise konnten Lehmann et al. (2016) das verschiedentliche Verhalten von Aalen gegenüber anderen Fischarten an einem Schrägrechen vor einem Turbineneinlauf über den Lokomotionstyp erklären – Aale lassen sich dabei mit einem Schrägrechen nicht leiten. Da sie für ihre eher ineffiziente Fortbewegung zumindest bei hohen Geschwindigkeiten den gesamten Körper benötigen, fällt es ihnen schwer sich nach der Kollision von einem angeströmten, halbdurchlässigen Rechen zu lösen und gegen die Strömung anzuschwimmen. Um mit kraftvollen, undulierenden Bewegungen entgegen der hohen Geschwindigkeit stromauf fliehen zu können, müssten sie zunächst einen Großteil ihres Körpers gegen die wirkende Strömungskraft von der Rechenfläche abheben. Da dies gerade aufgrund der langgestreckten Körperform oft nicht gelingt, ist Impingement (Anpressen an die Rechenoberfläche³⁷, **Abbildung 2.22**) von Aalen an Rechen vielfach zu beobachten. Dies führt an realen Anlagen in der Regel zum Tod der Tiere (für eine detaillierte Diskussion zur maximalen

³⁶ Kommentar: bisher scheinen auch noch keine möglichen klinotaktischen Mechanismen bei der Wahrnehmung des Tieres in Erwägung gezogen worden zu sein.

³⁷ Kommentar: Bei dem Verhalten spielt womöglich auch die oft erwähnte Thigmotaxis der Aale eine Rolle.

Anströmgeschwindigkeit siehe Lehmann 2019). Es zeigt sich deutlich, wie wichtig ein ganzheitliches Verständnis des Tieres ist, um dessen Verhalten erklären zu können.

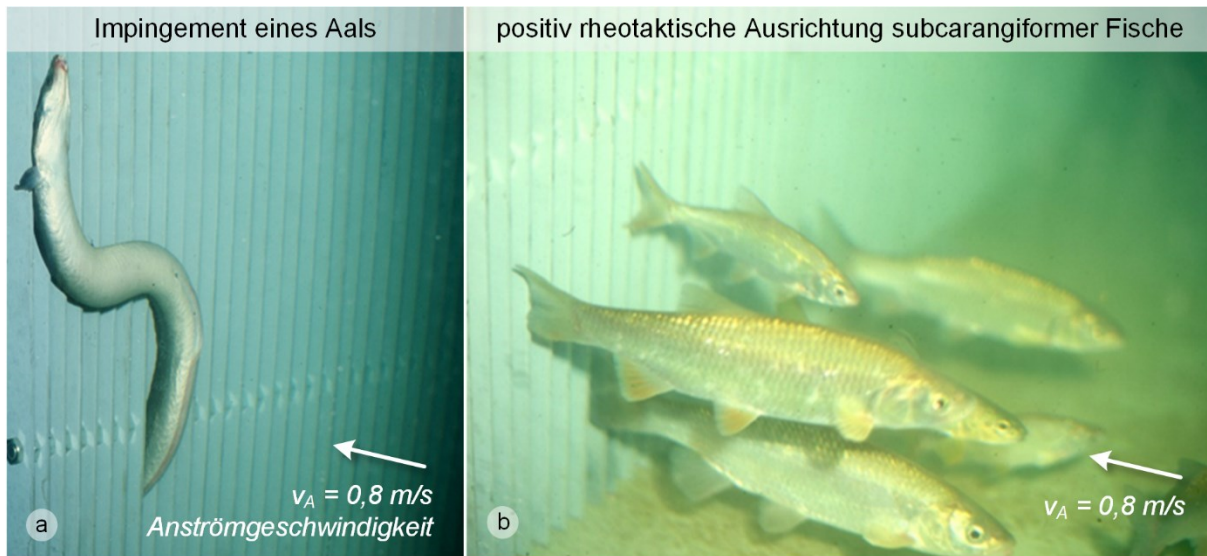


Abbildung 2.22: Fischverhalten vor einem Rechen bei einer Anströmgeschwindigkeit von 0,8 m/s (aus Lehmann et al. 2021b mit veränderten Bildern aus Adam et al. 1999 und Schwevers und Adam 2020): (a) Impingement eines Aals; (b) Subcarangiforme Fische in gleicher Situation

2.4.3 Schwimmdynamik

Während die Schwimmkinematik beschreibt, auf welche Art und Weise sich ein Fisch bewegt, findet in der Schwimmdynamik eine Betrachtung der wirkenden Kräfte statt. Die kinematischen Bewegungen der Tiere resultieren prinzipiell aus einer komplexen Interaktion zwischen den internen Kräften der Muskulatur und den externen Kräften des Fluids (Lauder und Tytell 2006) – Schwimmkinematik und -dynamik stehen folglich untrennbar miteinander in Verbindung. Wichtig ist folglich die Wechselwirkung zwischen Fisch und Strömung, weshalb neben der Analyse der Fischbewegungen meist auch eine Gegenüberstellung dieser mit der hydraulischen Situation stattfindet. Zu diesem Zweck wird in einigen Studien die Particle Image Velocimetry (PIV) genutzt (z.B. Gemell et al. 2015; Guo et al. 2022; Lauder und Tytell 2006). PIV-Messungen haben den Vorteil, dass die Bewegungen des Tieres sowie auch hydrodynamische Strukturen (z.B. Wirbel) zeitlich und räumlich hochaufgelöst analysiert werden können (siehe Abschnitt 3.4). Dadurch kann die Interaktion zwischen Fisch und Strömung genau untersucht werden. Jedoch findet dies in der Regel in Ebenen, also zweidimensional, statt, auch wenn es mittlerweile Ansätze für dreidimensionale Verfahren gibt (tomografisches/volumetrisches PIV, z.B. Adhikari und Longmire 2013). An dieser Stelle soll jedoch hervorgehoben werden, dass dabei Laser-Impulse zum Einsatz kommen, welche von in der Strömung transportiertem Material (eng. *seeding*) reflektiert werden und diese damit visualisieren. Je nach verwendeter Laserklasse können diese beim Menschen zur Netzhautablösung führen, weshalb die Messtechnik unter strengsten Sicherheitsvorschriften in einem geschützten Bereich eingesetzt wird. Da die Fische dem Laserlicht bei den Messungen unmittelbar ausgesetzt sind und Fische im Gegensatz zum Menschen nicht einmal Augenlider besitzen, kann davon ausgegangen werden, dass auch sie Augenschäden davontragen oder ganz erblinden. Daher sollte vor der Anwendung stets geprüft werden, inwieweit das Licht schädlich für die Tiere sein kann.

Wirkende Kräfte

Aufgrund ihrer Bewegung im Medium Wasser haben Fische einige Vor- und Nachteile. Durch die höhere Dichte von Wasser gegenüber Luft liegt beispielsweise ein erhöhter Auftrieb der Tiere vor, sodass sie kein starkes Skelett benötigen, um den Kräften der Gravitation entgegenzuwirken (Wootton 1990). Aufgrund ihrer Dichte, die annähernd der Dichte von Wasser entspricht, können die meisten Fische mit wenig Energieaufwand innerhalb der Wassersäule in vertikaler Richtung manövrieren, indem sie das Volumen ihrer Schwimmblase steuern (siehe z.B. Jobling 1995). Der hydrostatische Auftrieb (eng. *buoyancy*) entspricht damit der Gewichtskraft der Fische, weshalb sie im Wasser schweben (eng. *neutrally buoyant*). Fische ohne Schwimmblase müssen hingegen aktiv gegen die Strömung anschwimmen (eng. *negatively buoyant*) und mithilfe ihres Körpers und/oder ihrer Flossen einen hydrodynamischen Auftrieb (eng. *(hydrodynamic) lift*) erzeugen, um nicht auf den Grund zu sinken (Magnuson 1970; Wilga und Lauder 2000). Durch die Relativgeschwindigkeit zwischen Wasser und Fischkörper wirkt eine Kraft auf die angeströmte Fläche des Fisches – die Widerstandskraft (eng. *drag force*). Bei schräger Körper- bzw. Flossenstellung wird eine vertikale Kraftkomponente, der hydrodynamische Auftrieb, erzeugt (**Abbildung 2.23**). Die (meist pectoralen) Flossen fungieren dabei als eine Art Tragflügel (eng. *hydrofoil*), können aber auch vorrangig zum Manövrieren, Stabilisieren oder auch Bremsen genutzt werden, während die Schrägstellung des Körpers den Auftrieb erzeugt (Jobling 1995; Wilga und Lauder 2000). In jedem Fall wirkt jedoch eine Kraft, die vom Fisch gezielt genutzt wird. Die Widerstandskraft besteht weiterhin aus zwei Anteilen: aus dem Form-/Druckwiderstand (eng. *form/pressure drag*) durch die senkrecht angeströmte Fläche, der abhängig von der Größe und Form des Fischkörpers ist, und dem Reibungswiderstand (eng. *(skin) friction drag*) durch die Strömung parallel zur schuppigen Fischhaut, der wiederum von der Rauheit der Oberfläche abhängig ist (siehe Abschnitt 3.2.6).

Bei der undulierenden Bewegung beschreibt Webb (1984b) die Einteilung des Körpers in viele kleine Antriebselemente (eng. *propulsive elements*), an denen die antreibenden Kräfte angreifen (**Abbildung 2.23 b**). Die Reaktionskraft, die aus der durch Muskelkraft erzeugten Bewegung des Fischkörpers gegen den Wasserkörper (Aktion) entsteht, kann in einen in Fortbewegungsrichtung wirkenden Schub (eng. *thrust*) und eine seitlich wirkende Kraftkomponente (Seitenkraft) zerlegt werden. Die seitlich wirkende Kraftkomponente wird zum Teil durch das größere Volumen des vorderen Körperbereiches kompensiert und führt gerade bei schnellen Bewegungen zu einer größeren Bewegungsamplitude des Kopfes.

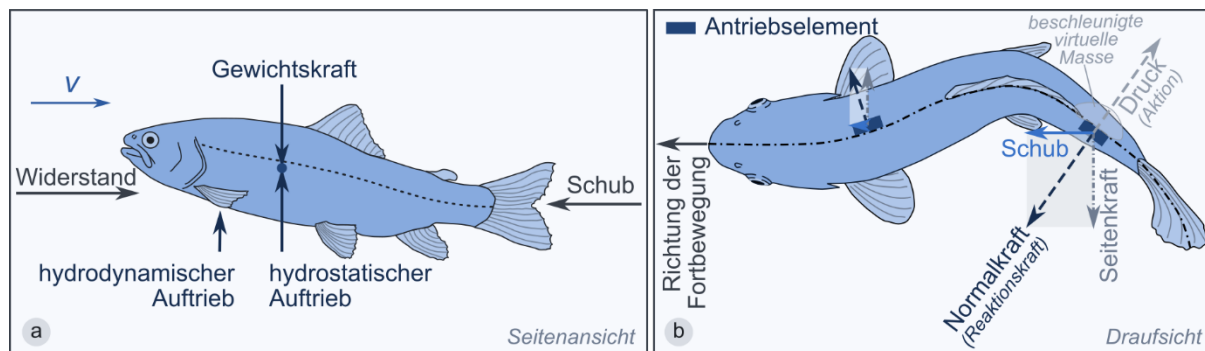


Abbildung 2.23: Stark vereinfachte Kräftebetrachtung am Fischkörper: (a) Seitenansicht; (b) Draufsicht einer undulierenden Bewegung – Zerlegung des Körpers in Antriebselemente zur Veranschaulichung des Schubes als Teil der Reaktionskraft aus der Beschleunigung einer virtuellen Wassermasse basierend auf der Theorie von Lighthill (verändert nach Webb 1984b)

Aufgrund der komplexen Bewegungsformen sowie der hydrodynamischen Strukturen ist auch eine ganzheitliche Kräftebetrachtung nicht trivial. Oft werden daher auch mehr oder weniger starke Vereinfachungen getroffen wie die angenäherte Betrachtung eines starren Tragflügels, wobei ein starrer Körper einen geringeren Widerstand aufweist als ein bewegter (Webb 1975). Zunächst wurden verschiedene theoretische Modelle aufgestellt, welche den resultierenden Schub eines Fisches bestimmen sollten. Zu den meist zitierten Modellen zählen dabei das Widerstandsmodell nach Taylor (1952) und das Reaktionsmodell nach Lighthill (1960; 1970; 1971; „*large-amplitude elongated-body theory*“). Bei ersterem wird die aus der Strömungsmechanik bekannte, klassische Formel zur Widerstandsberechnung auf Einzelelemente des Fischkörpers angewendet und bilanziert (Lauder und Tytell 2006). Das Reaktionsmodell nach Lighthill betrachtet hingegen das Wasservolumen, welches durch die Fischbewegung beschleunigt wird, als virtuelle Masse und beschreibt die wiederum auf den Fischkörper wirkende Reaktionskraft als entgegengesetzt gleich groß.

Mittlerweile werden jedoch vermehrt die bereits erwähnten messtechnischen Untersuchungen durchgeführt, bei denen die Fischbewegungen und die Strömungssignaturen simultan aufgezeichnet werden. Diese Messungen finden in kleinen, räumlich nur sehr begrenzten Schwimmkammern bzw. -tunneln statt, wobei zusätzlich der Sauerstoffgehalt aufgezeichnet wird, um gleichzeitig den Stoffwechsel (eng. *metabolism*) der Tiere untersuchen zu können. Daher werden diese Versuchseinrichtungen auch als Schwimm- oder Tunnel-Respirometer bezeichnet. Enders und Scruton (2006) beschreiben zwei Ausführungen, die mittlerweile weitverbreitet sind: eines nach Blažka et al. (1960) und eines nach Brett (1964), die in **Abbildung 2.24** schematisch dargestellt sind.

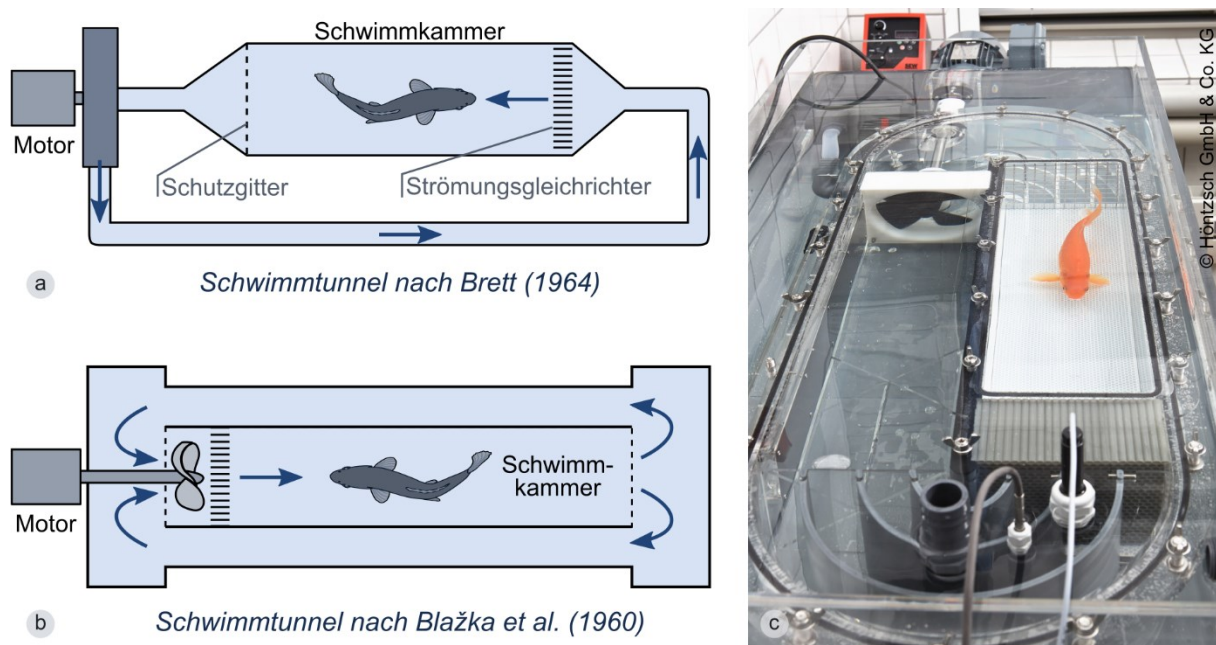


Abbildung 2.24: Schwimm-tunnel-Respirometer: (a) „Brett type“ Schwimm-tunnel; (b) „Blažka type“ Schwimm-tunnel (in Anlehnung an Beamish 1978; Enders und Scruton 2006) ; (c) Foto eines neueren Schwimm-tunnel-Modells im Einsatz (mit Genehmigung von Höntzsch GmbH & Co. KG 2023)

In den Respirometern wird folglich eine auf einen kleinen Bereich begrenzte Strömung erzeugt. Durch Einsetzen von Tieren in das System können dann verschiedene Schwimmgeschwindig-

keiten (siehe Abschnitt 2.4.4), die Stoffwechselrate und mithilfe zusätzlicher Strömungsmesstechnik die Strömungssignaturen genau untersucht werden (siehe z.B. Tack et al. 2021). Du Clos et al. (2019) berechnen in ihren Studien den Druck und die daraus resultierenden Druck- und Zug-Kräfte auf den Fischkörper und tragen diese über die Körperoberfläche auf, um den resultierenden Schub des Tieres zu bestimmen. Sie differenzieren dabei in „Zug-Schub“, „Druck-Schub“, „Zug-Widerstand“ und „Druck-Widerstand“ (eng. *pull-thrust*, *push-thrust*, *pull-drag*, *push-drag*), um zwischen bremsenden (Widerstand) und beschleunigenden (Schub) Kräften zu unterscheiden. Auch andere Untersuchungen gehen auf die sogbasierte Fortbewegung unter Nutzung lokaler Druckminima ein (eng. *suction-based propulsion*; Gemmell et al. 2015; Lucas et al. 2020; Tack et al. 2021). Relevant ist schlussendlich jedoch vor allem die Bilanz aus den außen angreifenden Druckkräften.

Neben den theoretischen Berechnungen und praktischen Messungen finden außerdem numerische Simulationen der Interaktion zwischen Fisch und Fluid am Computer statt (Fluid-Struktur Kopplung, eng. *fluid-structure interaction*), wobei es hier grundsätzlich einer Kalibrierung und Validierung des Modells bedarf (siehe z.B. Borazjani und Sotiropoulos 2010; Han et al. 2020; Li et al. 2019; Maertens et al. 2017). Auf Basis der Modelle werden dann die auf Flossen und Körper wirkenden Kräfte oder auch die aus den Bewegungen resultierenden hydrodynamischen Wirbelstrukturen genauer analysiert und die Effizienz der Schwimmkinematik verschiedener Lokomotionstypen untersucht. Ergänzend wird oft auch die mögliche Sinneswahrnehmung der Strömung durch den Fisch betrachtet.

Im Wesentlichen wird folglich zum einen untersucht, welchen Widerstand Fische beim Schwimmen durch das dichte Medium Wasser erfahren, und zum anderen, welchen Schub sie durch ihren Antrieb aufgrund ihrer schwimmkinematischen Fortbewegung erzeugen. In Abschnitt 3.2 wird noch einmal auf wesentliche hydrodynamische Grundlagen eingegangen. Da der Antrieb durch die eigene Muskelkraft erfolgt, spielt der Stoffwechsel und die Bioenergetik eine wichtige Rolle. Der Fisch wird folglich versuchen bei seiner Fortbewegung so viel Energie wie möglich einzusparen, um seine Überlebenschancen zu verbessern und damit den Fortbestand seiner Art zu sichern. Hierzu haben die Tiere verschiedene Strategien entwickelt.

Effizienz

Anknüpfend an die wirkenden Kräfte kann außerdem eine Betrachtung der mechanischen Antriebseffizienz (eng. *propulsion efficiency*) der Bewegung stattfinden. Dabei wird die resultierende Fortbewegung auf die grundsätzlich durch die mechanische Bewegung zugeführte Energie bezogen:

$$\text{Effizienz } \eta_p = \frac{\text{Output}}{\text{Input}} = \frac{\text{Schub} \cdot \text{Schwimmgeschwindigkeit des Fisches}}{\text{mittlere erbrachte mechanische Leistung}}$$

Zur Bestimmung der Gesamteffizienz muss zusätzlich die Umwandlung von chemischer in mechanische Energie der Muskeln berücksichtigt werden (Bone 1975). Umfangreiche Informationen zur Bestimmung der Antriebseffizienz sind auch in Webb (1975) zu finden. Des Weiteren wurde in verschiedenen Arbeiten die dimensionslose Fisch-Strouhalzahl (**Gleichung 2.1**) betrachtet, welche die Schwimmbewegung mit der Schwimmgeschwindigkeit des Fisches in Beziehung setzt – nimmt man es genau, wird eher die sich hinter dem Fisch entwickelnde Wirbelstraße beschrieben und nicht die Bewegung selbst (Lauder und Tytell 2006). Triantafyllou et al. (1991) schlossen daraus, dass die Wellendynamik hinter dem Fisch eine dominante Rolle bei der Schubproduktion spielt.

$$St_F = \frac{f_F a_F}{v_F} \quad 2.1$$

mit	St_F	= Fisch-Strouhalzahl	[-]
	f_F	= Schwanzschlagfrequenz (bzw. Wirbelfrequenz)	[1/s]
	a_F	= Amplitude der Schwanzspitze	[m]
	v_F	= Schwimmgeschwindigkeit des Fisches	[m/s]

Ashraf et al. (2017) beschreiben die Strouhalzahl ebenfalls als eine Art Maßzahl für die Schwimmeffizienz, da die Leistung des Fisches durch die Frequenz und die Amplitude des Flossenschlages mit der Schwimmgeschwindigkeit als Größe für den Vortrieb gegenübergestellt wird. Verschiedene Studien zeigen dabei, dass die Strouhalzahl bei einem Wert im Bereich von 0,25 bis 0,35 ihre höchste Effizienz erreicht, wobei der Wertebereich je nach Autor leicht variiert (**Abbildung 2.25**, z.B. Eloy 2012; Floryan et al. 2018; Nudds et al. 2014; Rohr und Fish 2004; Taylor et al. 2003; Triantafyllou et al. 1991).

Es zeigte sich, dass sich über längere Strecken fortbewegende Fische im genannten, optimalen Strouhalzahl-Bereich schwimmen, um eine hohe Effizienz (Kosten/Nutzen) und damit einen optimalen Schub zu erzielen, während sich bei kurzzeitigen, schnellen Manövern auch höhere Werte ergeben können (Lauder und Tytell 2006). Floryan et al. (2018) beschreiben, dass der Grund für die Nutzung dieses optimalen Bereiches bei der Fortbewegung, der sich im Laufe der Evolution in verschiedenen Spezies ausgebildet hat, noch unbekannt ist und argumentieren, dass das Optimum durch die Eigenschaften der Strömung aufgeprägt wird.

Zusammenfassend lässt sich daraus auch schließen, dass Schwanzschlagfrequenz sowie die Amplitude der Bewegung maßgeblich zur Fortbewegung beitragen und während der Beobachtung des Fischverhaltens somit auch Aussagen über die aktuelle Schwimmleistung des Fisches getätigt werden können.

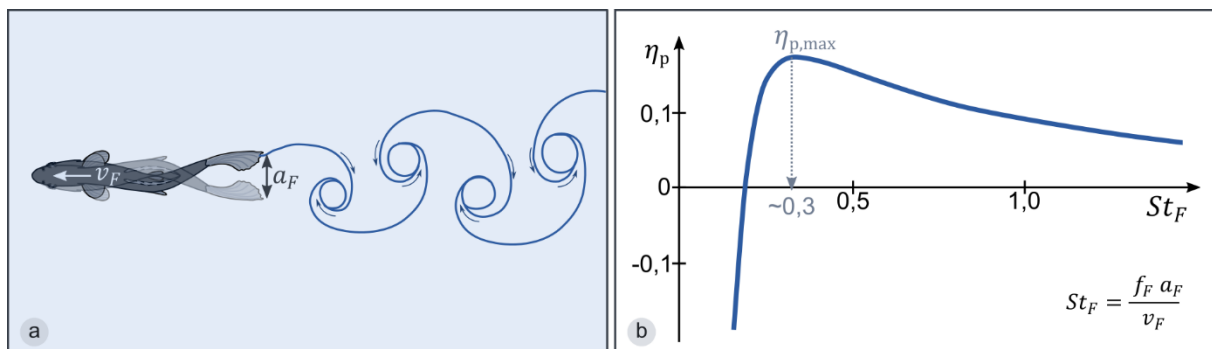


Abbildung 2.25: Zum Zusammenhang zwischen Antriebsleistung η_p und der Strouhalzahl St_F : (a) Wirbelerzeugung im Nachlauf durch Schwanzflossenschlag und Darstellung relevanter Parameter zur Bestimmung von St_F (in Anlehnung an Eloy 2012); (b) Grafische Darstellung (nachgezeichnet aus Triantafyllou et al. 1991 und Floryan et al. 2018)

Strategien zur energiesparenden Fortbewegung

Die entwickelten Strategien können unterteilt werden in morphologische Aspekte, die den Fischkörper selbst betreffen, und Verhaltensweisen, welche die Tiere gezielt ausführen, um einen verbesserten Vortrieb zu erzeugen oder den Strömungswiderstand zu reduzieren. Fish (2010) teilt die Mechanismen zum Energiesparen dabei „internen“, also auf den Fischkörper selbst bezogen, und „externen“, also unter Nutzung externer Strukturen, Energiequellen zu.

Wie bereits erwähnt, ist der tropfenförmige Körper eines Fisches selbst strömungsgünstig, wodurch sich dessen Widerstand verringert. Hinzu kommt eine Anpassung der Körperform an den jeweiligen Lebensraum (z.B. Blake und Chan 2010; Jobling 1995). Aber nicht nur die Form, die den Druckwiderstand (siehe Abschnitt 3.2.7) verringert, sondern auch die Fischhaut besitzt spezielle Anpassungen, um ebenso den Reibungswiderstand zu reduzieren.

Fische können über die Poren ihrer Haut einen reibungsmindernden Fisch-Schleim absondern (Daniel 1981; Hoyt 1975). Dieser soll vor allem bei schnellen Manövern und Sprints dazu beitragen, die Schwimmgeschwindigkeit zu maximieren (Bernadsky et al. 1993; Nachtigall 1982). Weiterhin beschreibt Bone (1975) verschiedene Mechanismen oder Strukturen auf der Haut, welche die hydrodynamischen Eigenschaften bei der Körperumströmung beeinflussen:

- Mechanismen zur *Erhaltung der laminaren Grenzschicht* durch Körperform und Bewegung, Wasserausstoß durch Kiemenöffnungen, Ausformung der Schuppen als Gleichrichter usw.;
- Mechanismen zur *Erzeugung, Begrenzung und Erhaltung der turbulenten Grenzschicht*, um die Ablösung der Strömung vom Fischkörper zu verzögern, z.B. durch Turbulatoren/Vortexgeneratoren oder Riblets (eng. *vortex generator, riblets*; Azuma 2006);
- Mechanismen zur *Nutzung selbstgenerierter Vortizität*, um den Widerstand auf die Kaudale zu minimieren oder die Wirbel direkt zu nutzen (siehe auch „*vorticity control*“ in Fish 2010).

Die ersten beiden Punkte mögen zunächst widersprüchlich klingen. Eine laminare Grenzschicht besitzt gegenüber einer turbulenten Grenzschicht einen geringeren Reibungswiderstand. Kommt es jedoch zu einer frühen Grenzschichtablösung vom Körper, erhöht sich der Druckwiderstand aufgrund der Verwirbelung hinter dem Körper deutlich. Eine turbulente Grenzschicht kann hingegen länger am Körper anliegen und hat damit einen geringeren Druckwiderstand als eine laminare Grenzschicht zur Folge (siehe Abschnitt 3.2.5). Folglich kann für den Fisch je nach Lebensraum eine laminare Grenzschicht oder eine turbulente Grenzschicht mit nach hinten verschobenem Ablösepunkt der gewinnbringendere Mechanismus sein. Webb (1971) nannte die frühere Ablösung der Grenzschicht bei der Bewegung auch als Grund für den Unterschied zwischen dem Widerstand eines starren Körpers (eng. *dead drag*) und dem eines schwimmenden Körpers (eng. *swimming drag*). Anderson et al. (2001) führten detaillierte Untersuchungen zur Grenzschicht carangiformer und anguilliformer Fische durch und beschrieben unter anderem eine Biegung der anliegenden Grenzschicht.

Neben den Anpassungen des Körpers selbst zeigen Fische weiterhin verschiedene energieeffiziente Verhaltensweisen zur Fortbewegung und zum Verharren. Zunächst nutzen Fische, die schwerer sind als Wasser und daher sinken, eine zweistufige Schwimmstrategie. Sie schwimmen in der Wassersäule schräg nach oben und lassen sich dann wiederum nach unten gleiten, bis die ursprüngliche Wassertiefe wieder erreicht ist (Weihs 1973b). Nach Weihs (1973b) kann dadurch über 50 % der Energie eingespart werden, um eine gewisse horizontale Distanz zurückzulegen. Auch das Springen aus dem Wasser, wobei sich der Widerstand aufgrund des Mediums Luft verringert, sowie das Festsaugen an anderen Lebewesen oder das Verdriftenlassen mit der Strömung kann zu den Energiesparmaßnahmen gezählt werden. Weitere klassische Strategien bestehen darin sich mit einer optimierten Geschwindigkeit und Schwimmart fortzubewegen oder unmittelbar vorteilhafte Strömungssignaturen zu nutzen (Fish 2010).

Ein klassisches Beispiel ist das Schwarmverhalten (eng. *schooling*³⁸) von Fischen, bei dem bestimmte Formationen eingenommen werden. Weihs (1973a; 1975) ging bereits umfangreich auf die Vorteile des Schwimmens im Diamant-Muster ein. Die versetzt zueinander schwimmenden Fische nutzen dabei die Wirbelschleppe der vorausschwimmenden Fische, um ihren eigenen Vortrieb zu steigern (**Abbildung 2.26**). Weiterhin findet nach Ashraf et al. (2017) bei erhöhten Schwimmgeschwindigkeiten das Phalanx-Muster Anwendung, bei dem die Fische in einer Formation parallel zueinander schwimmen und ihre Schwimmbewegungen miteinander synchronisieren. Grundsätzlich sei jedoch festzustellen, dass Fische in einem Schwarm, im Vergleich zum solitären Schwimmen, unabhängig von ihrer Position stets Energie einsparen (Hemelrijk et al. 2015; Marras et al. 2015). Dennoch zeigen Fische, die sich im stromabwärts gelegenen Bereich des Schwarms aufhalten, eine geringere Schwanzschlagfrequenz, was auf einen geringeren Energieverbrauch hindeutet (Ashraf et al. 2017; Svendsen et al. 2003). Durch das Schwimmen im Schwarm liegen folglich stets verbesserte hydrodynamische Eigenschaften vor. Wie oben bereits erwähnt, spielt das Seitenlinienorgan beim Schwarmverhalten zur Detektion der Strömungsmuster eine wichtige Rolle (z.B. Pitcher et al. 1976). Eine sehr umfangreiche Zusammenfassung zum Thema Fischeschwarm liefern auch Pavlov und Kasumyan (2000) und Pitcher und Parrish (1993).

Auf ähnliche Weise nutzen Fische außerdem Strukturen, um ihre Position in der Strömung zu halten. Hinter Zylindern bildet sich in Abhängigkeit von der Strömungsgeschwindigkeit die Kármán'sche Wirbelstraße aus, deren wechselseitige Wirbel im Gegensatz zu den von einem schwimmenden Fisch erzeugten Wirbeln in entgegengesetzter Richtung rotieren (**Abbildung 2.26**). Dass diese Strömungssignatur einen vorteilhaften Effekt auf die Schwimmbewegung des Tieres haben kann, zeigten Liao et al. (2003) und Beal et al. (2006) unter Nutzung einer toten und hinter einem Zylinder befestigten Forelle, die durch die Wirbel entgegen der Hauptströmung in Richtung des Zylinders transportiert wurde. Lebende Forellen passen ihre Körperbewegung entsprechend den Wirbelablösungen an, um mit diesen zu synchronisieren, was als *tuning* bezeichnet wird (Mogdans und Bleckmann 2012). Die Verhaltensweise selbst wird als *Kármán gaiting* bezeichnet, wobei sich ein signifikant verringertes, aber dennoch rhythmisches Muster der Muskelaktivität zeigt (Liao 2004). Weitere Verhaltensweisen, welche hydrodynamische Effekte ausnutzen, sind *bow riding* und *entrainment*³⁹. Bei beiden Verhaltensweisen wird ein in Strömungsrichtung auftretendes, positives Druckgefälle genutzt, um die Position zu halten. Bow-riding findet im Staubereich oberstromig fester Körper statt, in dem die Geschwindigkeitsenergie in Lageenergie (Druck) umgewandelt wird. Bildlich kann man sich dies gut als „Reiten auf der Bugwelle“ vor einem Schiff vorstellen, bei dem die Lageenergie durch die Erhöhung des Wasserspiegels klar sichtbar ist. Die Geschwindigkeit ist dort reduziert und der Druck erhöht, weshalb Fische diese Bereiche zum Verharren nutzen, was in verschiedenen Publikationen bereits beschrieben wurde (z.B. Fish 2010; Kerr et al. 2016; Liao 2007; Newman und Wu 1975). Entrainment oder auch Entraining tritt demgegenüber seitlich von Objekten (vertikal und horizontal) auf und bezeichnet die „Mitnahme“ des Fisches durch eine Art Region mit Sogwirkung, die aufgrund von Grenzschichtablösungen auftreten kann (z.B. Fish 2010; Kerr et al.

³⁸ In der englischsprachigen Literatur wird in Abhängigkeit von der Zusammensetzung des Schwarms bzw. Zweckverbands zwischen „*schooling*“ und „*shoaling*“ unterschieden (siehe Pitcher und Parrish 1993).

³⁹ Da es für all diese Begriffe im Deutschen bisher keine adäquate Übersetzung gibt, werden die Begriffe hier (ähnlich wie bei dem im ethohydraulischen Kontext verwendeten Begriff „Impingement“) eingedeutscht.

2016; Liao 2007; Webb 1998, siehe Abschnitt 3.2.5). Je nach Verhaltensweise zeigen die Tiere auch unterschiedliche Schwimmmarten mit mehr oder weniger stark ausgeprägten Ganzkörper- oder Flossenbewegungen (vgl. Liao 2007).

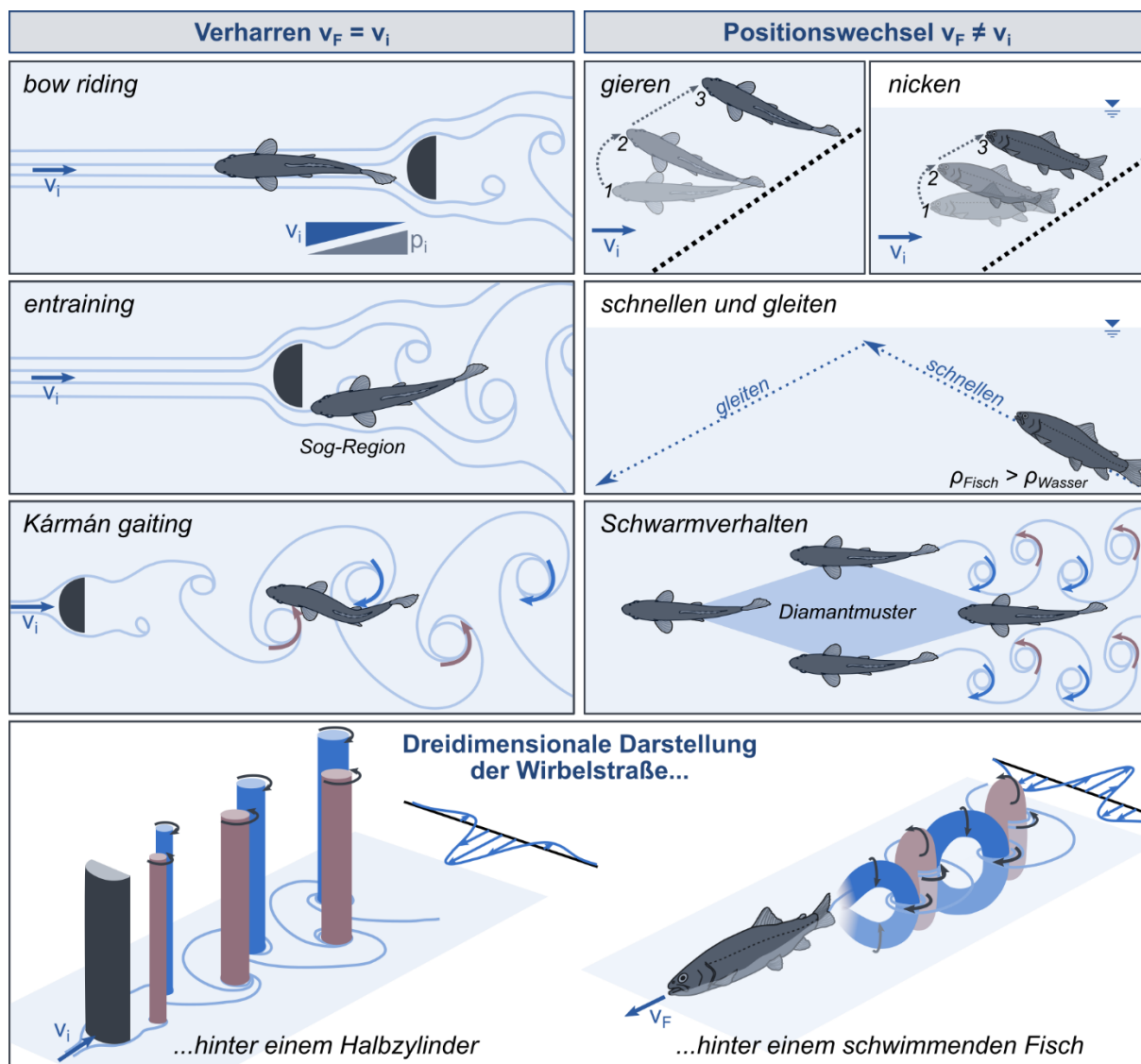


Abbildung 2.26: Strategien zum Verharren (oben links) oder zur energieeffizienten Fortbewegung (oben rechts); es sollte dabei stets berücksichtigt werden, dass Wirbel dreidimensionale Strukturen darstellen (unten), sodass manche Strukturen zwar in einer Ebene Ähnlichkeiten zeigen, jedoch in anderen Ebenen völlig andere Ausprägungen aufweisen können. Des Weiteren ist das Geschwindigkeitsprofil der Wirbelbewegungen (ohne mittlere Strömungskomponente) für die Hauptströmungsrichtung für die Wirbelstraße hinter einem Halbzylinder und einem schwimmenden Fisch dargestellt. Hierbei wird deutlich, warum Fische hinter Zylindern mittig und im Diamantmuster seitlich versetzt schwimmen: um die Rotationsrichtung der Wirbel zum Vortrieb zu nutzen. (Zusammenstellung in Anlehnung an Abbildungen aus Eloy 2012; Lehmann et al. 2021b; Liao 2007; Weihs 1973a; Weihs 1973b)

Was bisher selten in diesem Zusammenhang erwähnt wurde, ist das Manövrieren oder Steuern der Bewegung durch gezieltes Kippen des Körpers, wodurch eine energiesparende, seitliche oder vertikale Bewegung hervorgerufen wird. Diese Verhaltensweisen werden entsprechend ihrer Rotationsbewegungen als Gieren und Nicken (teilweise auch als Stampfen) bezeichnet (z.B. Bensing et al. 2022c; Lehmann et al. 2016). Das Funktionsprinzip ist dabei dasselbe wie bei der

oben bereits beschriebenen Nutzung des dynamischen Auftriebs und kann durch Kräftezerlegung am Fischkörper (tangentele und senkrechte Komponente) verdeutlicht werden. All diese Verhaltensweisen sowie die Stärke der Ausprägung hängen jedoch entscheidend von der Strömungsgeschwindigkeit ab.

Das Verständnis zur Dynamik des Fisches in der Ethohydraulik ist folglich wichtig, um zu verstehen, wie ein Fisch die durch die Strömung induzierte Kraft nutzt, um sich energiesparsam fortzubewegen. Aus den obigen Analysen wird bereits deutlich, dass in der schwimmdynamischen Betrachtung, welche Widerstand und Schub bilanziert, die auf den Fischkörper wirkende Druckkraft bestimmt wird, worauf im Laufe der Arbeit noch einmal näher eingegangen wird. In der Ethohydraulik scheint sich hingegen ein Ansatz etabliert zu haben, der schnell zu falschen Annahmen und Interpretationen führt. Dies betrifft die Zerlegung des Geschwindigkeitsvektors am Schrägrechen in eine tangentele und eine senkrechte Komponente, wobei interpretiert wird, der Fisch nehme eine tangentele Geschwindigkeit wahr. Lehmann (2019) versuchte bereits dieses Missverständnis aufzuklären, indem er die Relevanz der unmittelbar auf den Fisch wirkenden Kraft und deren Zerlegung unmittelbar am Fischkörper hervorhob.

2.4.4 Schwimmleistung und -geschwindigkeiten

In Abhängigkeit von der Fischart sowie des Alters oder der Größe besitzen Fische ein unterschiedliches Leistungsvermögen. Da gerade die Fischlänge eine besondere Rolle spielt, werden die Schwimgeschwindigkeiten meist in Fischlängen L_F pro Sekunde s angegeben (DWA 2014). Die für den Fisch verfügbare Energie (in Abhängigkeit von internen und externen Faktoren) wird mithilfe der Muskelkontraktion in eine Vorwärtsbewegung umgesetzt (Lucas und Baras 2001).

Die Schwimgeschwindigkeiten werden in verschiedene Klassen eingeteilt, die nicht nur das Verhalten der Tiere widerspiegeln, sondern auch deren biochemische Stoffwechselprozesse (z.B. Enders und Scruton 2006; Jobling 1995). Diese sind in **Tabelle 2.1** und **Abbildung 2.27** aufgeführt, wobei Webb (1975) in seinem umfangreichen Werk beschreibt, dass auch Übergangsniveaus zwischen den einzelnen Klassen gebildet werden können, innerhalb derer Fische ein sehr vielseitiges Verhalten zeigen können. Grundsätzlich spielen bei der Schwimmleistung allerdings verschiedenste Faktoren eine wichtige Rolle und beeinflussen somit die Leistung des Tieres. Der Stoffwechsel ist abhängig von der Körpertemperatur, die wiederum bei den wechselwarmen Fischen von der Außentemperatur, dem verfügbaren Sauerstoff sowie anderen chemisch-physikalischen Umwelteinflüssen und dem Nährstoff-/Nahrungsangebot bestimmt wird (u.a. umfangreich diskutiert in Beamish 1978; Cano-Barbacid et al. 2020; Castro-Santos et al. 2022; MacNutt et al. 2006; Schmidt-Nielsen 1977; Wootton 1990). Auch der Lokomotionstyp, also die Art und Effizienz des Antriebs, beeinflusst die verschiedenen Geschwindigkeiten.

Tabelle 2.1: Einteilung der Schwimmgeschwindigkeiten (Informationen aus Bainbridge 1960; Beamish 1978; DWA 2014; Enders und Scruton 2006; Videler 1993; Webb 1975; Webb 1994)

	Dauerschwimmgeschwindigkeit (eng. <i>sustained</i> oder <i>cruising speed</i>)	gesteigerte Schwimmgeschwindigkeit (eng. <i>prolonged speed</i>)	Sprintgeschwindigkeit (eng. <i>burst speed</i>)
Zeit, innerhalb der die Geschwindigkeit aufrechterhalten werden kann, bevor muskuläre Ermüdung (Fatigue) eintritt	mindestens 200 min	1 min bis 200 min (Enders und Scruton 2006) 15 s bis 200 min (Webb 1975) 20 s bis 200 min (Beamish 1978; Tudorache et al. 2013)	< 15 s bis 30 s (Enders und Scruton 2006) < 15 s (Webb 1975) < 20 s (Beamish 1978; Tudorache et al. 2013)
Stoffwechsel	aerob	vorrangig aerob	anaerob
zur Bewegung eingesetzte Muskulatur	langsam kontrahierende, rote Muskulatur (gut durchblutet und kann Sauerstoff aufnehmen)	vorrangig rote Muskulatur, aber auch weiße und rosa Muskulatur	schnell kontrahierende, weiße (und rosa) Muskulatur
angenäherte Werte der Schwimmgeschwindigkeiten in Fischlängen pro Zeit (für subcarangiforme und carangiforme Schwimmer*)	<2 L _F /s (Jens et al. 1997 zitiert nach DWA 2014) < 3 L _F /s (Videler 1993) < 3-4 L _F /s (Bainbridge 1960)	4 bis 5 L _F /s (Jens et al. 1997 zitiert nach DWA 2014) 6 L _F /s (Videler 1993)	10 L _F /s sowie (Bainbridge 1960; Jens et al. 1997 zitiert nach DWA 2014) 15 bis 20 L _F /s für kleinere Fische (Jens et al. 1997 zitiert nach DWA 2014) 9 bis 12 L _F /s für kleine Salmoniden, Cypriniden und Perciden sowie 4 bis 9 L _F /s für die meisten anderen Fische (Blaxter 1969 zitiert nach Webb 1975) > 7 L _F /s (Videler 1993) 20 L _F /s (Beamish 1978)
Verhaltensweisen, welche in den verschiedenen Geschwindigkeiten ausgeführt werden	Routine-Verhalten (Nahrungssuche, Verharren, Erkundung), Langstreckenwanderung, Schwarmverhalten	Periodisches Schwimmen mit Einheiten aus Dauerschwimmen und kurzen Sprints	Sprint (hohe stationäre Schwimmgeschwindigkeit), Beschleunigungen (hohe instationäre Schwimmgeschwindigkeit), z.B. für die Flucht vor Räubern oder vor ungünstigen Strömungssituationen oder beim Beutefang

* nach Webb 1975 weichen die Werte anguilliformer Schwimmer stark von den obigen Werten ab und sind stark größenabhängig. Er zitiert Blaxter (1969) für die Sprintgeschwindigkeit eines 60 cm langen Aals von 3 L_F/s.

rheoaktive Geschwindigkeit (eng. *rheoactive speed*) ...

...als unterer Grenzwert, ab dem Fische sich positiv rheotaktisch nach dem Strömungsreiz ausrichten (Grenzwerte für verschiedene Fischarten sind z.B. in Adam und Lehmann (2011) zu finden);

kritische Geschwindigkeit (eng. *critical speed*):

Beamish (1978) beschreibt dies als eine Spezialkategorie der gesteigerten Schwimmgeschwindigkeit, die erstmalig von Brett (1964) definiert wurde und als maximale Geschwindigkeit definiert wurde, die ein Fische für eine bestimmte Zeit aufrechterhalten kann. Die Ermittlung findet im Labor statt und unterliegt vorgegebenen Berechnungsgrundlagen (siehe z.B. Beamish 1978; Videler 1993; Webb 1975).

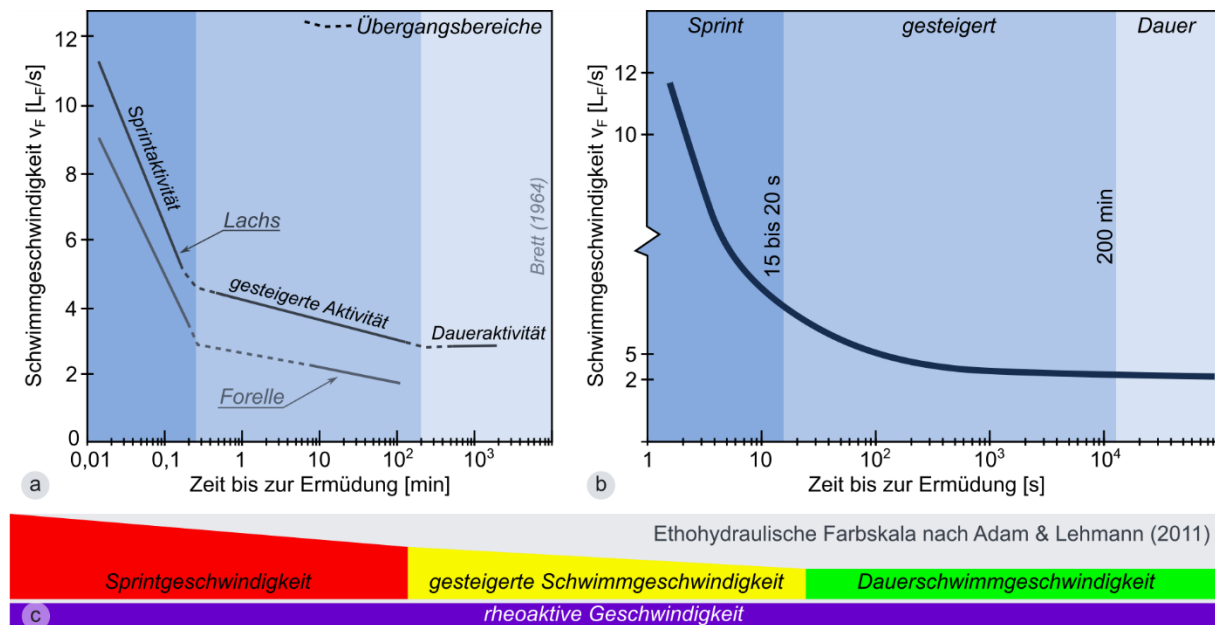


Abbildung 2.27: Geschwindigkeits-Fatigue-Kurven: (a) Ursprünglich für den Lachs und die Forelle aufgestellte Kurve von Brett (1964) mit Daten aus Bainbridge (1960; 1962), die u.a. von Beamish (1978), Webb (1975) und Wu et al. (1975) übernommen wurde; (b) „universale Kurve“ mit nicht maßstäblicher Ordinate in Anlehnung an Dumont et al. (2005); (c) oft bei der Auswertung von Messdaten oder numerischen Simulationen verwendete ethohydraulische Farbskala nach Adam und Lehmann (2011) – vgl. **Abbildung 2.19**

Die Bestimmung von Grenzwerten zwischen den einzelnen Geschwindigkeitsklassen wird immer wieder als sehr schwierig und komplex beschrieben und die angewendeten Methoden stehen oft in der Kritik. Die meisten Werte wurden bisher für subcarangiforme Arten aufgestellt. Bei den Untersuchungen finden unter anderem die bereits erwähnten Respirometer (**Abbildung 2.24**) Anwendung, wobei es noch weitere Ausführungen gibt, die z.B. in Beamish (1978) und Ellerby (2013) beschrieben wurden. Die Versuche werden als „gezwungene Aktivität“ eingeordnet, da der Fisch gegen die induzierte Strömung anschwimmen muss, während in anderen Studien die „spontane Aktivität“ in einer vordefinierten Situation beobachtet wird (Beamish 1978; Kotschal und Essler 1995). Bei der Analyse kritischer Geschwindigkeiten wird die Strömungsgeschwindigkeit in den Versuchseinrichtungen schrittweise erhöht und der Fisch muss gegen diese anschwimmen, bis muskuläre Ermüdung (Fatigue, eng. *fatigue*) eintritt. Als Ermüdung definiert Jobling (1995), wenn ein Fisch „zusammenbricht“ und nicht länger gegen die Strömung anschwimmen kann. Näheres zum Versuchsablauf und der genauen Bestimmung des Grenzwertes der kritischen Geschwindigkeit ist unter anderem in den umfangreichen und empfehlenswerten Literaturanalysen sowie Untersuchungen von Beamish (1978), Videler (1993) und Webb (1975) zu finden.

Verschiedene Autoren kritisieren die Methoden zur Bestimmung der kritischen Geschwindigkeit (z.B. Peake und Farrell 2006; Remen et al. 2016; Tudorache et al. 2013). Genannt wird dabei oft, dass Fische aufgrund der geringen Größe der Versuchseinrichtung nicht ihre volle Bandbreite möglicher Schwimmmarten ausüben können und daher nicht ihre maximalen Schwimmgeschwindigkeiten erreichen. Dies wurde im direkten Vergleich zwischen Messungen in großen und kleinen Laborrinnen bereits belegt, da sich bei großen Laborrinnen höhere Grenzwerte ergaben. Im Vergleich zu den Diagrammen in **Abbildung 2.27** ergeben sich bei der Darstellung

verschiedener eigener Messdaten von Castro-Santos et al. (2022) wesentlich höhere Werte. Daher ist es strittig, inwieweit die bisher oft verwendeten Werte in Frage zu stellen sind. Hier ist eine detaillierte Diskussion nötig. Auch die Blockade eines großen Anteils des durchströmten Querschnitts durch den Fisch, was meist durch einen zusätzlichen Faktor berücksichtigt wird, spielt eine Rolle, da die Strömungsverhältnisse dadurch stark beeinflusst werden. Die meist recht engen Versuchseinrichtungen weisen folglich auch sehr unnatürliche Bedingungen auf. Es entstehen durch die Gleichrichtung der Strömung meist nur kleine Mikrowirbel und entsprechend ist keine Ähnlichkeit mit Situationen, denen die Fische in der Natur ausgesetzt sind, gegeben. Neuere Untersuchungen haben daher einen weiteren Ansatz entwickelt, bei dem die Geschwindigkeit betrachtet wird, für die der Fisch seine Schwimmarbeit ändert (eng. *gait transition*). Bei hohen Geschwindigkeiten ist nämlich oft ein alternierendes Schwimmen zwischen kurzen Sprints gefolgt von einer Gleitphase zu beobachten, was einen energiesparenden Mechanismus darstellt (Peake und Farrell 2006; Tudorache et al. 2013). Gerade zur Wanderung über lange Strecken und den zugehörigen Geschwindigkeiten finden aber auch Freilanduntersuchungen bspw. unter Nutzung von Telemetrie (siehe Abschnitt 2.5) Anwendung (Beamish 1978; Lucas und Baras 2001). Der Vorteil der Laboruntersuchungen unter Nutzung der Respirimeter-Schwimmtunnel liegt jedoch in der Möglichkeit der ergänzenden Betrachtung der Stoffwechselprozesse im abgeschlossenen System, wobei auch mithilfe von Implantaten (telemetrische Elektromyographie oder Biologger) detaillierte Einblicke in die inneren Prozesse, wie z.B. die Muskelaktivität der Fische, getätigt werden können (siehe Cooke et al. 2004 und 2013; Williams et al. 2020). Bei der Leistungsanalyse von Fischen spielt die Bioenergetik, die sich mit der Energieumwandlung im Körper beschäftigt, eine große Rolle. Im Rahmen dieser Arbeit kann jedoch nicht näher darauf eingegangen werden.

Einige Wissenschaftler haben außerdem einen Zusammenhang zwischen der Schwimmkinematik und der Schwimmgeschwindigkeit aufgestellt, wobei gerade die Schwanzschlagfrequenz eine gute Übereinstimmung zwischen Messung und Theorie zeigt (Bainbridge 1958; Videler 1993; Wardle und Videler 1980). Die Strecke, die innerhalb eines Schwanzflossenschlages zurückgelegt wird, wird im Englischen als *stride length* bezeichnet, was im Deutschen mit Schrittlänge übersetzt werden kann und von Videler (1993) mit circa 0,71 Fischlängen L_F angegeben wird. Daraus ergibt sich umgerechnet eine Schwimmgeschwindigkeit des Fisches von:

$$v_F = 0,71 \cdot f_F \cdot L_F \quad 2.2$$

mit	v_F	= Schwimmgeschwindigkeit des Fisches	[m/s]
	f_F	= Schwanzschlagfrequenz (bzw. Wirbelfrequenz)	[1/s]
	L_F	= Fischlänge	[m]

Neben den bereits beschriebenen Geschwindigkeitsklassen wird die rheoaktive Geschwindigkeit oft als untere Grenze angesehen – gerade dann, wenn es darum geht, bestimmten Geschwindigkeitsbereichen Verhaltensweisen von Fischen zuzuordnen. Diese reproduzierbare Verknüpfung von externem Reiz und Fischreaktion wird als ethohydraulische Signatur bezeichnet (Adam und Lehmann 2011, siehe **Abbildung 2.19**). Erst ab der rheoaktiven Geschwindigkeit richtet sich das Tier aktiv nach der Strömung aus und orientiert sich danach. Wie oben bereits erwähnt, sind die Grenzwerte artspezifisch und hängen sowohl von sinnesphysiologischen Aspekten (Wahrnehmungsgrenze) als auch von der inneren Disposition des Tieres ab. Arnold (1974) spricht von rheotaktischen Grenzwerten im Bereich von 0,03 bis 10 cm/s für verschiedene Fischarten, wobei die Untergrenze nach seinen Erkenntnissen stark von dem als Referenz eingesetzten Sinnessystem abhängt (vgl. **Abbildung 2.14**). Bei optischer Referenz lag der

Grenzwert im Vergleich zur taktilen Referenz niedriger. In Versuchen mit unterschiedlich starken Strömen bei Elritzen konnte Dykgraaf (1933) eine positive Ausrichtung bei Geschwindigkeiten von 0,1 bis 0,15 m/s verzeichnen, was gut mit anderen Literaturangaben übereinstimmt (siehe z.B. Adam und Lehmann 2011).

Das Verständnis von der Schwimmleistung und die Kenntnis definierter Grenzwerte der Schwimgeschwindigkeit ist für den Bau funktionstüchtiger Wanderhilfen für Fische unerlässlich. Nur so kann die Auffindbarkeit und auch Passierbarkeit der Anlagen und damit die Durchgängigkeit gewährleistet werden. Gerade die Turbulenz bzw. deren Einfluss auf die Leistungsfähigkeit der Tiere findet immer häufiger Beachtung und ist bis heute noch nicht verstanden.

2.5 Beobachtungstechnik und Analyse

„Die Datenerhebung durch direktes Beobachten und Experimentieren und die damit verbundene gut geplante Datenaufnahme mit Tieren im Freiland oder im Labor bleibt ein zentraler Kern der Verhaltensforschung.“ (Naguib und Krause 2020) Folglich ist dies auch ein zentraler Aspekt bei ethohydraulischen Untersuchungen. Mittlerweile hat sich eine Vielzahl verschiedener Untersuchungs- und Auswertemethoden etabliert. Da sich die Methoden je nach Einsatzbereich, Genauigkeit und Zielsetzung sehr stark unterscheiden können, wird hier zunächst eine allgemeine Beschreibung der Rahmenbedingungen gegeben. **Tabelle 2.2** gibt eine Übersicht über aktuell vorhandene Verfahren und Methoden sowie deren mögliche Zielgrößen.

Es kann zwischen wesentlichen Untersuchungszielen unterschieden werden, die gerade auch in ihrer Genauigkeit und der räumlichen und zeitlichen Auflösung sehr stark differieren. Im Bereich der Grundlagenforschung werden klein- und großräumige Verhaltensanalysen zu hydraulisch-reaktiven Zusammenhängen im Labor und Freiland durchgeführt. Im anwendungsbezogenen Bereich der Ethohydraulik stehen die Untersuchungen direkt im Zusammenhang mit wasserbaulichen Planungen, die als Ausschnittsmodelle im Labor nachgebildet werden. Hier kommt es eher auf eine zeitlich und räumlich hoch aufgelöste Analyse an, in der ethologische und hydraulische Komponenten gegenübergestellt werden. Während im Labor dafür eher Sichtbeobachtungen und kameragestützte Methoden mit anschließender Bildverarbeitung in Frage kommen, wird im Freiland auf Transponder- und Sonartechnologie gesetzt, um die Bewegungen der Tiere aufzuzeichnen.

Des Weiteren können Qualitätssicherungen und Funktionsprüfungen von Anlagen zu Verbesserung der Durchgängigkeit durchgeführt werden, wenn diese technisch im Freiland umgesetzt wurden. Dieses Monitoring wird in der Regel in etwas gröberer Auflösung durch Zählanlagen und Markierungen durchgeführt. Geht es allgemein um Fischbestandsanalysen, was die Ethohydraulik eher dahingehend betrifft, dass nicht durchgängige wasserbauliche Anlagen der Grund für eine Bestandsminimierung sein kann, werden verschiedene Fangmethoden genutzt oder zum Teil auch eDNA-Untersuchungen durchgeführt. Die genannten Punkte fließen dabei auf unterschiedliche Weise in die drei Phasen ethohydraulischer Untersuchungen ein. Bei den verschiedenen Verfahren wird in der Literatur oft zwischen invasiven und nicht invasiven sowie fangabhängigen und fangunabhängigen Methoden unterschieden, wobei die Untersuchung eines möglichst unbeeinflussten, natürlichen Verhaltens der Tiere angestrebt wird. Da die Methoden zur Qualitätssicherung und Funktionskontrolle im Freiland im Rahmen dieser Arbeit nur

eine untergeordnete Rolle spielen, wird hier nicht weiter darauf eingegangen und auf weiterführende Literatur wie z.B. Lucas und Baras (2000; 2001), Schmalz et al. (2015) sowie DWA (2005; 2014; 2021) verwiesen.

Eine umfangreiche Darlegung zu elektronischen Tags, die unter anderem auch im Labor eingesetzt werden können, liefern Thorstad et al. (2014) und Cooke et al. (2013). Hier kann zwischen Methoden unterschieden werden, die Daten fernübertragen können (Telemetry) oder bei denen die Tiere eingefangen werden und die Datenträger dann ausgelesen werden müssen (Logging). PSAT ist eine Mischung aus Telemetry und Logging, da die Daten zunächst gespeichert werden und sich der Tag zu einem gewissen Zeitpunkt vom Tier löst und an die Oberfläche schwimmt. Dann können die gespeicherten Daten über einen Satelliten übertragen werden. Je nach Verfahren können neben reinen Positionsdaten auch Umweltparameter aufgezeichnet werden. Da die Tags an Tieren entweder äußerlich befestigt oder implantiert werden, wird in der Regel die Vorsilbe „Bio“ (Biologging, Biotelemetry) verwendet. Bei entsprechender Sensorik können außerdem physiologische Daten des Tieres, wie z.B. Herzfrequenz, Muskelaktivität oder Temperatur, geloggt bzw. übertragen werden (Biologger: z.B. Brijs et al. 2019; Muller et al. 2020; Ren et al. 2022; Biotelemetry: z.B. Cooke et al. 2004; Alexandre et al. 2013 – letztgenannte korrelierten die Muskelaktivität und die Schwimmgeschwindigkeit). Dies kann dazu dienen das Tierverhalten besser zu interpretieren und neben einer reinen Datenkorrelation womöglich auch eine Kausalität ableiten zu können. Neben der stetigen Sensorentwicklung, die wiederum in immer größeren zu verarbeitenden Datenmengen resultieren, ist die Weiterentwicklung der anschließenden Datenverarbeitung ggf. unter Nutzung von Machine-Learning-Algorithmen unumgänglich (Williams et al. 2020).

Im Freiland werden für die kleinräumige Beobachtung von Fischverhalten aufgrund von Trübung und Dunkelheit oft Sonare eingesetzt, die mit akustischen Signalen arbeiten. Vor allem bildgebende (eng. *imaging*) Sonare, die auch als akustische Kameras bezeichnet werden, besitzen einen hohen Detaillierungsgrad – wenn auch nur ein geringes kegelförmiges Sichtfeld. Die anschließende Auswertung der Daten ist jedoch komplex. Einen übersichtlichen Einstieg in die Grundlagen der Sonartechnologie zur Beobachtung von Wanderfischen liefern unter anderem Martignac et al. (2015).

Es zeigt sich, dass die Möglichkeiten zur Auswertung extrem vielseitig sind: sowohl bezüglich der Ergebnisparameter als auch bezüglich der einzusetzenden Technik. Ebenso variieren die Methoden im zeitlichen sowie im räumlichen Maßstab, von kurzer Räuber-Beute-Interaktion (Adhikari und Longmire 2013) bis hin zu monatelangen Wanderungen über mehrere hundert Kilometer Flusslänge (Adam et al. 2019b). Lucas und Baras (2001) formulieren an dieser Stelle bezüglich Fischbeobachtungen im Labor und Freiland sehr passend: „Es muss immer ein Kompromiss gefunden werden zwischen der Genauigkeit der gesammelten Informationen, der Dauer der Untersuchung, der Anzahl der Fische, von denen die relevanten Informationen gesammelt werden, der Störung durch die Methode und dem Budget, das zur Verfügung steht.“ [übersetzt aus dem Englischen]

Im Folgenden wird kurz auf einzelne Aspekte eingegangen, die im Rahmen der Laboruntersuchungen für diese Arbeit von Bedeutung sind.

Tabelle 2.2: Auflistung der Beobachtungstechniken zum Fischverhalten im Labor und Freiland mit Nennung möglicher Einsatzbereiche; x = möglich; (x) = unter bestimmten Voraussetzungen oder eingeschränkt möglich; „leer“ = nicht möglich; kr = kleinräumig bzw. unter Laborbedingungen möglich (leicht verändert nach Lehmann et al. 2021b)

Beobachtungstechniken zum Fischverhalten im Labor und Freiland		Mögliche Zielgrößen bei der Anwendung verschiedener Beobachtungstechniken		Detaillierte Bewegungsmuster und Schwimmkinematik	Nachverfolgung genauer Schwimmpfade	Zählen von Querschnittspas-sagen im Gewässer	Bestimmung großräumiger Wanderrou-ten	Schadensbeurteilung durch wasserbau-liche Anlagen	Fischbestandsanalysen	Physiologische und Umweltparameter	
Direkte Sicht-Beobachtung	Forschungslabor			(x)							
	Sichtfenster in Anlagen im Freiland			(x)							
Kamerage-stützte Me-thoden + Bildverarbei-tung	Time of Flight (ToF)			x	x/kr						
	Structured Light										
	Stereo Vision										
	Particle Image Velocity (PIV)										
Zählungen	Hand-zählungen	Hamen und Reusen				x		x	x		
		Elektro-befischung									
	Automatische Zähl-systeme	Widerstands-zähler									
		Laser-zähl-system					x			(x)	
		Infrarot-zähl-system									
Video-zähl-system											
	Rechengutkontrolle (tote Tiere)							x			
Markierungen und Wieder-fang	Individuelle Kennzeich-nun-gen	Färbung									
		Verstümmelung									
		Tattoos						x			
		Bar-Codes									
	Spezielle Tags	Ballon-Tag mit Sensor/ HI-Z Turb'n Tag®						x		(x)	
	Biologging	Data Storage Tag (DST) oder Archival Tag			x	x	(x)			x	
Transponder-technologie/ elektrische Telemetry	passiv	PIT-Tag				x	x				
		Radiotelemetry			(x)	x	(x)				
	aktiv	Akustische Telemetry									
		EMG-Telemetry					x				x
	Biotelemetry (aktiv)	Pop-up Satellite Archi-val Tag (PSAT)			x	x	(x)			x	
Sonar-technologie/ „akustische Kameras“	Single-Beam Sonare					x					
	Split-Beam Sonare					x					
	Dual-Beam Sonare						x				
	Multibeam (bildgebende) Sonare				(x)	x/kr	x				(x)
Umwelt-DNA/ eDNA							(x)			x	

2.5.1 Sichtbeobachtung und Protokolle

Tinbergen (1963) hob bereits deutlich hervor, dass das Beobachten ein wichtiger Baustein der Ethologie ist. Er schrieb, dass eine Zusammenarbeit von Naturforschern, Beobachtern und auch Experimentatoren von großer Bedeutung ist. Und so gilt auch in der Ethohydraulik, dass die Sichtbeobachtung selbst nicht vollständig durch Technik im Labor ersetzt werden kann. Zum einen hat das menschliche Gehirn eine enorme Auffassungsgabe und zum anderen kann durch, räumlich begrenzte Videoaufnahmen oder gar Fotos meist nicht der gesamte Zusammenhang wiederhergestellt werden. Genaue Informationen zur Planung der Lebendtierversuche, wie z.B. der Versuchsdauer, dem Versuchsablauf, dem richtigen Umgang mit den aquatischen Tieren, den notwendigen Laboreinrichtungen, sind u.a. in Adam und Lehmann (2011), Adam et al. (2013) und Böckmann (2020) zu finden.

Bei den Sichtbeobachtungen werden weiterhin Protokolle erstellt, die das Gesehene festhalten sollen. Als Basis dienen hierbei in der Regel sogenannte Ethogramme, „die das Gesamtrepertoire und die unterschiedlichen Ausdrucksformen sämtlicher Verhaltensweisen verzeichnen, über das ein Individuum bzw. eine Art verfügt.“ (Adam und Lehmann 2011) In der Literatur findet man zwar ein großes Spektrum verschiedenster Begriffe und Beschreibungen für bestimmte hydraulisch-reaktive Verhaltensweisen von Fischen, jedoch nach bestem Wissen nicht in diesem Detaillierungsgrad, dass es einem Ethogramm gleichkäme. Dies ist womöglich auch der Grund dafür, warum es teils für eine scheinbar gleiche Verhaltensweise mehrere Begriffe gibt. Daher ist der Experimentator aktuell gezwungen durch Vorversuche ein mögliches Spektrum an Verhaltensweisen zu identifizieren und auszuarbeiten sowie auf das Wissen aus eigenen vorherigen Untersuchungen zurückzugreifen. Da die Ethohydraulik das Verhalten vorrangig im Zusammenhang mit Strömungsreizen und wasserbaulichen Strukturen betrachtet, spielen, wie oben bereits erwähnt, das (hydraulisch-reaktive) Orientierungsverhalten (siehe Abschnitt 2.3) sowie die Fortbewegung (siehe Abschnitt 2.4) die wichtigste Rolle. Diese können wiederum in verschiedene Unterkategorien untergliedert werden: für das Orientierungsverhalten z.B. das rheotaktische Verhalten (siehe **Abbildung 2.13**) und für die Fortbewegung z.B. Verhaltensmuster zum Einsparen von Energie (siehe **Abbildung 2.26**). Wichtig ist dabei vor allem die wertungsfreie Beschreibung des Verhaltens. Auch die Differenzierung zwischen strömungsbedingtem und angstbedingtem Verhalten (z.B. Thigmotaxis) ist für die Auswertung relevant.

Um Versuchsleitereffekte (eng. *observer bias*) zu vermeiden, ist es wichtig klare Definitionen von Verhaltensweisen vor der Versuchsdurchführung aufzustellen. Auch das Dokumentieren der Beobachtungen durch mehrere Personen sowie eine statistische Auswertung können dabei helfen subjektive Einflüsse zu verringern (Naguib und Krause 2020). Oft werden in der Ethohydraulik sogenannte Ad-libitum-Protokolle erstellt, die neben zählbaren Ereignissen auch sonstige Geschehnisse („die Urinformation“) enthalten und damit eine präzise Rekapitulation des Versuchsablaufs ermöglichen (Adam und Lehmann 2011). Es gibt folglich keinerlei exakte Vorschriften darüber, was zu welchem Zeitpunkt aufgezeichnet wird. „Die Datenaufnahme beschränkt sich eher auf das, was sichtbar oder relevant ist.“ (Kappeler 2017) Bei gut ausgearbeiteten Protokollen kann im Anschluss an die Versuche eine detaillierte Auswertung erfolgen. Dazu ist es sinnvoll, bereits vor dem eigentlichen Versuch genau zu überlegen, was man untersuchen möchte und die Protokolle entsprechend vorzubereiten (Böckmann 2020). Hierbei sind u.a. folgende wesentliche Punkte zu nennen (Adam und Lehmann 2011; Kappeler 2017):

- Aufnahme aller Randbedingungen des Versuchs und eindeutige Benennung: z.B. hydraulische, biologische, physikalische Größen zum Setup
- Festlegen qualitativer sowie quantifizierbarer Informationen
- Aufnahmeregeln: z.B. Ad-libitum-Protokoll eines Fokustieres oder einer Gruppe
- Aufzeichnungsregeln: kontinuierliche oder zeitabhängige Aufzeichnung
- Methoden und Hilfsmittel: z.B. Kameratechnik

Neben der qualitativen Aufzeichnung des Verhaltens, bei der bereits Expertenwissen nötig ist, können folglich auch quantitative Daten als messbare Ereignisse ermittelt werden. Dabei wird in verschiedener Literatur immer wieder hervorgehoben, dass die quantitativ ermittelten Daten die qualitativen Beobachtungen nicht ersetzen können, weshalb auch eine reine Videoanalyse, ohne direkte Sichtbeobachtung, nicht zu empfehlen ist (z.B. Adam und Lehmann 2011; Böckmann 2020). Kappeler (2017) unterscheidet bei der Definition messbarer Einheiten bei wissenschaftlichen Untersuchungen zum Verhalten im Wesentlichen zwischen zwei Kategorien:

- *Ereignisse*, die durch eine kurze Dauer charakterisiert werden, innerhalb derer eine bestimmte Aktion ausgeführt wird, z.B. die Passage eines Bypasses in einem ethohydraulischen Test im Labor;
- *Zustände* als eher ausgedehnte Aktivitäten, innerhalb derer eine bestimmte Haltung eingenommen oder eine bestimmte gleichbleibende Bewegung ausgeführt wird – sie sind vor allem durch ihre Dauer charakterisiert, z.B. beim Verharren vor Strukturen.

Ein messbarer Faktor ist damit die Zeit, welche die Latenz zwischen Ereignissen oder Verhaltensweisen sowie die Häufigkeit pro Zeiteinheit und die Dauer beschreiben kann (Kappeler 2017). Weiterhin kann auch die Intensität eines bestimmten Verhaltens beschrieben werden. Ebenso können genannte Ereignisse gezählt und später statistisch ausgewertet werden.

Zur Vereinfachung der Protokollierung werden immer häufiger auch technische Hilfsmittel genutzt, sodass bspw. die Position der Tiere im Versuch unmittelbar mithilfe geeigneter Programme auf einem mobilen Endgerät aufgezeichnet und Besonderheiten notiert werden können (siehe z.B. Böckmann 2020).

2.5.2 Videoanalyse und Tracking

Aufgrund der schnellen und dreidimensionalen Bewegungen der Fische im Wasser ist es sinnvoll zusätzlich Videoaufzeichnungen durchzuführen, um (1) das Gesehene und Protokollierte noch einmal im Detail zu betrachten, (2) es noch einmal aus einem anderen Blickwinkel zu sehen und (3) ggf. detaillierte Analysen der Bewegungen durchzuführen.

Zur detaillierten Analyse der Videos werden verschiedene Hilfsmittel eingesetzt, wobei ein Standard aufgrund der enormen Vielfalt an Methoden noch in weiter Ferne scheint. Die Methoden können dabei in der räumlichen Auflösung, der Dimensionalität und dem Grad der Detaillierung stark voneinander abweichen und sind maßgeblich vom Untersuchungszweck abhängig. Mit steigendem Detaillierungsgrad kann dabei genannt werden:

- einfache Sichtung der Videos zur Rekapitulation,

- manuelles Auswerten der Videos, z.B. hinsichtlich der zeitabhängigen Positionen oder sogar Ausrichtung der Tiere (meist zweidimensional),
- automatisches Auswerten der Videos, z.B. zur Extraktion der Fischtrajektorien für die weitere Analyse ggf. mit Aufnahme der Körperausrichtung der Tiere (meist zweidimensional, teils auch dreidimensional),
- detaillierte, automatisierte Analyse der Schwimmkinematik in unterschiedlichem Detaillierungsgrad, ggf. mit direkter Analyse hydraulischer Signaturen (meist nur sehr kleinräumig möglich).

Aus diesen Größen können wiederum auch andere Werte wie z.B. die Geschwindigkeit eines Tieres relativ zum Grund ermittelt werden. Bei ethohydraulischen Untersuchungen wurde in den meisten Fällen die Extraktion von Trajektorien, also der Bewegungspfad eines einzelnen Tieres, angestrebt. Daher wird meist von Tracking gesprochen, auch wenn grundsätzlich zwischen der simultanen Auswertung (dem Tracking) und dem späteren Nachverfolgen/der Rückverfolgung (dem Tracing) unterschieden werden müsste. Da Tracking als Begriff jedoch im ethohydraulischen Kontext meist für beides verwendet wird, wird im Folgenden von Tracking gesprochen, wenn es allgemein um das Nachverfolgen der Tierbewegungen geht. Um auf die Vielzahl eingesetzter Methoden, Kameratechniken sowie Analyseverfahren aufmerksam zu machen (siehe auch Degenhardt 2022), wird im Folgenden ein kleiner Überblick gegeben.

Ein Hilfsmittel, welches ein zeitgleiches oder -versetztes, detailliertes Kommentieren der Beobachtungsvideos sowie eine anschließende Analyse der Daten ermöglicht, ist die kostenfreie und quelloffene Software BORIS (Behavioral Observation Research Interactive Software, Friard und Gamba 2016). Während mit dieser eher ein Beschreiben und statistisches Analysieren von Verhaltensweisen möglich ist, gibt es zahlreiche Ansätze, bei denen ein direktes Tracking durchgeführt wird. Zu oft zitierter, frei verfügbarer Software gehören bspw. ToxTrac (Rodriguez et al. 2018), idTracker (Pérez-Escudero et al. 2014) und AnimalTracker (Gulyás et al. 2016). Mittlerweile scheint es eine Fülle an Tracking-Software zu geben, wie Panadeiro et al. (2021) in deren Review-Artikel über 28 frei verfügbare Anwendungen zeigen. Diese müssen jedoch nicht zwingend für den Einsatz mit Fischen geeignet sein. Für die Anwendung der beschriebenen Software sind aufgezeichnete Videos und ist teilweise eine vorherige Kalibrierung des Kamerasystems notwendig. Jedoch sind die Analysen meist nur zweidimensional, eher kleinräumig oder sie basieren auf einer Erkennung der Tiere auf Basis des Kontrastes zum Hintergrund. Für ethohydraulische Untersuchungen sind sie daher oft nur bedingt geeignet.

Gerade mit dem Ziel der dreidimensionalen Analyse wurde vielfach versucht den Analyseprozess durch verschiedene Kameratechnologien zu verbessern und die Daten mithilfe von eigens entwickeltem oder frei verfügbarem Code durchzuführen. Zu verwendeten Kameratechnologien können hierbei genannt werden (in Klammern sind jeweils weiterführende Literaturquellen bzw. verschiedene Anwendungsbeispiele genannt; **Abbildung 2.28**):

- *(tomographische) PIV und PTV* (z.B. Adhikari und Longmire 2013; Du Clos et al. 2019; Guo et al. 2022; Klein und Bleckmann 2017; Tu et al. 2022; Zha et al. 2019),
- *Stereo Vision* (z.B. Ashraf et al. 2017; Audira et al. 2018; Cheng et al. 2019; Delcourt et al. 2013; Detert et al. 2018) sowie

- Tiefenkameras mit der *Structured Light-Technologie* (z.B. Johnson et al. 2020; Saberioon und Cisar 2016) oder der *Time-of-Flight-Technologie* (z.B. Digumarti et al. 2016; Dubrovinskaya et al. 2018).

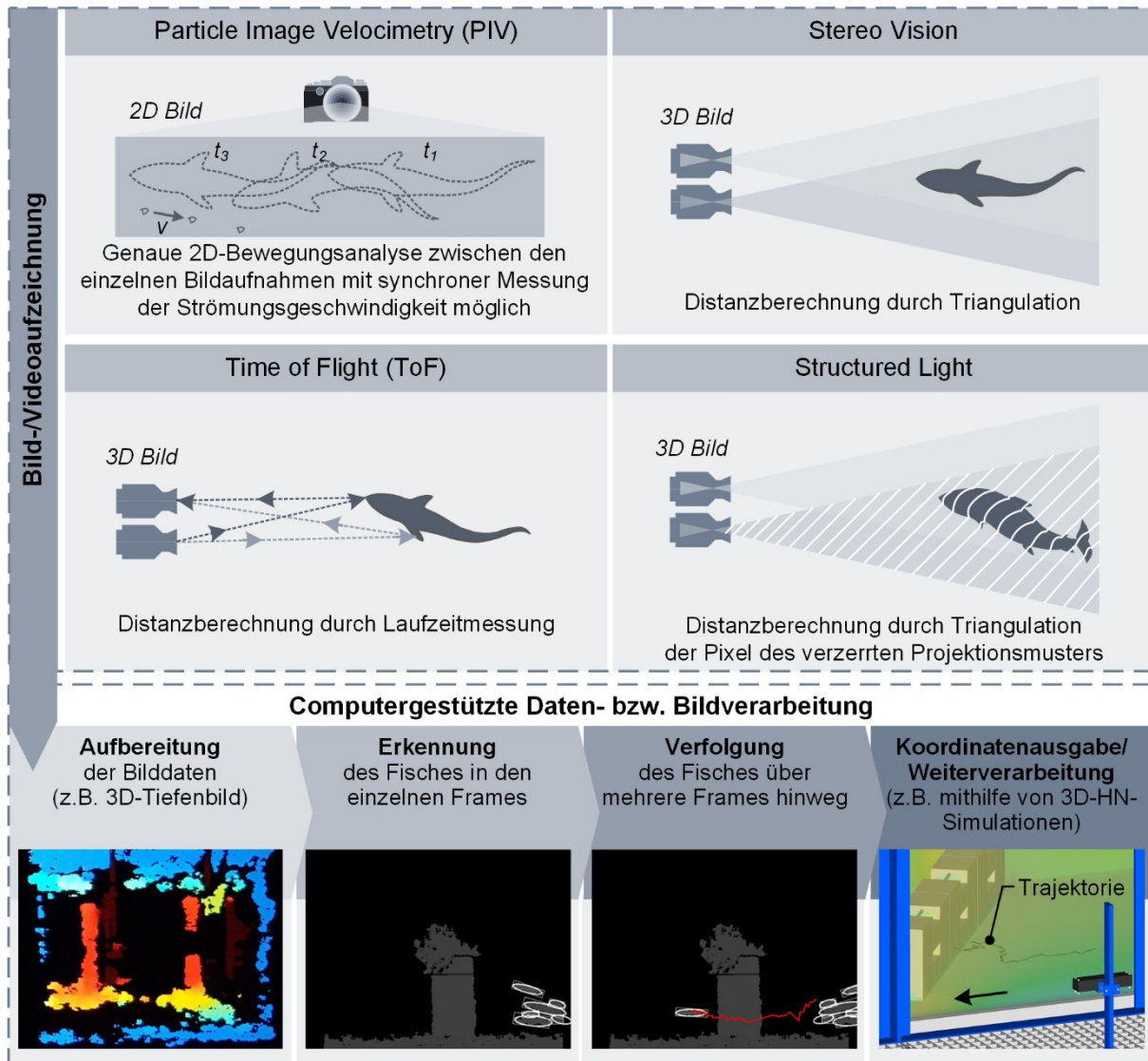


Abbildung 2.28: Vereinfachte Übersicht zum Ablauf des kameragestützten Trackingprozesses und den verschiedenen Kameratechnologien (leicht verändert aus Lehmann et al. 2021b)

Der bereits erwähnte Vorteil der PIV-Technologie liegt darin, dass gleichzeitig auch die hydraulischen Parameter mit analysiert werden können, wobei Vorsicht bezüglich des verwendeten Lasers geboten ist, die räumliche Ausdehnung begrenzt ist und der Fokus dann auf einzelnen Körperregionen des Tieres liegen kann. Auch wenn die Wahl auf eine bestimmte Kameratechnologie gefallen ist, gibt es weiterhin eine Vielzahl veränderbarer Variablen, die eine Auswertung nicht trivial gestalten. Denn anschließend an die oder auch simultan während der Aufzeichnung bedarf es einer umfangreichen (photogrammetrischen) Bildanalyse mit einer ersten Datenaufbereitung, der Erkennung und Segmentierung des Fischkörpers sowie der Nachverfolgung eines bzw. mehrerer Tiere über die einzelnen Bildframes hinweg. Zwar gibt es auch kommerzielle Gesamtsysteme wie die des Unternehmens Noldus, diese sind jedoch meist sehr kostenintensiv und bieten gerade in großen Laborräumen gegenüber freien Systemen nicht ausschließlich Vorteile. Die am häufigsten auftretenden Schwierigkeiten – jeweils in Abhängigkeit

von der Analysemethode – betreffen die Überlagerung der Fischkörper im Schwarm, die eingeschränkte Sichtweite bei trübem oder in tiefem Wasser, nicht ausreichend Kontrast zwischen Hintergrund und Fisch bzw. erschwerte Bedingungen bei der Erkennung sowie die unterschiedliche Lichtbrechung an Grenzflächen. Bei der Erkennung wird der Fisch teilweise durch Segmentierung in seiner gesamten Form, als Punkt, meist bezogen auf den Kopf oder den Körpermittelpunkt, oder auch als Körpermittellinie bzw. Verbindung zwischen Kopf und Schwanzflossenspitze abgebildet. Dadurch ergibt sich wiederum eine sehr unterschiedliche Nutzbarkeit der Daten in der Auswertung.

Da bei den genannten Methoden – bis auf Stereo Vision – meist die räumliche Ausdehnung eine begrenzende Komponente darstellt, finden in ethohydraulischen Analysen sehr häufig manuelle Auswertungen entweder während der oder im Anschluss an die Versuche statt. Dazu wird der Untersuchungsbereich in ein Raster eingeteilt und die Felder eindeutig nummeriert. Der Aufenthalt eines Tieres kann dadurch zeitabhängig einzelnen Feldern zugeordnet werden. Dies kann handschriftlich auf vorgefertigten Protokollen oder auch als vorprogrammierte App über ein mobiles Endgerät umgesetzt werden (z.B. Böckmann 2020). In einigen Studien werden auch verfügbare MATLAB-Algorithmen zur Erkennung der Tiere verwendet und dann beim Durchschwimmen bestimmter Felder diesen zugeordnet (z.B. Klopries 2018). Anschließend werden Aufenthaltswahrscheinlichkeiten in bestimmten Versuchsbereichen ermittelt, die wiederum oft zweidimensional sind.

Zusätzlich können aber auch Systeme, die eher auf den Freiland Einsatz ausgerichtet sind, im Labor eingesetzt werden. So können Fische beispielsweise mit GPS-Trackern oder auch Transpondern zur telemetrischen Analyse ausgestattet werden.

Auch kann es hilfreich sein, weitere nützliche Tools in die Datenaufnahme mit einzubeziehen, wie frei verfügbare Bildanalysesoftware (z.B. Kinovea) zur Nachbearbeitung oder sogar Geoinformationssysteme (GIS), um die Fischpositionen während der Versuche räumlich in einem vorbereiteten Plan notieren zu können.

Je nach verwendetem System sowie der Auswertemethodik können mittlerweile folglich eine Vielzahl an Parametern bezüglich der Umwelt, der Lokomotion sowie des inneren Zustandes des Tieres aufgezeichnet werden. Oder anders herum betrachtet: je nach Untersuchungsziel sollte eine geeignete Untersuchungsmethode für den Labor- oder Freilandversuch gewählt werden. Von der Analyse reiner zeitabhängiger Koordinaten (Detert et al. 2018) über Ansätze zur Klassifikation der Fischart mithilfe von KI (Petrellis 2021) oder Körperrekonstruktionen (Butail und Paley 2012; Voesenek et al. 2016) bis hin zur simultanen hydraulischen Analyse erzeugter Wirbelstrukturen (Tu et al. 2022) oder der auf den Fischkörper wirkenden Kräfte (Du Clos et al. 2019) ist mittlerweile vieles möglich. Dennoch werden automatisierte Kamera- und Trackingsysteme im Rahmen ethohydraulischer Forschung selten eingesetzt. Ein Grund dafür mag sein, dass meist eine umfangreiche Einarbeitungszeit nötig ist, da es keine „fertigen“ und universellen Technologien gibt. Da weiterhin in jeder Untersuchung ein anderes, teils selbst entwickeltes System verwendet wird, ist es umso schwerer, sich im Rahmen eines zeitlich begrenzten Projektes in dieses komplexe Thema einzuarbeiten und eine funktionstüchtige Lösung zu finden. Da jedoch Trajektorien, also genaue Schwimmpfade, einen großen Beitrag zur genauen Gegenüberstellung mit hydraulischen Signaturen und damit der ethohydraulischen Analyse leisten können, ist die Entwicklung eines frei verfügbaren, einfachen und verlässlichen Systems dringend notwendig.

2.5.3 Analyse und Post-Processing

Die ausgearbeiteten Protokolle sowie auch die Ergebnisse der Videoauswertungen können anschließend weiterverarbeitet werden, um konkret auf die Fragestellungen einer Untersuchung einzugehen. Dabei geht es neben der qualitativen Beschreibung von Verhaltensmustern sowie deren Interpretation vor allem um die quantitative Analyse. Zu diesem Zweck können Programme zur Tabellenkalkulation, eine Programmiersprache oder separate Statistikprogramme eingesetzt werden.

Die meistverwendeten quantitativen Ansätze bei ethohydraulischen Versuchen im Labor bestehen aus dem Zählen bestimmter Ereignisse und dem Gegenüberstellen der Ergebnisse verschiedener Setups, bei denen jeweils nur ein relevanter Parameter (z.B. die Strömungsgeschwindigkeit) variiert wurde. Durch eine Vielzahl an Wiederholungsversuchen kann anschließend eine statistische Auswertung der Daten erfolgen. Zählbare Ereignisse können das Passieren einer Öffnung, der Kontakt mit einer Struktur, die Anzahl an Versuchen eines Fisches eine bestimmte Aktion durchzuführen usw. darstellen. Ebenso kann auch die Zeit als statistisch analysierbare Größe genutzt werden: z.B. die Zeit bis zu einer ersten Annäherung an eine Struktur oder eine bestimmte hydraulische Situation oder auch das Verharren an einer bestimmten Position. Die Ergebnisse können weiterhin art- und größenspezifisch ausgewertet werden. Wichtig ist vor allem die Reproduzierbarkeit der Ergebnisse, d.h. dass andere Probanden in Wiederholungsversuchen dieselben Verhaltensweisen zeigen (Adam und Lehmann 2011).

Ein vielfach erwähnter Aspekt ist bei der Auswertung der Daten stets zu beachten: die zentrale Disposition oder, wie in ethohydraulischer Literatur meist bezeichnet, die Motivation des Tieres. Denn ein Tier, welches keine Motivation verspürt zu wandern, wird sich völlig anders verhalten als ein Tier, dass aufgrund verschiedener Reizkombinationen den Drang für eine Auf- oder Abwanderung verspürt. Um keine falschen Rückschlüsse zu ziehen, sollte die motivationsbedingte Passivität von Probanden in den Analysen berücksichtigt werden. Adam und Lehmann (2011) geben hier konkrete Vorschläge für die Vorgehensweise während des Versuches. Castro-Santos et al. (2022) beschreiben die Motivation durch die Anzahl der Anläufe sowie die Bemühungen eine bestimmte Handlung auszuführen oder Aufgabe zu lösen. Für die Analyse im Freiland haben Schwevers et al. (2022) wiederum einen statistischen Ansatz ausgearbeitet, um „Trödler“ von Motivierten zu unterscheiden.

In der Statistik wird zwischen der deskriptiven Statistik und der Inferenzstatistik (schließende Statistik) differenziert. Ersteres untersucht lediglich die vorliegenden Daten (die Stichprobe), d.h. es können Lageparameter, Streuungsmaße und Verteilungen bestimmt werden, und zweites versucht mithilfe der Ergebnisse dieser Stichprobe Rückschlüsse auf die Grundgesamtheit (die Population) zu ziehen, wobei verschiedenste Hypothesentests Einsatz finden. Für diesen Schritt ist jedoch grundsätzlich eine ausreichende Stichprobengröße notwendig, um verlässliche Ergebnisse für die gesamte Population zu erhalten, was in der Ethohydraulik in der Regel nicht umsetzbar ist. Böckmann (2020) geht in ihrer Dissertationsschrift detailliert auf statistische Methoden im Rahmen der Ethohydraulik ein. Beispiele für die statistische Anwendung in der Ethohydraulik sind u.a. in Beck (2020), Cuchet (2014), Klopries (2018) und Russon (2011) zu finden.

Bei der statistischen Auswertung ist es also stets nötig die aufgenommenen Daten zu operationalisieren, um sie nutzen zu können. Hier liegen auch die Grenzen der statistischen Auswertung. Denn wie können beispielsweise Trajektorien sinnvoll operationalisiert werden, wenn sie

nur eine räumliche Information enthalten? Es bedarf folglich neuer Ansätze zur Analyse von Fischtrajektorien abseits der bisher durchgeführten Definition der Raumnutzungshäufigkeit unter Nutzung von Heatmaps, die dann mit hydraulischen Darstellungen überlagert werden können.

Um Zusammenhänge schneller erfassen zu können, ist folglich eine geeignete Ergebnisdarstellung sinnvoll. Auch hier gibt es eine Vielzahl von Möglichkeiten, bei denen das Untersuchungsziel über eine geeignete Auswertung und Visualisierung entscheidet. Es kann zwischen der Art der Darstellung, also ihrer Repräsentation, sowie der Art der verwendeten Daten unterschieden werden, wobei es besonders sinnvolle Kombinationen gibt (z.B. Vektordarstellungen bei Geschwindigkeitsvektoren). Für die Repräsentation können bspw. genannt werden:

- eindimensionale Diagramme: verschiedene Graphen (z.B. Linien- und Punktdiagramme, Tortendiagramme, Balkendiagramme, Boxplots)
- zweidimensionale Diagramme: ebene Darstellungen (z.B. Vektor-, Raster-, Isolien-, Stromliniendarstellungen, Windrosen)
- dreidimensionale Diagramme: volumetrische Darstellungen (z.B. Vektor-, Isoflächen-, Stromliniendarstellungen)

Die Darstellungen können außerdem statisch oder dynamisch sein sowie Farben und Formen in unterschiedlichster Weise nutzen. Wie das umfangreiche Werk von Schumann und Müller (2000) zeigt, ist diese Liste jedoch nicht abschließend. Zu beachten ist, dass die Dimension der Darstellungsweisen nicht zwingend mit der räumlichen Dimension der Untersuchung selbst übereinstimmen muss, sondern von dem Umfang bzw. der Dimension der Eingangsdaten abhängig ist. Dies spiegelt sich auch in den zu unterscheidenden Begriffen der multidimensionalen und der multivariaten Analyse gut wider. Multivariate Daten stellen mehrere aufgezeichnete, abhängige Parameter (Merkmalsraum) dar, während multidimensionale bzw. mehrdimensionale Daten einem konkreten Beobachtungsraum zugeordnet werden.

Weiterhin können die Darstellungen zeit- oder raumabhängig sein. Dies zeigen Hanke und Bleckmann (2004) sehr anschaulich bezüglich der Wirbelschlepe hinter schwimmenden Fischen. Wird diese zu einem bestimmten Zeitpunkt über eine räumliche Ausdehnung betrachtet, kann deren Form analysiert werden. Möchte man hingegen wissen, wie lange diese Spur aus Wirbeln an einem bestimmten Ort für einen anderen Fisch wahrnehmbar ist, kann eine zeitabhängige Darstellung weiterhelfen.

Aufgrund der fortschreitenden technischen Möglichkeiten können mittlerweile viele verschiedene Parameter, sogenannte Multiparameterdaten, gleichzeitig aufgezeichnet werden. Dadurch werden multivariate Analysen und Darstellungsweisen (z.B. Scatterplot-Matrizen) sowie auch die Arbeit mit KI zur Erkennung von Mustern innerhalb dieser Daten immer wichtiger (Bensing et al. 2022b).

3 Strömung: Grundlagen, Messung, Simulation

Zum Verständnis eines Sinnessystems sind Kenntnisse über die biotischen und abiotischen Reize, denen dieses System unter natürlichen Bedingungen ausgesetzt ist, unerlässlich.

(Bleckmann et al. 2004b)

Neben den Informationen zu den sensorischen Systemen und den Verhaltensweisen von Tieren, ist der zweite wichtige Baustein der Ethohydraulik die Information über die Strömung selbst. Letzteres wird dabei meist durch indirekte Strömungsmessungen oder auch basierend auf hydrodynamisch-numerischen Simulationen analysiert. Dabei liegen beiden Vorgehensweisen – Messung und Simulation – allgemein und auch bei der Datenanalyse dieselben Eigenschaften zugrunde:

- Analyse hydraulischer Parameter anhand der Impulsgleichung und der Massenerhaltung mit Betrachtung der Turbulenz als statistisches Problem
- Diskretisierung des Untersuchungsgebiets, der Zeit und der zugrundeliegenden Strömungsgleichungen, da keine kontinuierlichen Daten vorliegen

Im Folgenden werden daher die wesentlichen hydrodynamischen Grundlagen der messtechnischen und numerischen Analyse beleuchtet. Angefangen bei der rein kinematischen Beschreibung der Bewegung, werden anschließend die Ursachen der Bewegung hydrodynamisch betrachtet und Ansätze zur Analyse der Turbulenz dargestellt.

In der Literatur liegen bei verschiedenen mathematischen, physikalischen und mechanischen Beschreibungen dieses Themas sehr unterschiedliche Formen und Schreibweisen vor. Im Folgenden wird vor allem auf die Index-Notation (inkl. Einstein'sche Summenkonvention) zurückgegriffen, die einen recht übersichtlichen Blick auf die komplexen Gleichungen gewährt.

3.1 Kinematik

Bevor die allgemeinen Erhaltungsgleichungen in Abschnitt 3.2 erläutert werden, die die Basis numerischer Strömungsberechnungen darstellen, wird zunächst kurz auf die allgemeine Bewegung eines Teilchens in der Strömung eingegangen. Teilchen bewegen sich dabei in der Strömung auf einer Bahnlinie – einer sog. Trajektorie. Diese allgemeine Bewegungsbeschreibung, welche Größen wie den Ort, die Geschwindigkeit und die Beschleunigung betrachtet, werden

innerhalb der Mechanik dem Bereich der Kinematik zugeordnet. Erst in der Dynamik wird das Wirken von Kräften, Energie und Impuls einbezogen, sodass dann auch die Ursache der Teilchenbewegung bzw. deren Änderung in den Gleichungen berücksichtigt wird. Daraus folgt also:

- Kinematik: *Wie* bewegt sich ein Teilchen? (ohne Betrachtung der Ursache)
- Dynamik: *Warum* ändert ein Teilchen seine Bewegungsform? (siehe Abschnitt 3.2)

Die Dynamik kann zusätzlich in die Bereiche der Statik und der Kinetik eingeteilt werden. Wird in einem kinetischen System ein einzelnes Teilchen auf seiner Bahn oder Trajektorie betrachtet (Lagrange Betrachtungsweise), bewegt es sich mit der Geschwindigkeit in **Gleichung 3.2**. Da der Ort des Teilchens aufgrund seiner Bewegung ebenfalls von der Zeit abhängig ist, ergibt sich unter Anwendung der Kettenregel die sogenannte substantielle oder materielle Ableitung in **Gleichung 3.3** (totales Differential), die aus einem konvektiven und einem lokalen Term besteht.

$$\text{Ort:} \quad x_i(t) = \begin{pmatrix} x(t) \\ y(t) \\ z(t) \end{pmatrix} \quad 3.1$$

$$\text{Geschwindigkeit:} \quad v_i(x_i(t), t) = \frac{dx_i(t)}{dt} \quad 3.2$$

$$\text{Beschleunigung:} \quad \frac{Dv_i(x_j(t), t)}{Dt} = \underbrace{\frac{\partial v_i}{\partial x_j} \cdot \frac{dx_j}{dt}}_{\substack{\text{äußere} \\ \text{Ableitung}}} \cdot \underbrace{\frac{dx_j}{dt}}_{\substack{=v_j \\ \text{innere} \\ \text{Ableitung}}} + \frac{\partial v_i}{\partial t} \quad \text{lokaler Term} \quad 3.3$$

konvektiver Term

- mit x_i = Ort eines Teilchens zum Zeitpunkt t [m]
 v_i = Geschwindigkeit eines Teilchens in Abhängigkeit von Ort und Zeit [m/s]
 t = Zeit [s]

Die lagrangesche Betrachtungsweise beschreibt also, wie sich eine Größe (hier z.B. die Geschwindigkeit) entlang einer Bahnlinie und damit in Abhängigkeit von Zeit und Ort ändert. Folglich gibt es für ein Untersuchungsgebiet unendlich viele lagrangesche Ableitungen.

Demgegenüber steht die eulersche Betrachtungsweise, bei der die Änderung einer Größe an einem festen Ort betrachtet wird. Beide Betrachtungsweisen haben dabei ihre Berechtigung: während die eulersche Betrachtungsweise für die festen Berechnungsgitter in numerischen Simulationen sinnvoll ist, wird die lagrangesche Betrachtungsweise bspw. bei Euler-Lagrange'schen Agentenmodellen (ELAM) eingesetzt, bei denen sich einzelne Fische als Individuen entlang des Gitters bewegen und damit die Größen entlang ihrer Trajektorie bzw. in der näheren Umgebung der Trajektorie relevant sind.

Wenn nun bekannt ist, dass entlang der Bahnlinie keine Änderung der betrachteten Größe (hier der Geschwindigkeit) vorliegt, dann ist die substantielle Ableitung (**Gleichung 3.3**) gleich null. Ändert sich der Bewegungszustand jedoch, ist die substantielle Ableitung ungleich null und es treten Kräfte auf. Um den durch die Krafteinwirkung entstehenden inneren Spannungszustand besser verstehen zu können, wird hierzu eine allgemeine Zerlegung des Geschwindigkeitsfeldes durchgeführt. Dadurch kann die Art und Weise der Bewegung charakterisiert werden.

Bewegt sich das Teilchen von einem Ort zu einem unmittelbar benachbarten Ort (**Abbildung 3.1**), kann das Taylorpolynom erster Stufe betrachtet werden und es ergibt sich für die Geschwindigkeit am benachbarten Ort ganz allgemein **Gleichung 3.4**.

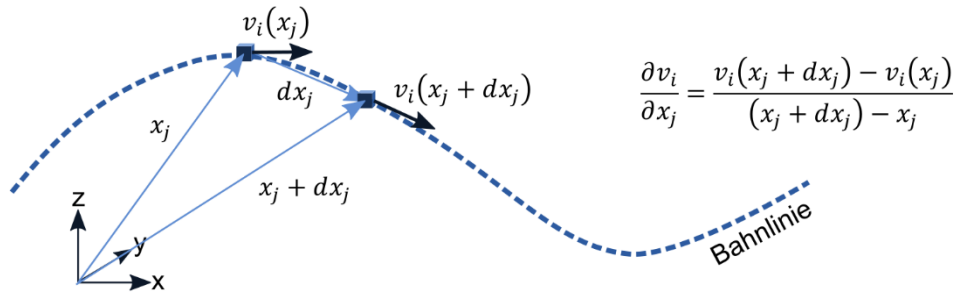


Abbildung 3.1: Bewegung eines Teilchens auf seiner Bahnlinie

$$v_i(x_j + dx_j, t) \cong v_i(x_j, t) + \frac{\partial v_i}{\partial x_j} dx_j \quad 3.4$$

Die Geschwindigkeit am benachbarten Ort kann folglich mithilfe der Ortsableitung aller Geschwindigkeitskomponenten in alle Raumrichtungen berechnet werden. Alle Ableitungen zusammen bilden dann den Geschwindigkeitsgradiententensor (**Gleichung 3.5**). Die Geschwindigkeitsgradienten der Nebendiagonalen (sog. Schergeschwindigkeiten) sind aus der Couette-Strömung zwischen zwei Platten bekannt.

$$L_{ij} = \frac{\partial v_i}{\partial x_j} = \begin{pmatrix} \frac{\partial v_x}{\partial x} & \frac{\partial v_x}{\partial y} & \frac{\partial v_x}{\partial z} \\ \frac{\partial v_y}{\partial x} & \frac{\partial v_y}{\partial y} & \frac{\partial v_y}{\partial z} \\ \frac{\partial v_z}{\partial x} & \frac{\partial v_z}{\partial y} & \frac{\partial v_z}{\partial z} \end{pmatrix} \quad 3.5$$

mit $x, y, z =$ kartesische Koordinatenrichtungen [m]

$v_x, v_y, v_z =$ Geschwindigkeitskomponenten in Richtung der kart. Koordinaten [m/s]

Im Folgenden wird das bisher betrachtete Teilchen als infinitesimal kleines, würfelförmiges Volumenelement betrachtet. Da der Tensor L nicht symmetrisch ist, können in einer Betrachtungsebene des Volumenelementes (z.B. xz-Ebene, **Abbildung 3.2**) unterschiedlich große Geschwindigkeitsgradienten auftreten. Dadurch kann es neben einer Scherung des Volumenelements auch noch zu einer Rotation kommen, wenn ein resultierendes Moment auftritt.

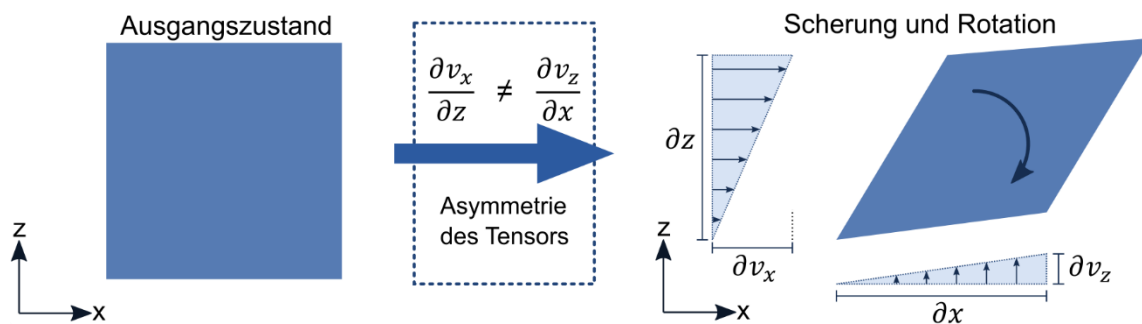


Abbildung 3.2: Beispiel für die im Geschwindigkeitsgradienten enthaltenen Anteile für Scherung und Rotation aufgrund seiner Asymmetrie

Folglich enthält der Tensor \mathbf{L} sowohl deformierend als auch rotierend wirkende Komponenten. Durch eine Zerlegung können diese beiden Komponenten nun voneinander getrennt werden. Dafür wird der Tensor entsprechend **Gleichung 3.6** zerlegt und erweitert.

$$\mathbf{L} = \underbrace{\frac{1}{2}\mathbf{L} + \frac{1}{2}\mathbf{L}}_{=\mathbf{L}} - \underbrace{\frac{1}{2}\mathbf{L}^T + \frac{1}{2}\mathbf{L}^T}_{=0} = \underbrace{\frac{1}{2}(\mathbf{L} + \mathbf{L}^T)}_{=\mathbf{S}} + \underbrace{\frac{1}{2}(\mathbf{L} - \mathbf{L}^T)}_{=\mathbf{\Omega}} \quad 3.6$$

symmetrisch *schiefsymmetrisch*

$$S_{ij} = \frac{1}{2} \begin{pmatrix} 2 \frac{\partial v_x}{\partial x} & \frac{\partial v_x}{\partial y} + \frac{\partial v_y}{\partial x} & \frac{\partial v_x}{\partial z} + \frac{\partial v_z}{\partial x} \\ \frac{\partial v_y}{\partial x} + \frac{\partial v_x}{\partial y} & 2 \frac{\partial v_y}{\partial y} & \frac{\partial v_y}{\partial z} + \frac{\partial v_z}{\partial y} \\ \frac{\partial v_z}{\partial x} + \frac{\partial v_x}{\partial z} & \frac{\partial v_z}{\partial y} + \frac{\partial v_y}{\partial z} & 2 \frac{\partial v_z}{\partial z} \end{pmatrix} = \frac{1}{2} \left(\frac{\partial v_i}{\partial x_j} + \frac{\partial v_j}{\partial x_i} \right) \quad 3.7$$

$$\Omega_{ij} = \frac{1}{2} \begin{pmatrix} 0 & \frac{\partial v_x}{\partial y} - \frac{\partial v_y}{\partial x} & \frac{\partial v_x}{\partial z} - \frac{\partial v_z}{\partial x} \\ \frac{\partial v_y}{\partial x} - \frac{\partial v_x}{\partial y} & 0 & \frac{\partial v_y}{\partial z} - \frac{\partial v_z}{\partial y} \\ \frac{\partial v_z}{\partial x} - \frac{\partial v_x}{\partial z} & \frac{\partial v_z}{\partial y} - \frac{\partial v_y}{\partial z} & 0 \end{pmatrix} = \frac{1}{2} \left(\frac{\partial v_i}{\partial x_j} - \frac{\partial v_j}{\partial x_i} \right) \quad 3.8$$

- mit \mathbf{L} = Geschwindigkeitsgradiententensor L_{ij}
- \mathbf{L}^T = Transponierte des Geschwindigkeitsgradiententensors L_{ij}
- S_{ij} = symmetrischer Deformationsratentensor
- Ω_{ij} = schiefsymmetrischer Wirbeltensor

Der Geschwindigkeitsgradiententensor liegt nun in zwei Anteilen vor: ein Teil wirkt deformierend, wobei das betrachtete Volumenelement seine Form verändert, was folglich zu inneren Spannungen führt, und ein Teil wirkt rotierend, wobei es seine Form (Festkörperrotation) beibehält. Nun besitzt jedoch der Deformationsratentensor nur auf seinen Nebendiagonalen Geschwindigkeitsgradienten, welche schierend/verzerrend wirkend, während jene auf der Hauptdiagonalen eine Änderung entlang ihrer Wirkrichtung zeigen und damit (de-)komprimierend wirken. Aus diesem Grund kann der Deformationsratentensor weiterhin in Scherungs- und Kompressions- bzw. Dehnungsanteile zerlegt werden (**Gleichung 3.9** und **3.10**). Damit letzterer Anteil aus dem Tensor \mathbf{S} herausgezogen werden kann, muss die Spur (Summe der Elemente der Hauptdiagonalen) gleich null sein. Um die Spur zu null werden zu lassen, werden die Elemente der Hauptdiagonalen aufsummiert und gedrittelt, wodurch sich gleichzeitig der Tensor für den Kompressionsanteil ergibt. Diese durchgeführte Aufteilung wird in der Mechanik auch als Zerlegung in einen Deviator (volumenerhaltender, gestaltändernder Anteil) und einen Kugeltensor (gestalterhaltender, volumenändernder Anteil - Streckung/Stauchung des Einheitsensors) bezeichnet.

Der Deformationsratentensor kann ebenfalls aus der Berechnung der Deformationen bestimmt werden – also aus der Verschiebung einzelner Punkte, welche zu einer Längenänderung zwischen den Punkten nach der Verschiebung führt. Die zeitliche Änderung dieser Deformationen ergibt den Deformationsratentensor. Die enthaltenen Terme werden auch als Schergeschwindigkeiten bezeichnet.

$$S_{ij} = S_{ij}^D + \frac{1}{3} Sp(S_{ij}) \cdot \mathbf{I} \tag{3.9}$$

$$S_{ij}^D = \frac{1}{2} \begin{pmatrix} 2 \frac{\partial v_x}{\partial x} - \frac{2}{3} \left(\frac{\partial v_x}{\partial x} + \frac{\partial v_y}{\partial y} + \frac{\partial v_z}{\partial z} \right) & \frac{\partial v_x}{\partial y} + \frac{\partial v_y}{\partial x} & \frac{\partial v_x}{\partial z} + \frac{\partial v_z}{\partial x} \\ \frac{\partial v_y}{\partial x} + \frac{\partial v_x}{\partial y} & 2 \frac{\partial v_y}{\partial y} - \frac{2}{3} \left(\frac{\partial v_x}{\partial x} + \frac{\partial v_y}{\partial y} + \frac{\partial v_z}{\partial z} \right) & \frac{\partial v_y}{\partial z} + \frac{\partial v_z}{\partial y} \\ \frac{\partial v_z}{\partial x} + \frac{\partial v_x}{\partial z} & \frac{\partial v_z}{\partial y} + \frac{\partial v_y}{\partial z} & 2 \frac{\partial v_z}{\partial z} - \frac{2}{3} \left(\frac{\partial v_x}{\partial x} + \frac{\partial v_y}{\partial y} + \frac{\partial v_z}{\partial z} \right) \end{pmatrix}$$

$$\frac{1}{3} Sp(S_{ij}) \cdot \mathbf{I} = \frac{1}{2} \left(\frac{1}{3} \left(2 \frac{\partial v_x}{\partial x} + 2 \frac{\partial v_y}{\partial y} + 2 \frac{\partial v_z}{\partial z} \right) \right) \cdot \mathbf{I} = \frac{1}{3} \frac{\partial v_k}{\partial x_k} \delta_{ij}$$

$$S_{ij} = \underbrace{\frac{1}{2} \left(\frac{\partial v_i}{\partial x_j} + \frac{\partial v_j}{\partial x_i} - \frac{2}{3} \frac{\partial v_k}{\partial x_k} \delta_{ij} \right)}_{\substack{\text{Scherung} \\ T_{ij} = S_{ij} - D_{ij}}} + \underbrace{\frac{1}{2} \left(\frac{2}{3} \frac{\partial v_k}{\partial x_k} \delta_{ij} \right)}_{\substack{\text{(De-)Kompression} \\ D_{ij}}} \tag{3.10}$$

- mit $S_{ij}^D = T_{ij}$ = Deviator des Deformationsratentensors / Scherratenensor
 $Sp(S_{ij})$ = Spur des Deformationsratentensors
 \mathbf{I} = Einheitstensor mit Einsen auf der Hauptdiagonalen und sonst nur Nullen
 D_{ij} = Druck-Dehnratenensor
 δ_{ij} = Kronecker Delta mit $i=j$: 1 und $i \neq j$: 0

Aus **Gleichung 3.4** wird durch Einsetzen aller Anteile für den ursprünglichen Geschwindigkeitsgradiententensor die **Gleichung 3.11** und die obige Frage „Wie bewegt sich ein Teilchen?“ kann nun folgendermaßen beantwortet werden (**Abbildung 3.3**):

- es kann sich **translatorisch** bewegen (reine Verschiebung),
- es kann sich **rotatorisch** bewegen (reine Drehung),
- es kann **(de-)komprimiert** werden,
- es kann **geschert** werden.

$$v_i(x_j + dx_j, t) \cong \underbrace{v_i(x_j, t)}_{\text{Translation}} + \left(\underbrace{\frac{1}{2} \left(\frac{\partial v_i}{\partial x_j} - \frac{\partial v_j}{\partial x_i} \right)}_{\text{Rotation}} + \underbrace{\frac{1}{2} \left(\frac{2}{3} \frac{\partial v_k}{\partial x_k} \delta_{ij} \right)}_{\text{(De-)Kompression}} + \underbrace{\frac{1}{2} \left(\frac{\partial v_i}{\partial x_j} + \frac{\partial v_j}{\partial x_i} - \frac{2}{3} \frac{\partial v_k}{\partial x_k} \delta_{ij} \right)}_{\text{Scherung}} \right) dx_j \tag{3.11}$$

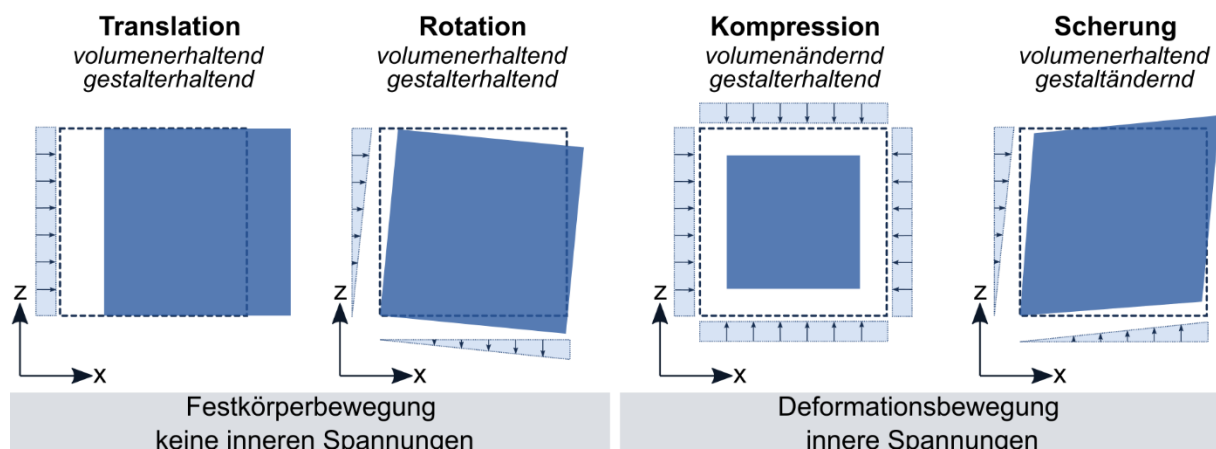


Abbildung 3.3: Veranschaulichung der vier reinen Bewegungsformen nach Stokes (1845)

3.2 Hydrodynamik

Grundlage für alle Strömungsanalysen bilden die Erhaltungsgleichungen von Masse, Impuls und Energie. Da der Einfluss der Temperatur auf das Strömungsverhalten in dieser Arbeit eine untergeordnete Rolle spielt und nicht näher betrachtet wird, wird die Energieerhaltung hier nicht weiter erläutert. Dennoch sei erwähnt, dass die Integration von Temperaturunterschieden möglicherweise in zukünftigen Analysen relevant sein könnte, da das Wanderverhalten der Fische stark von der Temperatur abhängig ist. Bisher sind allerdings zur Berücksichtigung der Temperatur nur wenige Studien bekannt (vgl. Brandl et al. 2022).

Allgemein resultieren die Erhaltungsgleichungen für (quasi-)inkompressible Fluide - zu denen auch Wasser gezählt werden kann und bei denen die Dichte als konstant angenommen wird - in den sogenannten **Navier-Stokes-Gleichungen**. In dieser Bezeichnung sind sowohl die Gleichung der Massenerhaltung als auch die drei Gleichungen der Impulserhaltung zusammengefasst und es werden zusätzlich Materialeigenschaften berücksichtigt. Auf deren Herleitung wird im Folgenden vereinfacht eingegangen.

3.2.1 Massenerhaltung für inkompressible Fluide

Das Prinzip der Massenerhaltung resultiert aus der Tatsache, dass eine Masse nicht aus dem Nichts entstehen kann und auch nicht plötzlich vernichtet werden kann, wodurch sie in einem Raum erhalten bleiben muss. Die folgende Betrachtung wird ebenfalls auf ein infinitesimal kleines Volumenelement in einem betrachteten Fluid bezogen, dessen Größe als konstant angenommen werden soll (**Abbildung 3.4**). Die Bilanz der ein- und ausströmenden Masse kann folglich aufgestellt werden und entspricht der zeitlichen Massenänderung des betrachteten Volumenelements (**Gleichung 3.12** und **3.13**).

Betrachtung des Massenstroms über einen Zeitabschnitt dt

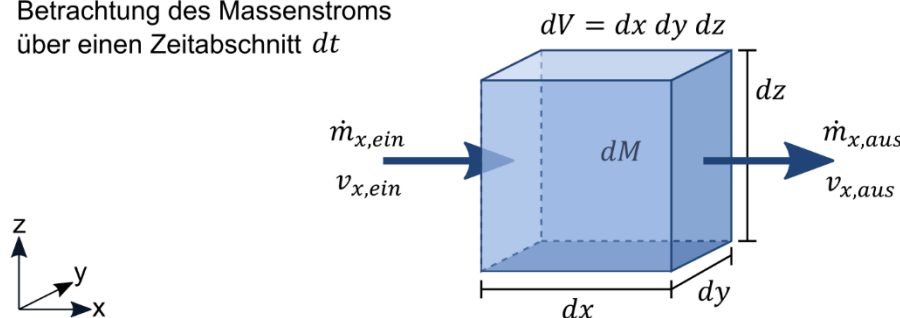


Abbildung 3.4: Darstellung des Massenstroms an einem infinitesimal kleinen Volumenelement

$$\frac{dM}{dt} = \sum \dot{m}_{i,ein} - \sum \dot{m}_{i,aus} \quad 3.12$$

$$\dot{m}_i = \rho \cdot Q_i = \rho \cdot v_i \cdot A_i \quad 3.13$$

mit	dM	= Masse im Volumenelement dV	[kg]
	dt	= zeitliche Änderung	[s]
	\dot{m}_i	= Massenstrom durch eine Fläche in $i = x$ -, y - und z -Richtung	[kg/s]
	ρ	= Dichte des Fluids	[kg/m ³]
	Q_i	= Volumenstrom durch eine Fläche	[m ³ /s]
	v_i	= Geschwindigkeit des Fluids senkrecht zur Fläche A_i	[m/s]
	A_i	= Ein- oder Ausströmfläche des Volumenelements	[m ²]

Da zur besseren Veranschaulichung ein würfelförmiges Element betrachtet wird, werden anhand der kartesischen Koordinaten jeweils drei Einströmränder und drei gegenüberliegende Ausströmränder definiert. Da ein infinitesimal kleines Volumenelement betrachtet wird, kann hier angenommen werden, dass die Dichte im Volumen gleichverteilt ist und die Geschwindigkeit sich über die durchströmten Flächen nicht ändert. Somit kann im Folgenden auf eine integrale Schreibweise verzichtet werden. Das Volumen bzw. unter Berücksichtigung der Dichte auch die Masse, die in das Volumenelement ein sowie aus ihm herausströmt, lässt sich aus dem Produkt der durchströmten Fläche und der über die Zeit dt mit der Geschwindigkeit v_i zurückgelegten Strecke bestimmen (**Abbildung 3.5**). Nun kann über ein Taylorpolynom ersten Grades die Änderung des Massenstroms vom Ein- zum Ausströmrand ermittelt und die durchströmte Fläche als konstanter Wert vor die partielle Ableitung gezogen werden (in **Gleichung 3.15** beispielhaft für die x-Richtung).

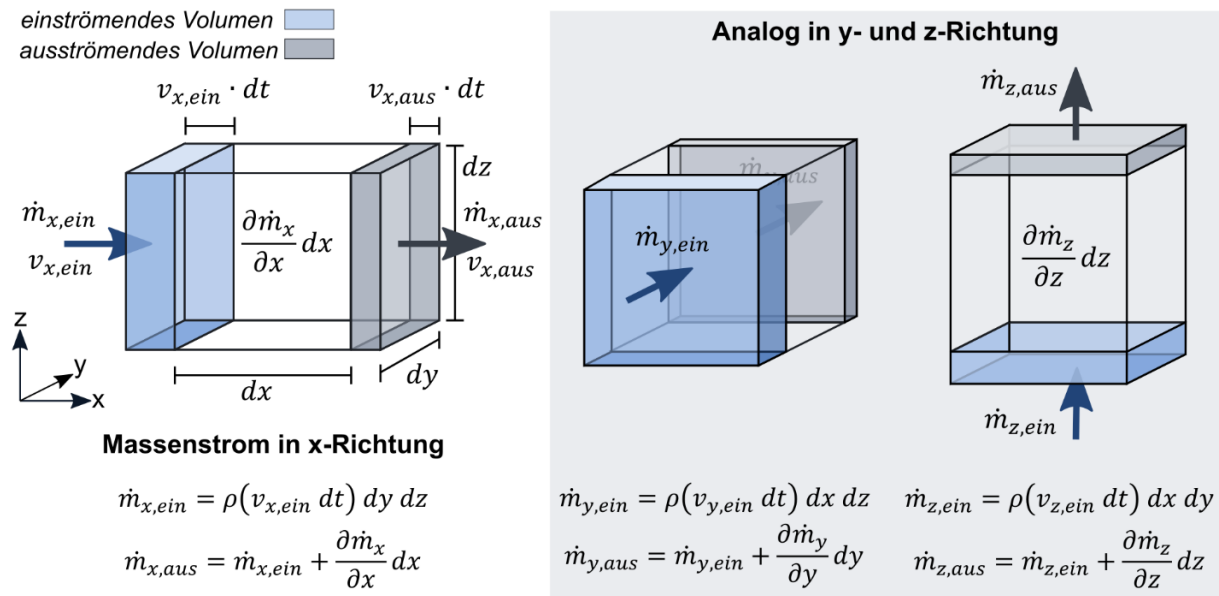


Abbildung 3.5: Getrennte Betrachtung der Massenströme in Richtung der kartesischen Koordinatenachsen über einen Zeitraum dt an einem infinitesimal kleinen Volumenelement

$$\frac{dM}{dt} = (\dot{m}_{x,ein} + \dot{m}_{y,ein} + \dot{m}_{z,ein}) - (\dot{m}_{x,aus} + \dot{m}_{y,aus} + \dot{m}_{z,aus}) \quad 3.14$$

In x-Richtung gilt (analog für y- und z-Richtung):

$$\dot{m}_{x,aus} = \dot{m}_{x,ein} + \frac{\partial \dot{m}_x}{\partial x} dx = \dot{m}_{x,ein} + \frac{\partial(\rho v_x dy dz)}{\partial x} dx = \dot{m}_{x,ein} + \frac{\partial \rho v_x}{\partial x} dx dy dz \quad 3.15$$

$$\dot{m}_{x,ein} - \dot{m}_{x,aus} = \dot{m}_{x,ein} - \left(\dot{m}_{x,ein} + \frac{\partial \rho v_x}{\partial x} dV \right) = - \frac{\partial \rho v_x}{\partial x} dV \quad 3.16$$

Aus dem negativen Vorzeichen in **Gleichung 3.16** wird deutlich, dass durch einen positiven Gradienten des Massenstroms (größerer Aus- als Einstrom) die Dichte im Volumenelement abnimmt. Durch Zusammenführen der Gleichung für die Massenänderung im Volumenelement sowie der einzelnen Massenströme ergibt sich aus **Gleichung 3.14** und **3.16** die Kontinuitätsgleichung für kompressible Fluide (**Gleichung 3.18**):

$$dV \frac{\partial \rho}{\partial t} = -\frac{\partial \rho v_x}{\partial x} dV - \frac{\partial \rho v_y}{\partial y} dV - \frac{\partial \rho v_z}{\partial z} dV \quad 3.17$$

$$\frac{\partial \rho}{\partial t} = -\left(\frac{\partial \rho v_x}{\partial x} + \frac{\partial \rho v_y}{\partial y} + \frac{\partial \rho v_z}{\partial z}\right) = -\nabla \cdot \rho v_i = -\text{div}(\rho v_i) \quad 3.18$$

mit ∇ = Nabla Operator; Vektor: $(\partial/\partial x, \partial/\partial y, \partial/\partial z)$
 div = Divergenz (Quelldichte)

Da sowohl die Dichte, als auch die Geschwindigkeit von Ort und Zeit abhängig sind, muss zur Ausmultiplikation dieser partiellen Ableitungen die Produktregel verwendet werden. Da hier jedoch der spezielle Fall eines inkompressiblen Fluids betrachtet werden soll, findet weder räumlich noch zeitlich eine Änderung der Dichte statt. Somit wird die zeitliche Änderung der Dichte auf der linken Seite der Gleichung zu null und die Dichte kann als konstanter Wert aus der partiellen Ableitung der rechten Seite herausgezogen und gekürzt werden. Dadurch ergibt sich die **Kontinuitätsgleichung für inkompressible Fluide** als Divergenz des Geschwindigkeitsfeldes nach **Gleichung 3.19**. Ein Vektorfeld, welches diese Gleichung erfüllt, wird auch als quellfrei oder divergenzfrei bezeichnet. Die drei Terme der partiellen Richtungsableitungen entsprechen wiederum der Diagonalen des Geschwindigkeitsgradiententensors.

$$\text{div}(v_i) = \nabla \cdot v_i = \frac{\partial v_x}{\partial x} + \frac{\partial v_y}{\partial y} + \frac{\partial v_z}{\partial z} = 0 \quad 3.19$$

Die Gleichung beschreibt anschaulich, dass die drei Geschwindigkeitskomponenten resilient miteinander verknüpft sind: Nimmt die Geschwindigkeit in einer Richtung ab, muss sie sich in einer anderen Richtung erhöhen, damit die Masse erhalten bleibt.

3.2.2 Impulserhaltung für inkompressible Fluide

Die Impulserhaltung basiert auf dem zweiten *Newton'schen Axiom* (**Gleichung 3.20**), welches inhaltlich die oben erwähnte Frage „Warum ändert ein Teilchen seine Bewegungsform?“ beantwortet.

Zweites Newton'sches Axiom

Die Änderung der Bewegung ist der Einwirkung der bewegenden Kraft proportional und geschieht nach der Richtung derjenigen geraden Linie, nach welcher jene Kraft wirkt.

Die auf ein Wasserteilchen wirkenden Kräfte werden dabei bilanziert und resultieren in einer Änderung seines Bewegungszustandes, wobei dieser nach Newton durch den Impuls – also die Masse und die Geschwindigkeit des Teilchens – charakterisiert ist. Da das Wasserteilchen als infinitesimal klein angenommen wird, wird durch das Volumen geteilt, sodass volumenbezogene Kräfte resultieren und aus der Masse nur noch die Dichte als konstante Größe (da inkompressible Betrachtung) übrigbleibt. Die Änderung des Impulses (Trägheitsterm) entspricht folglich der Änderung des Bewegungszustandes aufgrund angreifender Kräfte und kann anhand genannter Annahmen in **Gleichung 3.21** umformuliert werden.

$$\frac{DI}{Dt} = F \quad 3.20$$

$$\underbrace{\rho \frac{Dv}{Dt}}_{\text{Trägheitsterm}} = \underbrace{f_K}_{\text{wirkende Kräfte}} \quad 3.21$$

mit	I	= Impuls ($m \cdot v = \rho \cdot V \cdot v$)	[N·s]
	F	= einwirkende Kräfte	[N]
	f_K	= Kraftdichte (volumenbezogene Kraft)	[N/m ³]
	v	= momentane resultierende Geschwindigkeit im Raum	[m/s]
	ρ	= Dichte des Fluids; als inkompressibel angenommen	[kg/m ³]

Da hier die Bilanz an einem materiellen Wasserteilchen gebildet wird, welches sich im Strömungsfeld selbst und damit abhängig von Ort und Zeit bewegt, muss die substantielle Ableitung verwendet werden. Diese besteht aus einem konvektiven⁴⁰ (mit der Strömung transportierten) und einem lokalen (sich über die Zeit ändernden) Anteil. Des Weiteren setzen sich die wirkenden Kräfte für den hier relevanten Betrachtungsfall aus den im Fluid vorhandenen Normal- und Schubspannungen als Oberflächenkräfte sowie der Erdbeschleunigung ($m \cdot g = \rho \cdot V \cdot g$, jedoch bezogen auf das Volumen) als Volumenkraft zusammen (**Abbildung 3.6**). Nach zusätzlichem Umstellen der Dichte auf die rechte Seite resultiert somit **Gleichung 3.22** in Indexnotation sowie beispielhaft für eine Raumrichtung (x-Richtung; analog für y- und z-Richtung darstellbar) **Gleichung 3.23**.

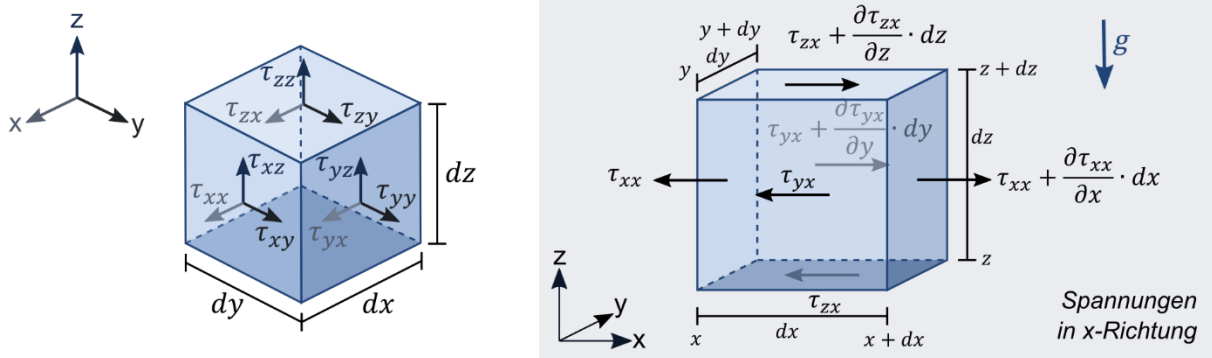


Abbildung 3.6: Wirkende Kräfte an einem infinitesimal kleinen Volumenelement: allgemeine Benennung der Komponenten (links) und beispielhafte Darstellung der in x-Richtung wirkenden Spannungen (analog auch für y- und z-Richtung); der Gradient der Spannungen über das Volumenelement ergibt sich durch Subtraktion der gegenüberliegenden Seiten (rechts)

$$\frac{\partial v_i}{\partial t} + v_j \frac{\partial v_i}{\partial x_j} = \frac{1}{\rho} f_i + \frac{1}{\rho} \frac{\partial \tau_{ji}}{\partial x_j} \quad 3.22$$

$$\frac{\partial v_x}{\partial t} + v_x \frac{\partial v_x}{\partial x} + v_y \frac{\partial v_x}{\partial y} + v_z \frac{\partial v_x}{\partial z} = \frac{1}{\rho} f_x + \frac{1}{\rho} \left(\frac{\partial \tau_{xx}}{\partial x} + \frac{\partial \tau_{yx}}{\partial y} + \frac{\partial \tau_{zx}}{\partial z} \right) \quad 3.23$$

mit	τ_{ji}	= transponierter Spannungstensor (Flächennormalen in j-Richtung und Kraftwirkung in i-Richtung)	[N/m ²]
	f_i	= Kraftdichte; z.B. in z-Richtung die Wirkung der Erdbeschleunigung ($\rho \cdot g$)	[N/m ³]
	v_i	= Geschwindigkeitskomponente in Richtung der kartesischen Koordinaten	[m/s]

⁴⁰ Die Begriffe der Konvektion und der Advektion werden im Bereich der Strömungsmechanik oft synonym verwendet. Konvektion setzt sich prinzipiell aus der Advektion, dem reinen Transport durch eine Strömung, und der Diffusion auf atomarer Ebene zusammen. Da hier keine Fluidteilchen auf atomarer Ebene betrachtet werden, wird übergeordnet auch in dieser Arbeit der Begriff der Konvektion verwendet.

Daraus ergibt sich eine allgemeine inkompressible Impulsgleichung, in welcher die Geschwindigkeit in den drei Raumrichtungen sowie die neun Spannungsterme (Spannungstensor) unbekannt sind. Für eine Lösung des Gleichungssystems in einem Strömungsgebiet muss die Anzahl der Unbekannten der Anzahl der Gleichungen entsprechen (auch wenn die partiellen Differentialgleichungen nur mithilfe numerischer Lösungsverfahren gelöst werden können). Daher wird im nächsten Schritt der Spannungstensor genauer betrachtet.

Wie in Abschnitt 3.1 beschrieben, entstehen innere Spannungen nur bei einer (De-)Kompression oder Scherung. Da hier inkompressible Fluide betrachtet werden, kann keine Kompression von allen Seiten stattfinden, da sich entsprechend die Dichte ändern müsste. Daher muss bspw. bei der Kompression einer Seitenlänge eine Dehnung in mindestens eine andere Raumrichtung stattfinden, sodass das Volumen und damit die Dichte erhalten bleiben. In diesem Fall ist auch die Kontinuitätsgleichung für inkompressible Fluide erfüllt. Daher muss folglich die Spur des Tensors, welche lediglich aus Normalspannungen besteht, null werden (siehe auch Abschnitt 3.1).

Zusätzlich wird an dieser Stelle die Definition des Drucks eingeführt. Der Druck p wirkt senkrecht auf eine Fläche und zeigt folglich entgegen der definierten Richtung der Normalspannungen auf das Volumenelement. Dabei wird für ein infinitesimal kleines Teilchen die folgende Definition für den in alle Richtungen gleich wirkenden Druck festgelegt:

$$-p = \frac{1}{3}(\tau_{xx} + \tau_{yy} + \tau_{zz}) \quad 3.24$$

mit p = thermodynamischer/strömungsmechanischer Druck [N/m²]
 τ_{ii} = Normalspannungen in x-, y- und z-Richtung [N/m²]

Analog zum Vorgehen bei der Zerlegung des Deformationsratentensors in Abschnitt 3.1 kann nun eine Zerlegung des Spannungstensors vorgenommen werden, um den Druck als Term herauszuziehen (**Gleichung 3.25**). Dabei wird der Druckterm oft als hydrostatischer Anteil bezeichnet, da dieser dem Term der wirkenden Gewichtskraft entspricht, wenn das Fluid sich nicht bewegt ($v=0$). Diese Bezeichnung erscheint aus Sicht der Autorin jedoch irreführend (siehe Hinweise in Abschnitt 4.2.2).

$$\tau_{ji} = -p\delta_{ij} + \tau_{ji}^D \quad 3.25$$

$$\tau_{ji}^D = \begin{pmatrix} \frac{2}{3}\tau_{xx} - \frac{1}{3}\tau_{yy} - \frac{1}{3}\tau_{zz} & \tau_{yx} & \tau_{zx} \\ \tau_{xy} & -\frac{1}{3}\tau_{xx} + \frac{2}{3}\tau_{yy} - \frac{1}{3}\tau_{zz} & \tau_{zy} \\ \tau_{xz} & \tau_{yz} & -\frac{1}{3}\tau_{xx} - \frac{1}{3}\tau_{yy} + \frac{2}{3}\tau_{zz} \end{pmatrix}$$

mit $\tau_{ii}^D = 0 \rightarrow$ Spur des Spannungsdeviators ist Null

mit τ_{ji}^D = transponierter (an Diagonalen gespiegelter) Spannungsdeviator

Für isotrope Newtonsche Fluide besteht ein linearer Zusammenhang (linear-viskoses Verhalten) zwischen den deviatorischen Spannungen und den deviatorischen Deformationsraten (Scheraten). Newton definierte in seinem Reibungsgesetz als Proportionalitätskonstante die dynamische Viskosität. Dieser Zusammenhang kann als sogenannte konstitutive Gleichungen (**Gleichung 3.26** und **3.27**) in die Impulsbilanzgleichung integriert werden. Dafür werden allein die scherend wirkenden Bewegungsanteile – also der Deviator des Deformationsratentensors

aus **Gleichung 3.10** ($S_{ij}^D = T_{ij}$) – verwendet, sodass eine symmetrische Matrix ohne Rotations- und (De-)Kompressionsanteil vorliegt. Der resultierende Tensor wird auch als viskoser Spannungstensor bezeichnet.

$$\tau_{ji}^D = 2 \cdot \eta \cdot T_{ij} \tag{3.26}$$

$$\tau_{ji}^D = \underbrace{\eta \left(\frac{\partial v_i}{\partial x_j} + \frac{\partial v_j}{\partial x_i} - \frac{2}{3} \frac{\partial v_k}{\partial x_k} \delta_{ij} \right)}_{\text{viskoser Spannungstensor}} \tag{3.27}$$

mit η = dynamische Viskosität [N·s/m²]

Nun kann der Ausdruck für den transponierten Spannungsdeviator in **Gleichung 3.22** durch den zerlegten Term in **Gleichung 3.25** unter Berücksichtigung des viskosen Spannungstensors in **Gleichung 3.27** ersetzt werden (**Gleichung 3.28**). Indem durch die Dichte geteilt wird, kann weiterhin die dynamische durch die kinematische Viskosität ersetzt werden. Durch weitere Umformungen und unter Berücksichtigung der Massenerhaltung ergibt sich **Gleichung 3.29** für die drei Impulsgleichungen nach Navier und Stokes in der Indexschreibweise.

$$\frac{\partial v_i}{\partial t} + v_j \frac{\partial v_i}{\partial x_j} = \frac{1}{\rho} f_i + \frac{1}{\rho} \frac{\partial}{\partial x_j} \left(-p \delta_{ij} + \eta \left(\frac{\partial v_i}{\partial x_j} + \frac{\partial v_j}{\partial x_i} - \frac{2}{3} \frac{\partial v_k}{\partial x_k} \delta_{ij} \right) \right) \tag{3.28}$$

Umformungen:

$$\frac{\partial v_i}{\partial t} + v_j \frac{\partial v_i}{\partial x_j} = \frac{1}{\rho} f_i - \frac{1}{\rho} \frac{\partial p}{\partial x_i} + \nu \frac{\partial}{\partial x_j} \left(\frac{\partial v_i}{\partial x_j} + \frac{\partial v_j}{\partial x_i} - \frac{2}{3} \frac{\partial v_k}{\partial x_k} \delta_{ij} \right) \tag{3.29}$$

=0→Kontigl.

$$\frac{\partial v_i}{\partial t} + v_j \frac{\partial v_i}{\partial x_j} = \frac{1}{\rho} f_i - \frac{1}{\rho} \frac{\partial p}{\partial x_i} + \nu \frac{\partial}{\partial x_j} \left(\frac{\partial v_i}{\partial x_j} + \frac{\partial v_j}{\partial x_i} \right)$$

$$\frac{\partial v_i}{\partial t} + v_j \frac{\partial v_i}{\partial x_j} = \frac{1}{\rho} f_i - \frac{1}{\rho} \frac{\partial p}{\partial x_i} + \nu \left(\frac{\partial^2 v_i}{\partial x_j \partial x_j} + \frac{\partial}{\partial x_i} \frac{\partial v_j}{\partial x_j} \right) \tag{3.29}$$

=0→Kontigl.

<i>Impulsänderung/Trägheitsterm</i>		<i>wirkende Kräfte</i>		
$\frac{\partial v_i}{\partial t}$	+	$\frac{\partial v_i}{\partial x_j}$	=	$\frac{1}{\rho} f_i$
<small>lokale Beschleunigung</small>		<small>konvektive Beschleunigung</small>		<small>Volumenkräfte (z.B. Gewichtskraft)</small>
				$-\frac{1}{\rho} \frac{\partial p}{\partial x_i}$
				<small>Normalkraft (Druck)</small>
				$+ \nu \left(\frac{\partial^2 v_i}{\partial x_j \partial x_j} \right)$
				<small>Scherkraft (Reibung, diffusiver Term)</small>

mit ν = kinematische Viskosität [m²/s]

Mit der Gleichung für die Massenerhaltung und den drei Impulsgleichungen ergeben sich die **Navier-Stokes-Gleichungen für inkompressible Fluide**, welche die vier unbekanntes Feldgrößen – die Geschwindigkeitskomponenten v_x, v_y, v_z und den Druck p – enthalten. Diese sind in ausgeschriebener Form und unter Berücksichtigung der Gewichtskraft (und bei der Berechnung auch deren Richtung) als einzige hier berücksichtigte Volumenkraft noch einmal zusammengefasst dargestellt:

$$\frac{\partial v_x}{\partial x} + \frac{\partial v_y}{\partial y} + \frac{\partial v_z}{\partial z} = 0 \tag{3.30}$$

$$\begin{aligned}
 \frac{\partial v_x}{\partial t} + v_x \frac{\partial v_x}{\partial x} + v_y \frac{\partial v_x}{\partial y} + v_z \frac{\partial v_x}{\partial z} &= -\frac{1}{\rho} \frac{\partial p}{\partial x} + \nu \left(\frac{\partial^2 v_x}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 v_x}{\partial y^2} + \frac{\partial^2 v_x}{\partial z^2} \right) \\
 \frac{\partial v_y}{\partial t} + v_x \frac{\partial v_y}{\partial x} + v_y \frac{\partial v_y}{\partial y} + v_z \frac{\partial v_y}{\partial z} &= -\frac{1}{\rho} \frac{\partial p}{\partial y} + \nu \left(\frac{\partial^2 v_y}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 v_y}{\partial y^2} + \frac{\partial^2 v_y}{\partial z^2} \right) \\
 \frac{\partial v_z}{\partial t} + v_x \frac{\partial v_z}{\partial x} + v_y \frac{\partial v_z}{\partial y} + v_z \frac{\partial v_z}{\partial z} &= -\frac{1}{\rho} \frac{\partial p}{\partial z} + \nu \left(\frac{\partial^2 v_z}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 v_z}{\partial y^2} + \frac{\partial^2 v_z}{\partial z^2} \right) + g
 \end{aligned}
 \tag{3.31}$$

Da es sich bei den Impulsgleichungen jedoch um partielle Differentialgleichungen zweiter Ordnung handelt, können diese nur durch numerische Näherungsverfahren und unter Vorgabe von (Anfangs- und) Randbedingungen gelöst werden. In numerischen Berechnungsmethoden wird zur Vereinfachung der Rechnung zusätzlich meist der Term der Gewichtskraft in Form des hydrostatischen Anteils in den Druckterm mit aufgenommen, sodass von einer Art „modifiziertem Druck“ gesprochen wird (siehe Abschnitt 4.2.2). Tiefergehende Informationen sind in ausgewiesenen Fachbüchern zu finden (z.B. Greve 2003; Herwig 2016; Herwig und Schmandt 2015; Malcherek 2020; Spurk und Aksel 2019; Truckenbrodt 2008; Wolschin 2016), in denen unter anderem auch die obigen Informationen in anderer Darstellungsweise zu finden sind.

An dieser Stelle sei noch erwähnt, dass aus der Impulsgleichung ebenfalls die Wirbeltransportgleichung abgeleitet werden kann, die den Erhalt der Rotationsbewegung (Drehimpulserhaltung) der Teilchen widerspiegelt. Die Rotation selbst kann – wie in **Gleichung 3.11** und **Abbildung 3.3** zu sehen – durch das Kreuzprodukt des Nabla-Operators mit dem Geschwindigkeitsvektor beschrieben werden ($\vec{\omega} = \vec{\nabla} \times \vec{v}$). Durch Anwendung der Rotation auf die Impulsgleichung und die Kontinuitätsgleichung ergeben sich nach weiteren Umformungen die **Gleichungen 3.32** und **3.33** (Nikora 2017; Romano et al. 2007).

$$\frac{\partial \omega_i}{\partial t} + \underbrace{u_j \frac{\partial \omega_i}{\partial x_j}}_{\text{konvektiver Wirbeltransport}} = \underbrace{\omega_j \frac{\partial u_i}{\partial x_j}}_{\text{Wirbelstreckung}} + \underbrace{\nu \left(\frac{\partial^2 \omega_i}{\partial x_j^2} \right)}_{\text{viskose Diffusion}}
 \tag{3.32}$$

$$\frac{\partial \omega_i}{\partial x_i} = \frac{\partial \omega_x}{\partial x} + \frac{\partial \omega_y}{\partial y} + \frac{\partial \omega_z}{\partial z} = 0
 \tag{3.33}$$

mit ω_i = Wirbelstärke / Vortizität z.B. $\omega_z = \frac{\partial v_y}{\partial x} - \frac{\partial v_x}{\partial y}$ für die Rotation um die z-Achse [1/s]

Die Gleichung beschreibt, wie schnell ein Wirbel in einem Strömungsfeld um sein Zentrum rotiert. Die linke Seite gibt den lokalen und konvektiven Wirbeltransport an, während die rechte Seite die Veränderung der Strukturen durch Streckung und Reibung beschreibt. Es zeigt sich hier die Analogien zwischen der Impulserhaltung und Drehimpulserhaltung, ebenso wie zwischen der Kontinuitätsgleichung und der Zirkulation. Wirbelstrukturen werden oft als eine Art Ansammlung von Wirbelfilamenten beschrieben (siehe folgende Abschnitte 3.2.3 und 3.2.4) oder wie Davidson (2015) sehr passend schreibt [übersetzt aus dem Englischen]: „Wir können uns Turbulenzen als ein brodelndes Gewirr von Wirbelröhren vorstellen, die sich unter dem Einfluss ihres eigendynamischen Geschwindigkeitsfeldes entwickeln.“ Ähnlich der Kontinuitätsgleichung, bei der der Durchfluss ($Q = v \cdot A = \text{konst.}$) senkrecht zu einer Stromröhre⁴¹ konstant

⁴¹ Ein Bündel von Stromlinien bildet eine Stromröhre. Stromlinien verlaufen tangential zu den Vektoren eines momentanen Geschwindigkeitsfeldes und sind daher nicht senkrecht durchströmbar.

bleibt, während sich ihre Querschnittsfläche und die Geschwindigkeit ändern können, verhält es sich auch mit der Zirkulation: Durch die Beeinflussung des Strömungsfeldes können die Wirbelfilamente ihre Form verändern, während die Zirkulation erhalten bleibt, die sich aus der Vortizität der Wirbelröhre und der Querschnittsfläche ergibt ($\Gamma = \omega \cdot A = \text{konst.}$; Castro und Vanderwel 2021). Oft kommt es in der Strömung zur Wirbelstreckung, sodass die Strukturen länger und dünner werden und sich dabei die Vortizität – oder anschaulicher die Winkelgeschwindigkeit – erhöht.

3.2.3 RANS Gleichungen

Die Navier-Stokes-Gleichungen beinhalten die Geschwindigkeitsterme als Momentanwerte. Eine kontinuierliche analytische Lösung für die unbekanntenen Größen ist bisher nicht bekannt. Soll die Gleichung numerisch gelöst werden, muss diese folglich diskretisiert werden und die kleinste räumliche und zeitliche Schwankungsbewegung in der Strömung mit aufgelöst werden.

Schwankungsbewegungen sind charakteristisch für eine turbulente Strömung, die wiederum – phänomenologisch betrachtet – mit in der Strömung vorhandenen Wirbeln verbunden werden kann. Im Folgenden findet eine Betrachtung dieser Wirbel statt, ohne zunächst näher auf deren Entstehung einzugehen.

Der britische Physiker Osborne Reynolds (1842-1912) stellte hierzu die folgenden Gedanken an: Meist interessieren bei der praktischen Anwendung eher die mittleren Geschwindigkeiten der Strömung und nicht deren turbulente Schwankungsbewegungen. Daher nahm er an, das Fluid bewege sich mit einer mittleren Geschwindigkeit fort. Dieser mittlere Wert wird wiederum von turbulenten Schwankungstermen überlagert, die durch den Transport von Wirbeln hervorgerufen werden (**Abbildung 3.7**). Durch diese Annahme entstand die sogenannte Reynolds-Zerlegung der Feldgrößen, wonach sich der Momentanwert aus einem Mittelwert (reproduzierbar) und einem Schwankungsanteil (nicht reproduzierbar) zusammensetzt (**Gleichung 3.34**). Dies deutet bereits den statistischen Charakter der Turbulenz an, auf den im folgenden Abschnitt (3.2.4) genauer eingegangen wird.

$$\underbrace{v_i(x, t)}_{\text{momentane Geschwindigkeit}} = \underbrace{\bar{v}_i(x)}_{\text{zeitgemittelter Wert}} + \underbrace{v'_i(x, t)}_{\text{momentane Schwankungsgeschwindigkeit}} \quad 3.34$$

$$\text{bzw. } p(x, t) = \bar{p}(x) + p'(x, t)$$

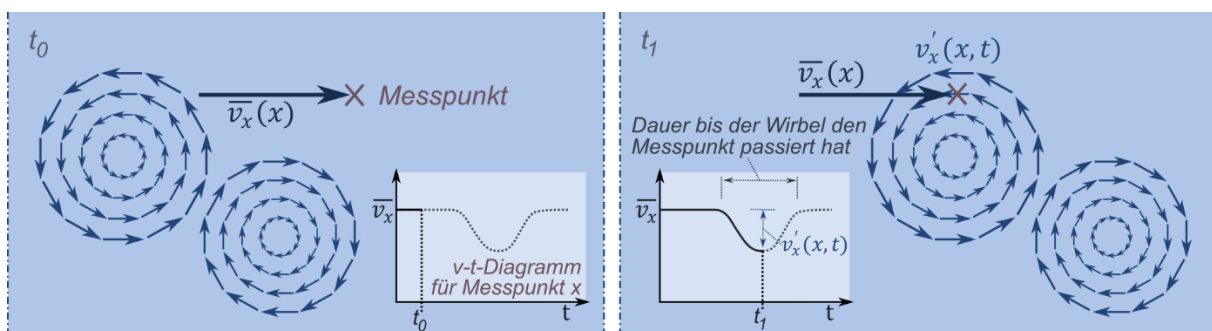


Abbildung 3.7: Vereinfachte Darstellung zur Reynoldszerlegung und zur turbulenten Fluktuation: Die Wirbel werden konvektiv mit der Strömung (hier von links nach rechts) transportiert und verringern (oder erhöhen) lokal die mittlere Geschwindigkeit zum Zeitpunkt t .

Werden die Terme der Navier-Stokes-Gleichungen nun durch die Reynolds-Zerlegung ersetzt und unter Berücksichtigung verschiedener Mittelungsregeln:

$$\overline{v_i'} = \overline{v_i - \overline{v_i}} = \overline{v_i} - \overline{v_i} = 0 \quad ; \quad \overline{v_i + v_j} = \overline{v_i} + \overline{v_j} \quad ; \quad \overline{v_i v_j} = \overline{v_i} \overline{v_j} + \overline{v_i' v_j'}$$

umgeformt, ergeben sich die sogenannten **Reynolds-averaged Navier-Stokes-Gleichungen** (RANS-Gleichungen, **Gleichungen 3.35 und 3.36**). Deren Form entspricht fast gänzlich der ursprünglichen Navier-Stokes-Gleichungen, jedoch enthalten sie neben den gemittelten Feldgrößen einen zusätzlichen Term, der die turbulenten Fluktuationen beinhaltet. Dieser wird als **Reynolds-Spannungstensor** (RST) bezeichnet. Da der Spannungstensor jedoch ebenfalls nicht direkt gelöst werden kann, gibt es hierzu wiederum Modelle, mit denen die Größen angenähert werden (siehe Abschnitt 3.5.1). Durch diesen Ansatz nach Reynolds muss die turbulente Strömungsbewegung nicht in ihren kleinsten räumlichen und zeitlichen Skalen aufgelöst und die mittleren Feldgrößen numerisch berechnet werden. Grundsätzlich sind die Schwankungsanteile wesentlich von den Randbedingungen abhängig und stellen den zufälligen, nicht reproduzierbaren Teil der Bewegung dar. Auch im Labor wird es nicht gelingen, zu zwei unterschiedlichen Zeitpunkten denselben Zustand wiederherzustellen, was den chaotischen Charakter der Turbulenz zeigt.

$$\frac{\partial \overline{v_x}}{\partial x} + \frac{\partial \overline{v_y}}{\partial y} + \frac{\partial \overline{v_z}}{\partial z} = 0 \tag{3.35}$$

$$\frac{\partial \overline{v_x}}{\partial t} + \overline{v_x} \frac{\partial \overline{v_x}}{\partial x} + \overline{v_y} \frac{\partial \overline{v_x}}{\partial y} + \overline{v_z} \frac{\partial \overline{v_x}}{\partial z} = -\frac{1}{\rho} \frac{\partial \overline{p}}{\partial x} + \nu \left(\frac{\partial^2 \overline{v_x}}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 \overline{v_x}}{\partial y^2} + \frac{\partial^2 \overline{v_x}}{\partial z^2} \right) - \left(\frac{\partial \overline{v_x' v_x'}}{\partial x} + \frac{\partial \overline{v_y' v_x'}}{\partial y} + \frac{\partial \overline{v_z' v_x'}}{\partial z} \right)$$

$$\frac{\partial \overline{v_y}}{\partial t} + \overline{v_x} \frac{\partial \overline{v_y}}{\partial x} + \overline{v_y} \frac{\partial \overline{v_y}}{\partial y} + \overline{v_z} \frac{\partial \overline{v_y}}{\partial z} = -\frac{1}{\rho} \frac{\partial \overline{p}}{\partial y} + \nu \left(\frac{\partial^2 \overline{v_y}}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 \overline{v_y}}{\partial y^2} + \frac{\partial^2 \overline{v_y}}{\partial z^2} \right) - \left(\frac{\partial \overline{v_x' v_y'}}{\partial x} + \frac{\partial \overline{v_y' v_y'}}{\partial y} + \frac{\partial \overline{v_z' v_y'}}{\partial z} \right) \tag{3.36}$$

$$\frac{\partial \overline{v_z}}{\partial t} + \overline{v_x} \frac{\partial \overline{v_z}}{\partial x} + \overline{v_y} \frac{\partial \overline{v_z}}{\partial y} + \overline{v_z} \frac{\partial \overline{v_z}}{\partial z} = g - \frac{1}{\rho} \frac{\partial \overline{p}}{\partial z} + \nu \left(\frac{\partial^2 \overline{v_z}}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 \overline{v_z}}{\partial y^2} + \frac{\partial^2 \overline{v_z}}{\partial z^2} \right) - \left(\frac{\partial \overline{v_x' v_z'}}{\partial x} + \frac{\partial \overline{v_y' v_z'}}{\partial y} + \frac{\partial \overline{v_z' v_z'}}{\partial z} \right)$$

Analog zu Navier-Stokes-Gleichungen unter Nutzung mittlerer Geschwindigkeiten *Reynolds-Spannungstensor*

Die Terme des Reynolds-Spannungstensors werden auch als Reynolds-Schubspannungen bezeichnet und sind oft in der in **Gleichung 3.37** dargestellten Form zu finden. Gegenüber Gleichung 3.36 wurde die Richtungsableitung herausgezogen und mit der Dichte multipliziert. Im ethohydraulischen Zusammenhang sind die sogenannten horizontalen Reynolds-Schubspannungen am häufigsten zu finden, die sich aus den Fluktuationen in der x-y-Ebene (horizontale Ebene) zusammensetzen. Oft wird auch die Dichte als Konstante weggelassen.

$$\tau_{Re,ij} = -\rho \overline{v_i' v_j'} = -\rho \begin{pmatrix} \overline{v_x' v_x'} & \overline{v_y' v_x'} & \overline{v_z' v_x'} \\ \overline{v_x' v_y'} & \overline{v_y' v_y'} & \overline{v_z' v_y'} \\ \overline{v_x' v_z'} & \overline{v_y' v_z'} & \overline{v_z' v_z'} \end{pmatrix} \tag{3.37}$$

mit $\tau_{Re,ij}$ = Reynolds-Spannungstensor [N/m²]

Die Reynolds-Mittelung kann ebenso für die Wirbeltransportgleichung durchgeführt werden, sodass sich nach Umstellung **Gleichung 3.38** ergibt (Nikora 2017):

$$\underbrace{\frac{\partial \bar{\omega}_i}{\partial t} + \bar{u}_j \frac{\partial \bar{\omega}_i}{\partial x_j}}_{\substack{\text{konvektiver} \\ \text{Wirbeltransport} \\ \text{Änderungsrate der Wirbelstärke}}} = \underbrace{\bar{\omega}_j \frac{\partial \bar{u}_i}{\partial x_j}}_{\substack{\text{mittlere} \\ \text{Wirbel-} \\ \text{streckung}}} + \underbrace{\nu \left(\frac{\partial^2 \bar{\omega}_i}{\partial x_j \partial x_j} \right)}_{\substack{\text{viskose} \\ \text{Diffusion}}} - \underbrace{\frac{\partial}{\partial x_j} (\bar{\omega}'_i u'_j - \bar{\omega}'_j u'_i)}_{\substack{\text{turbulenter Transport} \\ \text{und} \\ \text{turbulente Wirbelstreckung}}
 } \quad 3.38$$

3.2.4 Statistische und strukturelle Turbulenzcharakterisierung

Turbulenz ist ein komplexes und noch nicht vollends verstandenes Themengebiet und selbst bei deren Definition sind die meisten Autoren vorsichtig (z.B. Davidson 2015; Lugt 1983; Pope 2000). Phänomenologisch betrachtet prägt sich Turbulenz in Fluidströmungen in Form von dreidimensionalen, instationären Wirbelstrukturen aus und tritt unregelmäßig in verschiedensten Größenskalen auf: Von der Vermischung der Milch im Kaffee bis hin zu den Wirbelbewegungen von Gasen und/oder Fluiden in der Atmosphäre von Planeten sind die vielfältigsten Erscheinungsformen zu beobachten. Oft wird Turbulenz auch mit einem deterministischen Chaos in Verbindung gebracht. Denn die obigen Bewegungsgleichungen beschreiben den Vorgang zwar eindeutig, aber schon kleinste Veränderungen in den Randbedingungen werden durch die nicht linearen Gleichungen verstärkt und beeinflussen somit das turbulente Strömungsverhalten. Durch die Reynolds-Zerlegung (Abschnitt 3.2.3) wird deutlich, dass sich das Strömungsfeld jedoch in einen mittleren, reproduzierbaren Anteil und einen turbulenten, nicht reproduzierbaren Anteil zerlegen lässt. Dies zeigt die Möglichkeit zur statistischen Untersuchung der Turbulenz.

Dementsprechend haben sich zwei wesentliche Konzepte bei der Betrachtung der Turbulenz herauskristallisiert:

- die *statistische Betrachtung*, bei der klassisch statistische Verfahren angewendet werden und bei der die Energiekaskade als wichtigstes Konzept genannt werden kann;
- die *strukturelle Betrachtung*, bei der die speziellen Ausformungen der Strukturen im Vordergrund stehen und bei der die kohärenten Strukturen das maßgebliche Konzept darstellen (Nikora 2017).

Nikora (2017) schreibt, dass Wissenschaftler erst kürzlich begonnen haben, die beiden Ansätze zusammenzubringen und zu verstehen, dass sie zwei gleichermaßen wichtige Facetten der turbulenten Strömungsmechanik darstellen.

Statistische Charakterisierung der Turbulenz

Zu der statistischen Betrachtung gehören vor allem die statistischen Momente (Mittelwert, Varianz, Schiefe, Kurtosis (Flachheit/Spitzigkeit)), Korrelationsfunktionen (räumliche und zeitliche Funktionen als Kreuzkorrelation und Autokorrelation) und Geschwindigkeitsspektren. Des Weiteren werden auch sogenannte Strukturfunktionen genannt, die nicht die Abweichung vom Mittelwert, sondern die Abweichung zweier aufeinanderfolgender Werte untersuchen (Nikora 2017). Im Folgenden wird nur auf wichtige in dieser Arbeit verwendete Größen eingegangen. Für die drei Raumkomponenten der Geschwindigkeit ($v_i = v_x, v_y, v_z$) können beispielsweise die in den **Gleichungen 3.39 bis 3.41 (Abbildung 3.8)** beschriebenen Größen bestimmt werden, die hier bereits in diskretisierter Form (Summenschreibweise) abgebildet sind:

Lagemaß: Arithmetisches Mittel

$$\bar{v}_i = \frac{1}{N} \sum_{k=1}^N v_{i,k} \quad 3.39$$

Streuungsmaße: Standardabweichung (std) und Varianz (var)

$$std(v_i) = \sqrt{\frac{1}{N} \sum_{k=1}^N \left(\frac{v_{i,k} - \bar{v}_i}{v_{i,k}} \right)^2} = \sqrt{v_i'^2} = \sqrt{var(v_i)} \quad 3.40$$

Zusammenhänge: Kovarianz (cov) und Korrelation (r_{ij} , Normierung der Kovarianz auf den Wertebereich zwischen -1 und 1)

$$cov(v_i, v_j) = \frac{1}{N} \sum_{k=1}^N (v_{i,k} - \bar{v}_i)(v_{j,k} - \bar{v}_j) = \overline{v_i' v_j'} \quad 3.41$$

$$r_{ij} = \frac{cov(v_i, v_j)}{std(v_i) std(v_j)} = \frac{cov(v_i, v_j)}{\sqrt{var(v_i) var(v_j)}}$$

mit $v_i, v_j = x-, y-, z$ -Komponente des Geschwindigkeitsvektors
mit $i, j = x, y, z$ und $i \neq j$

[m/s]

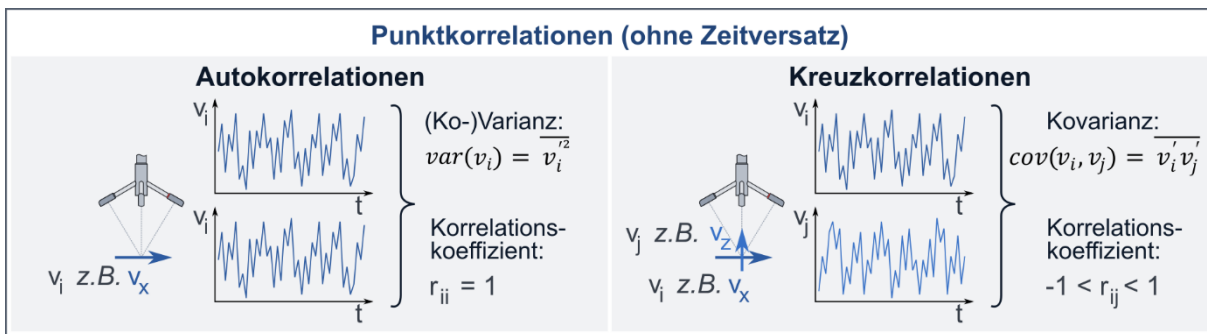


Abbildung 3.8: Korrelation zwischen zwei simultan gemessenen Zeitreihen am selben Ort: Die Autokorrelation ergibt sich durch Korrelation eines Signals mit sich selbst $i = j$ und die Kreuzkorrelation aus zwei verschiedenen Signalen (z.B. unterschiedliche Geschwindigkeitskomponenten) $i \neq j$.

Diese Größen werden in der statistischen Betrachtung der Turbulenz zur Bestimmung hydraulischer Parameter verwendet und geben Informationen über das turbulente Strömungsverhalten. Ein häufig verwendeter Parameter ist hier beispielsweise die **turbulente kinetische Energie k** (Gleichung 3.42). Diese ist abgeleitet von der mittleren kinetischen Energie, welche eine ähnliche Form besitzt, jedoch nicht mithilfe der Schwankungsgrößen, sondern der mittleren Parameter bestimmt wird. Die turbulente kinetische Energie wird oftmals auch als „tke“ oder „TKE“ bezeichnet und gibt Informationen über den Energieanteil, der in der turbulenten Schwankungsbewegung liegt (je größer die mittlere Abweichung der Geschwindigkeit vom Mittelwert, desto größer der Anteil der kinetischen Energie).

$$k = \frac{1}{2} (\overline{v_x'^2} + \overline{v_y'^2} + \overline{v_z'^2}) = \frac{1}{2} (var(v_x) + var(v_y) + var(v_z)) \quad 3.42$$

mit k = turbulente kinetische Energie

[m²/s²]

Des Weiteren wird aus den statistischen Betrachtungen ersichtlich, dass sich auch der Reynolds-Spannungstensor (RST) aus statistischen Größen zusammensetzt. Oft werden dessen Elemente als Korrelationen bezeichnet, auch wenn es sich hierbei genau genommen um Kovarianzen handelt. Es zeigt sich die Abhängigkeit der einzelnen Komponenten voneinander, da die Elemente des Tensors - anders als bei unabhängigen, zufälligen Prozessen - immer Werte ungleich null annehmen. Diese Korrelationen beschreiben den Energie- und Impulstransport durch turbulente Mischung.

$$\tau_{Re,ij} = -\rho \overline{v'_i v'_j} = -\rho \begin{pmatrix} \overline{v'_x v'_x} & \overline{v'_y v'_x} & \overline{v'_z v'_x} \\ \overline{v'_x v'_y} & \overline{v'_y v'_y} & \overline{v'_z v'_y} \\ \overline{v'_x v'_z} & \overline{v'_y v'_z} & \overline{v'_z v'_z} \end{pmatrix} = -\rho \begin{pmatrix} \text{var}(v_x) & \text{cov}(v_y, v_x) & \text{cov}(v_z, v_x) \\ \text{cov}(v_x, v_y) & \text{var}(v_y) & \text{cov}(v_z, v_y) \\ \text{cov}(v_x, v_z) & \text{cov}(v_y, v_z) & \text{var}(v_z) \end{pmatrix} \quad 3.43$$

Während der RST nur Kovarianzen für einen einzigen Punkt simultaner Messwerte (sog. Punktkorrelationen) enthält, sind Korrelationsfunktionen vom Ort und/oder der Zeit abhängig. Diese werden in der Literatur nicht ganz konsistent in verschiedene Kategorien eingeteilt (vgl. Herwig 2004 und Herwig 2004; Reynolds 1974). In dieser Arbeit werden die reinen Korrelationsfunktionen, welche als unabhängige Variable die Zeit oder den Ort besitzen, entsprechend **Abbildung 3.9** definiert. Kovarianzen wie sie in **Gleichung 3.43** (siehe **Abbildung 3.8**) dargestellt sind, stellen keine Funktionen dar, sondern geben nur Information über lokale Einzelwerte ohne unabhängige Variable. Die Korrelationsfunktionen beziehen sich alle auf die eulersche Betrachtungsweise und geben Aufschluss über die räumliche Struktur und die zeitliche Entwicklung der Wirbelstrukturen in der Strömung. Unterschieden wird dabei zwischen den Autokorrelationsfunktionen, die eine Zeitreihe mit sich selbst korrelieren, und den Kreuzkorrelationsfunktionen, die verschiedene Signale miteinander korrelieren: z.B. Zeitreihen zwei verschiedener, simultan verwendeter Messgeräte oder auch unterschiedliche Geschwindigkeitskomponenten am selben oder abweichenden Ort. Autokorrelationsfunktionen spielen wiederum bei der Spektralanalyse eine wichtige Rolle (siehe unten).

Der griechische Buchstabe τ (nicht zu verwechseln mit der Schubspannung!) wird an dieser Stelle für den Zeitversatz eingeführt. Grundsätzlich beruhen die Funktionen darauf, dass eine neue Zeitreihe gebildet wird, die lediglich Korrelationskoeffizienten enthält. Die korrelierten Zeitreihen sind dann entweder von der räumlichen oder der zeitlichen Verschiebung (τ) abhängig. In den folgenden Darstellungen wird letzteres betrachtet, da für die räumliche Betrachtung mit vielen Messgeräten simultan an mehreren Orten gemessen werden müsste.

Zunächst kann analog zu obigen Betrachtungen und bezogen auf verschiedene Geschwindigkeitskomponenten in x-, y-, z-Richtung die Kovarianz (bzw. für $i = j$ die Autokovarianz) in Abhängigkeit des zeitlichen Versatzes τ der Zeitreihen zueinander folgendermaßen beschrieben werden:

$$C_{ij}(\tau) = \lim_{T \rightarrow \infty} \frac{1}{T} \int_0^T [v_i(t) - \overline{v_{i,0}}][v_j(t + \tau) - \overline{v_{j,0}}] dt = \lim_{T \rightarrow \infty} \frac{1}{T} \int_0^T v'_i(t) v'_j(t + \tau) dt \quad 3.44$$

mit	$C_{ij}(\tau)$	= Korrelationsfunktion in Abhängigkeit des Zeitversatzes τ	[m ² /s ²]
	τ	= Zeitversatz der Zeitreihen zueinander (Funktionswert)	[s]
	T	= Messdauer (s = sampling)	[s]
	$v_{i/j}(t)$	= x-, y-, z-Komponente des Geschwindigkeitsvektors; i, j = x, y, z ⁴²	[m/s]

⁴² In den obigen Darlegungen werden beispielhaft Geschwindigkeitskomponenten als Signale verwendet. Ebenso ist die Untersuchung anderer Messgrößen möglich, wie in Abschnitt 5.1 für den Druck dargestellt.

$$v_{i/j}(t + \tau) = \text{um } \tau \text{ verschobene Zeitreihe der x-, y-, z-Komponente des Geschwindigkeitsvektors; } i, j = x, y, z \quad [\text{m/s}]$$

$$\overline{v_{i,0}} = \text{arithmetisches Mittel der betrachteten x-, y-, z-Geschwindigkeitskomponente für } \tau = 0 \text{ über die gesamte Zeitreihe; } i, j = x, y, z \quad [\text{m/s}]$$

Wichtig ist an dieser Stelle erneut, dass diese Funktion in der Literatur als Korrelationsfunktion bezeichnet wird, obwohl dort Kovarianzen und keine Korrelationen berechnet werden. Wird weiterhin die Korrelationsfunktion ohne zeitliche Verschiebung ($C_{ij}(\tau = 0)$) als Bezugswert verwendet, ergibt sich folglich eine Reihe an Korrelationswerten, die auf den Wertebereich zwischen -1 und 1 normiert sind – die normierte Korrelationsfunktion (bei $i = j$ Autokorrelationsfunktion, bei $i \neq j$ Kreuzkorrelationsfunktion) in **Gleichung 3.45**.

$$R_{ij}(\tau) = \frac{C_{ij}(\tau)}{C_{ij}(0)} = \lim_{T \rightarrow \infty} \frac{1}{T} \int_0^T \frac{v_i'(t) v_j'(t + \tau)}{\sqrt{v_{i,0}'^2 v_{j,0}'^2}} dt \quad 3.45$$

mit $R_{ij}(\tau)$ = normierte Auto- (bei $i = j$) bzw. Kreuzkorrelationsfunktion (bei $i \neq j$) in Abhängigkeit des Zeitversatzes τ [-]

Da die Messdauer T_s (eng. *sampling time*) stets zeitlich begrenzt ist sowie diskrete Werte mit meist konstantem zeitlichen Abstand Δt vorliegen ($T = N \cdot \Delta t$), muss **Gleichung 3.45** diskretisiert werden (Lyn und Tripathi 2017). Folglich ergibt sich unter Nutzung des Summenzeichens folgende **Gleichung 3.46**:

$$\hat{R}_{ij}(\tau = m \Delta t) = \frac{\hat{C}_{ij}(\tau = m \Delta t)}{\hat{C}_{ij}(0)} = \frac{1}{N} \sum_{k=1}^{N-m} \frac{(v_{i,k} - \overline{v_{i,0}}) (v_{j,k+m} - \overline{v_{j,0}})}{\sqrt{v_{i,0}'^2 v_{j,0}'^2}} \quad 3.46$$

mit \hat{R}_{ij} = diskrete, normierte Auto- (bei $i = j$) bzw. Kreuzkorrelationsfunktion (bei $i \neq j$) in Abhängigkeit des Zeitversatzes τ [-]
 \hat{C}_{ij} = diskrete Auto- (bei $i = j$) bzw. Kreuzkorrelationsfunktion (bei $i \neq j$) in Abhängigkeit des Zeitversatzes τ [m²/s²]
 m = Anzahl der Messwerte in der definierten Stichprobe (Fensterbreite) [-]
 Δt = Zeitschrittweite zwischen zwei Messwerten [s]
 N = Anzahl aller Messwerte der Messreihe [-]

Da in **Gleichung 3.46** nicht durch (N-m) sondern durch N geteilt wird, wird es oft als „verzerrte“ (eng. *biased*) Annäherung betrachtet (Lyn und Tripathi 2017). Ein Grund dafür durch N zu teilen (anstatt durch N-m) sei, dass die Stichprobe mit größerem Zeitversatz immer kleiner wird und damit die Korrelationswerte ungenauer. Dadurch wird die Korrelation verringert.

Die normierte Korrelationsfunktion in **Gleichung 3.46** ist unter anderem wichtig, um relevante Zeit- und Längenskalen (z.B. der integralen Längenmaßstab) zu bestimmen (siehe unten). Auch können hier bereits periodisch auftretende Strukturen identifiziert werden (siehe Abschnitt 5.1 und Anhang A.6). Denn ein periodisch wiederkehrendes Signal resultiert bei zeitlicher Verschiebung in der Autokorrelationsfunktion ebenfalls in einem periodischen Verlauf mit Schwankungen zwischen positiver und negativer Korrelation.

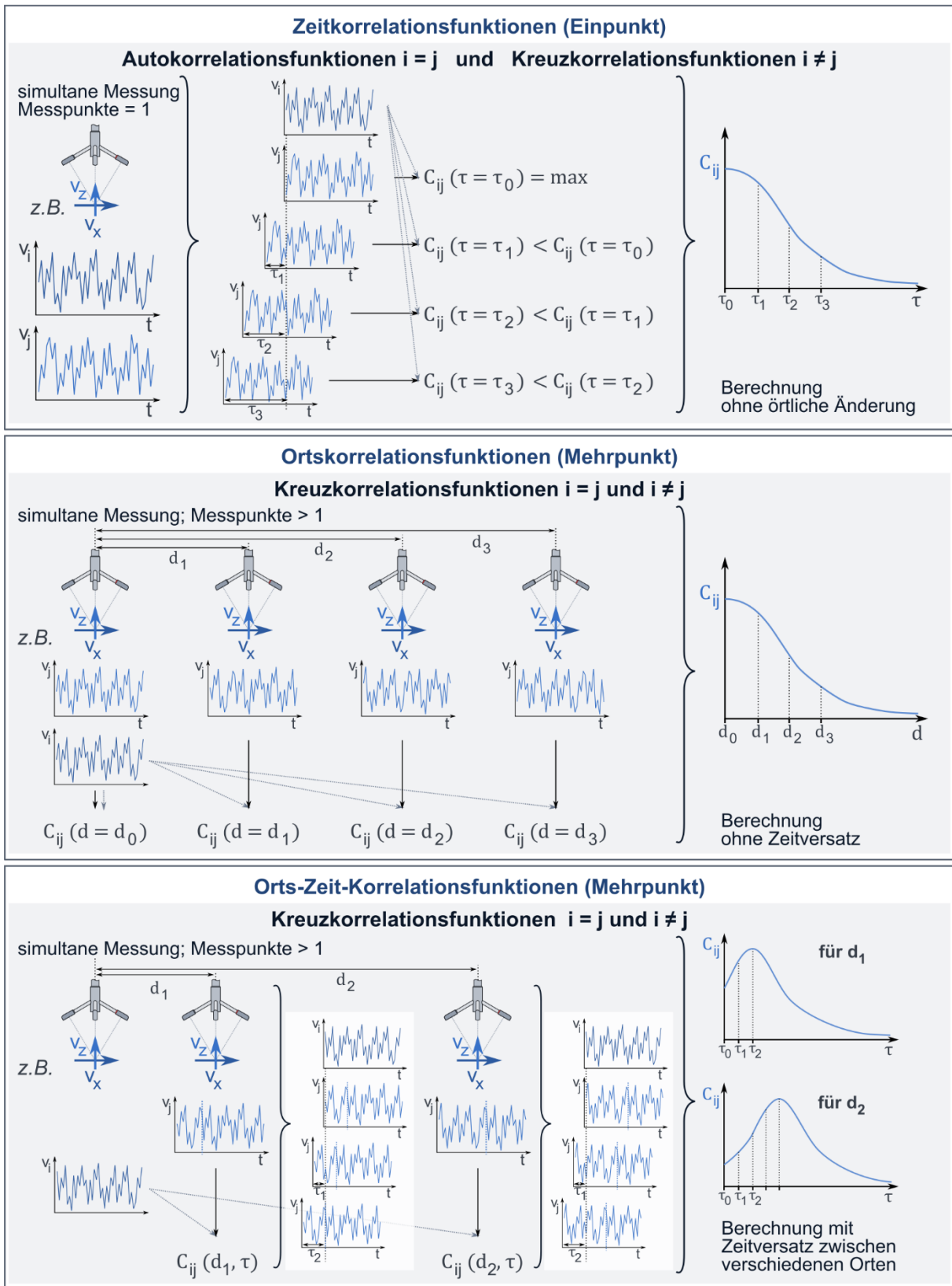


Abbildung 3.9: Grafische Darstellung der Korrelationen und Korrelationsfunktionen (hier einseitig) am Beispiel einer dreidimensionalen ADV-Geschwindigkeitsmessung (siehe Abschnitt 4.2.1); Es zeigt sich, dass aufgrund der Kombinationsmöglichkeiten für dreidimensionale Geschwindigkeitsmessungen meist Korrelationsmatrizen (je 9 Werte als 3x3-Matrix) resultieren. Der Zeitversatz ist für die bessere Darstellung größer als Δt gewählt worden und die Abbildungen sind auch in normierter Form als R_{ij} möglich.

Nach dem Wiener-Chintschin-Theorem entspricht die Fourier-Transformierte der Autokorrelationsfunktion ($i = j$) der spektralen Leistungsdichte (PSD = Power Spectral Density) eines stationären Zufallsprozesses (**Gleichung 3.47**). Als weitere Bezeichnungen sind auch Spektralfunktion, Spektraldichte, Energiespektrum oder einfach Spektrum gebräuchlich (Fiedler et al. 2003). Während also bisher der Zeitbereich (Verarbeitung von Zeitreihen) betrachtet wurde, findet nun eine Umrechnung auf den Frequenzbereich statt.

$$E_{ii}(f) = \int_{-\infty}^{\infty} C_{ii}(\tau) e^{-i2\pi f\tau} d\tau \quad \text{and} \quad C_{ii}(\tau) = \int_{-\infty}^{\infty} E_{ii}(f) e^{i2\pi f\tau} df \quad 3.47$$

mit $C_{ii}(\tau)$ = Autokorrelationsfunktion in Abhängigkeit des Zeitversatzes τ [m²/s²]
 $E_{ii}(f)$ = spektrale Leistungsdichte in Abhängigkeit der Frequenz f [m²/s²/Hz]
 f = Frequenz [Hz]
 i = imaginäre Einheit ($i = \sqrt{-1}$) [-]

Da entsprechend der eulerschen Formel die komplexe Exponentialfunktion mithilfe der trigonometrischen Funktionen dargestellt werden kann, besitzt auch die Fourier-Transformation die Form einer Korrelation zwischen der zu betrachteten Funktion (hier die Autokorrelationsfunktion) sowie den Sinus- und Cosinus-Funktionen verschiedener Frequenzen. Liegt eine gute Übereinstimmung zwischen der untersuchten Funktion und den periodischen trigonometrischen Funktionen vor, ergibt sich ein hoher Funktionswert. Da die Berechnung schrittweise in Abhängigkeit der Frequenz durchgeführt wird, kann somit das Frequenzspektrum bestimmt werden. Im vorliegenden Fall ergibt sich damit die spektrale Leistungsdichte, die angibt, wie viel Energie in einer bestimmten Frequenz des untersuchten Signals vorliegt und damit welchen Anteil der Energie bestimmte Wirbelgrößen innehaben.

Wie oben bereits erwähnt, liegen in der Regel keine kontinuierlichen Daten, sondern nur diskrete Werte vor (sowohl in der Numerik als auch in der Messtechnik). Aus diesem Grund findet die Diskrete Fourier Transformation (DFT) für diskrete Werte Anwendung. Genau genommen ist in den meisten Programmen die Fast Fourier Transformation (FFT) implementiert, welche die Fourier-Matrix vereinfacht und damit die Anzahl der notwendigen Rechenschritte deutlich verringert. **Gleichung 3.48** zeigt die diskrete Form, die durch weiteres Umformen auch in Abhängigkeit der Geschwindigkeitsfluktuationen geschrieben werden kann. Dadurch zeigt sich erneut das Maß für die Energie in der turbulenten Schwankungsbewegung ähnlich der turbulenten kinetischen Energie. Nur wird die Energie, wie bereits erwähnt, direkt einer Frequenz, damit einem Zeitmaßstab der Wirbel und über die Taylor-Hypothese wiederum einem Längenmaßstab zugeordnet.

$$\hat{E}_{ii}(f) = \Delta t \sum_{m=1}^N \hat{C}_{ii}(\tau = m\Delta t) e^{-i2\pi f(m\Delta t)} = \frac{\Delta t}{N} \left| \sum_{m=1}^N v'_{i,m} e^{-i2\pi f(m\Delta t)} \right|^2 \quad 3.48$$

mit $\hat{E}_{ii}(f)$ = diskrete, spektrale Leistungsdichte in Abhängigkeit der Frequenz f [m²/s²/Hz]

Es wird an dieser Stelle für sinnvoll erachtet, kurz auf die eben erwähnte Taylor-Hypothese einzugehen. Diese besagt, dass ein longitudinaler Wirbeltransport mit der mittleren Geschwindigkeit geschieht und sich der Wirbel dabei über kurze Distanz nicht wesentlich in seiner Form verändert. Daher wird die Hypothese auch als „Taylor’s frozen turbulence hypothesis“ bezeichnet (z.B. Fiedler et al. 2003; Herwig 2004; Nikora 2017; Romano et al. 2007). Taylor beschrieb,

dass zeitliche Änderungen an einem Punkt den Änderungen zwischen zwei Punkten, die in Richtung der mittleren Strömung auf einer Linie liegen, gleichzusetzen sind (**Gleichung 3.49**). Vereinfacht stellte er das Strömungsgebiet somit als „eingefroren“ dar, welches sich mit der konvektiven Geschwindigkeit v_c zu einem benachbarten Punkt bewegt. Dadurch wird eine Umrechnung zwischen Zeit- und Längenskalen möglich. Dies verdeutlicht wiederum den Zusammenhang zwischen eulerscher und lagrangescher Betrachtungsweise (**Abbildung 3.10**). Als erste Näherung kann angenommen werden, dass sich kleine Wirbel mit der lokalen, mittleren Strömungsgeschwindigkeit und große Wirbel mit der Hauptströmung fortbewegen (Del Álamo und Jiménez 2009). Viele Tests haben jedoch gezeigt, dass die konvektive Geschwindigkeit in einigen Fällen von der mittleren Geschwindigkeit abweicht (z.B. bei wandnahen Strömungen, Romano et al. 2007), weshalb vor allem für wandnahe Scherschichten viele weitere Ansätze für eine genauere Berechnung entwickelt wurden (z.B. Del Álamo und Jiménez 2009; Heskestad 1965; Romano 1995; Ståhl Wernersson und Trägårdh 2000). Zu beachten ist stets, dass die Gültigkeit der Taylor-Hypothese mit der Entfernung sowie steigender Turbulenz abnimmt.

$$\frac{\partial \Psi}{\partial t} = -v_c \frac{\partial \Psi}{\partial x_i} \tag{3.49}$$

mit Ψ = Feldgröße (z.B. Geschwindigkeit oder Druck)
 v_c = mittlere Transportgeschwindigkeit (konvektive Geschwindigkeit) der Wirbel bzw. der eingefrorenen Wirbelstruktur [m/s]

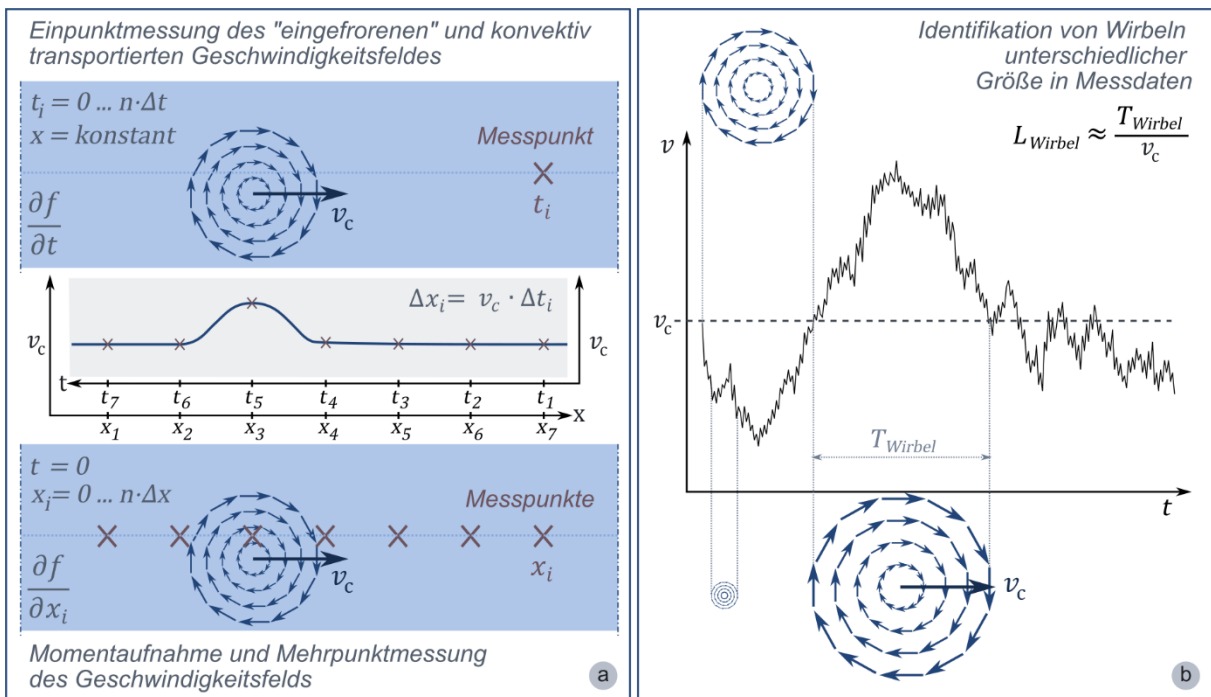


Abbildung 3.10: Zur Taylorhypothese: (a) Gegenüberstellung der zeitlichen (oben) und räumlichen (unten) Messung an einem stark vereinfachten Beispiel; (b) Beispiel zur Interpretation und Identifikation von Wirbeln in realen Messdaten ((b) in Anlehnung an Admiraal 2017)

Um nun wiederum an die spektrale Leistungsdichte (die Fourier-Transformierte der Autokorrelation) anzuknüpfen, ist es wichtig auf die zentralen Erkenntnisse von Lewis F. Richardson (1881-1953) und Andrei N. Kolmogorov (1903-1987) einzugehen. Beide Wissenschaftler beschrieben den Zerfall von Wirbeln. Richardson verfasste dazu den berühmten Vers, der in fast jedem Fachbuch zu finden ist und die physikalischen Zusammenhänge gut wiedergibt:

„Big whorls have little whorls,
Which feed on their velocity;
Little whorls have lesser whorls,
And so on to viscosity.”

Dies zeigt das in der Strömung vorhandene Spektrum an Wirbelgrößen. Richardson beschreibt die Energieumwandlung in der „Energiekaskade“ in verschiedenen Skalen: Die größten Wirbel entnehmen ihre Energie aus der Bewegung der mittleren Geschwindigkeit und entsprechend den charakteristischen Abmessungen des Strömungsgebietes. Die Wirbel gehen in immer kleinere Strukturen über, wobei stets die Trägheitskraft dominiert, bis die Bewegungsenergie aufgrund der Viskosität dissipiert wird. Dieser Energietransport bis hin zur Dissipation kann durch das oben beschriebene Leistungsspektrum der turbulenten Strömung visualisiert werden. Dieses wird jedoch meist nicht in Abhängigkeit der Frequenz, sondern in Abhängigkeit der Kreiswellenzahl⁴³ ($\kappa = 2\pi f/v_c$) dargestellt – also nicht im Zeit-, sondern im Längenbereich. Die räumliche Betrachtung gibt folglich Aufschluss über den Wirbeldurchmesser. Da diese Darstellung oft messtechnisch nur mit großem Aufwand umsetzbar ist, findet auch eine Umrechnung vom Frequenzspektrum auf das Wellenzahlspektrum mithilfe der Taylor-Hypothese statt (Admiraal 2017; Romano et al. 2007). Nach Nezu und Nakagawa (1993) kann mit begrenzter Anwendbarkeit folgende Umrechnung stattfinden:

$$\hat{E}_{ii}(\kappa) = \left(\frac{v_c}{2\pi}\right) \hat{E}_{ii}(f) \quad \text{mit } \kappa = \frac{2\pi f}{v_c} \quad 3.50$$

mit $\hat{E}_{ii}(\kappa)$ = diskrete, spektrale Leistungsdichte
in Abhängigkeit der Kreiswellenzahl κ [m³/s³/Hz]

Der Verlauf des Spektrums weist für alle turbulenten Strömungen einen ähnlichen, charakteristischen Verlauf auf (**Abbildung 3.11**). Richardson teilte ihn in drei Bereiche unterschiedlicher Wirbelgrößen ein und Kolmogorov setzte diese Arbeit fort, wobei er gewisse Gesetzmäßigkeiten im Verlauf der Kaskade fand.

Die drei genannten Bereiche bilden sich nur bei ausreichend großen Reynoldszahlen deutlich aus, die bei natürlichen Strömungen in der Regel vorliegen, und können eingeteilt werden in: Turbulenzproduktion (große energietragende Wirbel), Trägheitsbereich (Inertialbereich) und Dissipationsbereich (Dissipation der kleinsten Wirbel). Im Trägheitsbereich findet ein Energietransfer von großen zu kleinen Skalen statt, wobei der Verlauf der spektralen Leistungsdichte in diesem Bereich nach Kolmogorov einer konstanten Steigung unterliegt: $E(\kappa) \propto \kappa^{-5/3} \varepsilon^{2/3}$ (5/3-Gesetz; eng. *Kolmogorov's -5/3 power law*). Dieses Kriterium wird oft auch bei der Aufbereitung von Messdaten zur Filterung und Bewertung der Güte der Daten genutzt.

Den einzelnen Bereichen können weiterhin verschiedene Längen- bzw. Zeitskalen zugeordnet werden. Zusätzlich sind die größten Wirbelstrukturen aufgrund der Systemgeometrie in ihrer Größe begrenzt (z.B. durch die Wassertiefe) oder befinden sich in einer ähnlichen Größenordnung wie die der Strukturen (z.B. Wirbelablösungen hinter Zylindern mit ähnlichem Durchmesser).

⁴³ Die Kreiswellenzahl wird in der Literatur in der Regel auch mit „k“ bezeichnet, was etwas ungünstig gewählt ist, da dieses Symbol auch für die turbulente kinetische Energie verwendet wird. Des Weiteren ist zu berücksichtigen, dass die Begriffe „Wellenzahl“ und „Kreiswellenzahl“ in der Literatur oft synonym verwendet werden, obwohl sie sich um den Faktor 2π unterscheiden.

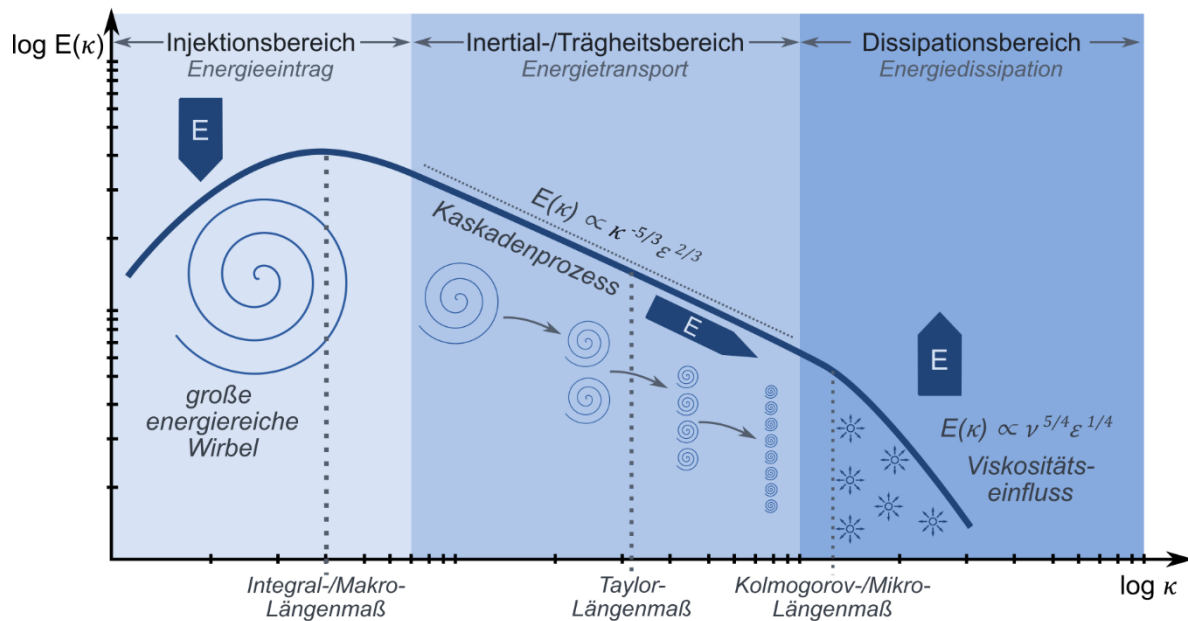


Abbildung 3.11: Charakteristisches, doppellogarithmisch aufgetragenes Spektrum der turbulenten kinetischen Energie: vom Energieeintrag auf großen Wirbelskalen über den Zerfallsprozess innerhalb der Kaskade bis hin zur Umwandlung der Bewegungsenergie in Wärme

Neben dieser extern bestimmten Limitation der Wirbelgrößen, können die folgenden charakteristischen Längen- und Zeitskalen definiert werden (Nikora 2017; Romano et al. 2007):

- *Integrallängenmaß Λ und integraler Zeitmaßstab τ_Λ :* $\Lambda = \tau_\Lambda \cdot v_c$ – Diese stellen die größten energietragenden Strukturen dar, die ihre Energie direkt aus der mittleren Strömung erhalten. Im Englischen wird der Zeitmaßstab oft als „large eddy turnover time“ bezeichnet. Das Maß lässt sich aus dem Integral über die normierte Autokorrelation bestimmen. Da die großen Strukturen eine große Selbstähnlichkeit aufweisen, sind diese in der Strömung durch die Autokorrelation am längsten nachweisbar, bevor das Signal dekorreliert. Aufgrund des meist limitierten Datenumfangs, der asymptotischen Annäherung an die x-Achse und der teils leichten Schwankung um die x-Achse, kann eine Flächenberechnung bis zum ersten Nulldurchgang beschränkt werden (z.B. Garcia et al. 2006; Ståhl Wernersson und Trägårdh 2000). Bei periodischen Anteilen, die sich als große sinus-förmige Schwankungen darstellen, ist ein anderes Vorgehen sinnvoll, wie z.B. die Integration bis zum ersten lokalen Minimum (Romano et al. 2007).

$$\tau_\Lambda = \int_0^\infty R_{ii}(\tau) d\tau \quad \text{bzw.} \quad \tau_\Lambda = \int_0^{R_{ii}=0} R_{ii}(\tau) d\tau$$

- *Taylor-Längenmaß λ_T und Taylor-Zeitmaß τ_λ :* Die Taylor Mikroskala ist ein Maß (zeitlich oder räumlich) für die mittleren Wirbelgrößen im Trägheitsbereich – zwischen dem integralen Maß und der Kolmogorov Mikroskala. Sie spielt eher eine untergeordnete Rolle und lässt sich aus dem Schnittpunkt des Taylor-Polynoms zweiter Ordnung der normierten Autokorrelation an der Entwicklungsstelle r bzw. $\tau \rightarrow 0$ mit der x-Achse ($R_{ii} = 0$) bestimmen. Die Ermittlung aus Messdaten erweist sich bspw. aufgrund der diskreten Daten sowie der Frage nach der Anzahl notwendiger Daten um den Nullpunkt als komplex (Romano et al. 2007).

$$0 \approx 1 + \lambda_T \left. \frac{dR_{ii}}{dr_1} \right|_{r_1=0} + \frac{\lambda_T^2}{2} \left. \frac{d^2 R_{ii}}{dr_1^2} \right|_{r_1=0} \quad \text{bzw.} \quad 0 \approx 1 + \tau_\lambda \left. \frac{dR_{ii}}{d\tau_1} \right|_{\tau_1=0} + \frac{\tau_\lambda^2}{2} \left. \frac{d^2 R_{ii}}{d\tau_1^2} \right|_{\tau_1=0}$$

- *Kolmogorov-Längenmaß η und Kolmogorov-Zeitmaß τ_η* : Die Kolmogorov Mikroskala ist ein Maß für die kleinsten Strukturen, deren Energie aufgrund der Viskosität des Fluids in Wärme und Schall umgewandelt wird – ein Maß für die Dissipation.

$$\eta = \left(\frac{v^3}{\bar{\varepsilon}} \right)^{\frac{1}{4}} \quad \text{bzw.} \quad \tau_\eta = \left(\frac{v}{\bar{\varepsilon}} \right)^{\frac{1}{2}}$$

$$\bar{\varepsilon} = \frac{1}{2} v \overline{\left(\frac{\partial v'_i}{\partial x_j} + \frac{\partial v'_j}{\partial x_i} \right)^2}$$

Bisher fand die Betrachtung in einer Koordinatenrichtung und für eine Geschwindigkeitskomponente statt. Werden die Untersuchungen auch mit anderen Richtungen und Komponenten durchgeführt, können entsprechend auch Aussagen über die Form und Ausdehnung der Wirbelstrukturen getätigt werden. Wenn z.B. die longitudinalen und transversalen Skalen ungefähr die gleiche Größe besitzen und wesentlich größer sind als die vertikalen, dann kann davon ausgegangen werden, dass die Struktur die Form einer Disk annimmt (Romano et al. 2007). Aus den Erläuterungen wird ebenfalls ersichtlich, dass es für skalare Größen drei und für vektorielle Größen neun verschiedene Skalen zu bestimmen gibt.

Strukturelle Charakterisierung der Turbulenz

Gegenüber den zuvor genannten eher abstrakten Beschreibungen, werden bei der strukturellen Charakterisierung, wie der Name vermuten lässt, zusammenhängende turbulente Wirbelstrukturen und Muster identifiziert. Diese werden als kohärente Strukturen bezeichnet, was bereits den Aspekt der wiederkehrenden Schwankungen verdeutlicht. „Eine kohärente Struktur kann grob als ein langlebiges dreidimensionales Strömungsgebiet bezeichnet werden, über das mindestens eine fundamentale Strömungsgröße eine signifikante Korrelation mit sich selbst oder einer anderen Variable innerhalb eines bestimmten zeitlichen und/oder räumlichen Abschnitts aufweist.“ [übersetzt aus dem Englischen] (Nikora 2017) Weiterhin schreiben Constantinescu et al. (2017), dass sich die identifizierbaren Strukturen relativ lange in der Strömung halten, häufig wiederkehren und einen typischen Lebenszyklus besitzen. Beispiele für typische Strukturen sind in **Abbildung 3.12** zu finden. Martin und Pohl (2009) gehen auf die enorme Vielfalt dieser Strukturen ein, die man erkennen müsse, um ein Verständnis für Turbulenz zu erlangen. Unterschieden wird unter anderem zwischen wandgebundenen Strukturen, welche durch die Grenzschichtablösungen hervorgerufen werden und den Strukturen in der freien Strömung.

Oft sind Wirbelmuster bereits in Vektor- oder Stromliniendarstellungen des momentanen Strömungsgebietes erkennbar. Auch lokale Druckminima (der Druck nimmt i.d.R. zum Wirbelzentrum hin ab) oder die Vortizität können Anhaltspunkte für kohärente Strukturen sein, diese Kriterien sind jedoch nicht eindeutig. Die meisten Verfahren zur Identifikation kohärenter Strukturen sind von der lokalen Analyse des Geschwindigkeitsgradiententensors (Gleichung 3.5) abgeleitet (Constantinescu et al. 2017). Dabei wird grundsätzlich versucht, die Eigenschaften dieser Strukturen zu verstehen und diese mathematisch zu beschreiben. Erweiterte Identifikationskriterien stellen das Δ -Kriterium, das λ_2 -Kriterium und das Q-Kriterium dar (Jeong und Hussain 1995). Eine Übersicht einer Vielzahl weiterer Methoden liefert auch Holmén (2012).

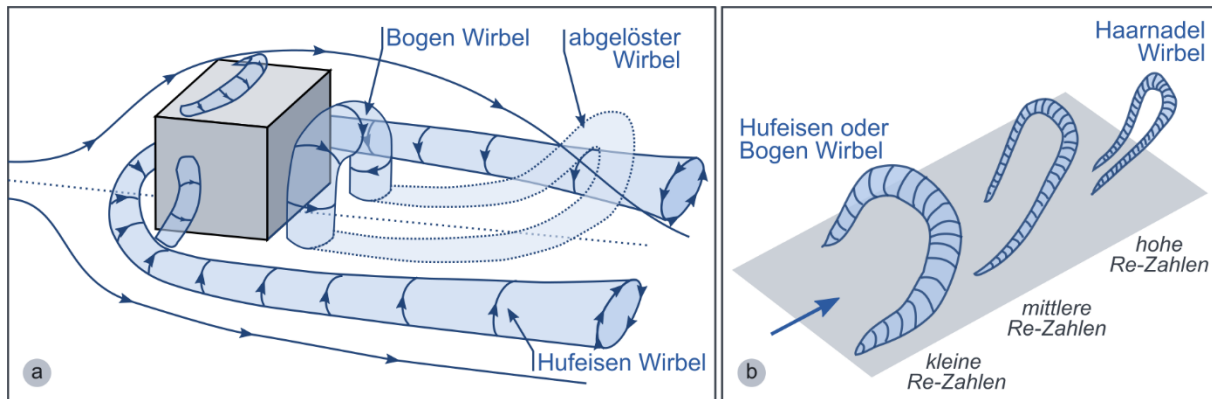


Abbildung 3.12: Beispiele für kohärente Strukturen: (a) Typische Wirbelstrukturen hinter einem Quader (leicht verändert nachgezeichnet aus Lacey und Rennie 2012 und Martinuzzi und Tropea 1993); (b) Turbulenzentwicklung an der Wand in Abhängigkeit der Reynoldszahl – je höher die Geschwindigkeit, desto schmaler die Strukturen (leicht verändert nachgezeichnet aus Robinson 1991)

Da gerade im ethohydraulischen Kontext das auf den Erkenntnissen von Hunt et al. (1988) basierende Q-Kriterium Anwendung findet, wird dieses hier kurz vorgestellt, ohne tiefer in die Thematik kohärenter Strukturen einzusteigen. Das genannte Kriterium stellt, entsprechend seiner Namensgebung, die zweite Invariante des Geschwindigkeitsgradiententensors dar und ist dadurch folgendermaßen definiert:

$$Q_{Kr} = \frac{1}{2} (\|\Omega_{ij}\|^2 - \|S_{ij}\|^2) = \frac{1}{2} \left(\left\| \frac{1}{2} \left(\frac{\partial v_i}{\partial x_j} - \frac{\partial v_j}{\partial x_i} \right) \right\|^2 - \left\| \frac{1}{2} \left(\frac{\partial v_i}{\partial x_j} + \frac{\partial v_j}{\partial x_i} \right) \right\|^2 \right) \quad 3.51$$

mit Q_{Kr} = Q-Kriterium [1/s²]
 Ω_{ij} = Wirbeltensor (siehe Gleichung 3.8)
 S_{ij} = Deformationsratentensor (siehe Gleichung 3.7)
 $\|\dots\|$ = die Norm des Tensors
 (Wurzel der Summe aller quadrierten Elemente des Tensors)

Aus der Gleichung ist ersichtlich, dass im Q-Kriterium zwei bereits in Abschnitt 3.1 vorgestellte Tensoren bilanziert werden: der Wirbeltensor und der Deformationsratentensor. Ergibt sich für das Q-Kriterium ein positiver Wert, überwiegt der Betrag der Rotation den Betrag der Deformation, weshalb Isoflächen des positiven Q-Kriteriums auch als Hüllkurven von Wirbelstrukturen definiert werden können (Dubief und Delcayre 2000). Durch die Art der Berechnung ist jedoch keine Richtungsinformation verfügbar. Weiterhin stellt die Definition eines geeigneten Wertes zur Abgrenzung der Wirbelstrukturen eine Herausforderung dar, denn die über das Q-Kriterium isolierten Strukturen werden kleiner, wenn der Grenzwert höher gesetzt wird (Dubief und Delcayre 2000). Dies wird auch dadurch ersichtlich, dass sich die räumliche Ausdehnung einer Wirbelstruktur in einem viskosen Fluid nicht klar abgrenzen lässt und deren Visualisierung damit vom vorgegebenen Grenzwert abhängt (Constantinescu et al. 2017).

3.2.5 Turbulenzursachen: Scher- und Grenzschichtströmungen

Bisher wurde nur auf die allgemeine Beschreibung der Turbulenz eingegangen, nicht aber auf deren Entstehung. Wie aus den vorhergehenden Beschreibungen zur strukturellen Charakterisierung bereits offensichtlich wird, sind Geschwindigkeitsgradienten die notwendige Bedingung für Turbulenz. Diese können bei Grenzschichten zu festen Berandungen (Wandturbulenz) oder

aber in Scherströmungen aufgrund von Geschwindigkeitsunterschieden innerhalb des Fluidkörpers (freie Turbulenz) auftreten. Unmittelbar an einer festen Berandung muss das Fluid aufgrund der Viskosität (Haftbedingung, eng. *no-slip condition*) die Geschwindigkeit dieser Berandung annehmen. Aufgrund der adhäsiven und kohäsiven Bindungskräfte, die ein einfaches Losreißen der Schichten verhindern, entsteht ein Übergangsbereich zwischen der Geschwindigkeit der festen Berandung und der Geschwindigkeit des umströmenden Fluids – die Grenzschicht (**Abbildung 3.13**). Hier zeigt sich bereits, dass im Rahmen der Ethohydraulik beide Turbulenzursachen eine Rolle spielen: Während der Fisch sich in einem freien Wasserkörper bewegt und damit der freien Turbulenz mit teils sehr großen Wirbelstrukturen ausgesetzt ist, bildet sich um seinen Körper selbst eine Grenzschicht aus. Diese kann er aufgrund der beschriebenen Viskosität sogar nutzen, um im stehenden Wasser eine Strömung zu erzeugen, die ihn seine Umgebung mithilfe seines Ferntastsinns – dem Seitenlinienorgan – abtasten lässt (Montgomery et al. 1997, siehe Abschnitt 2.2.1). Auf der anderen Seite kann der Fisch durch Absonderung von Schleim die Haftung unmittelbar an der Haut verringern (siehe Abschnitt 2.4.3).

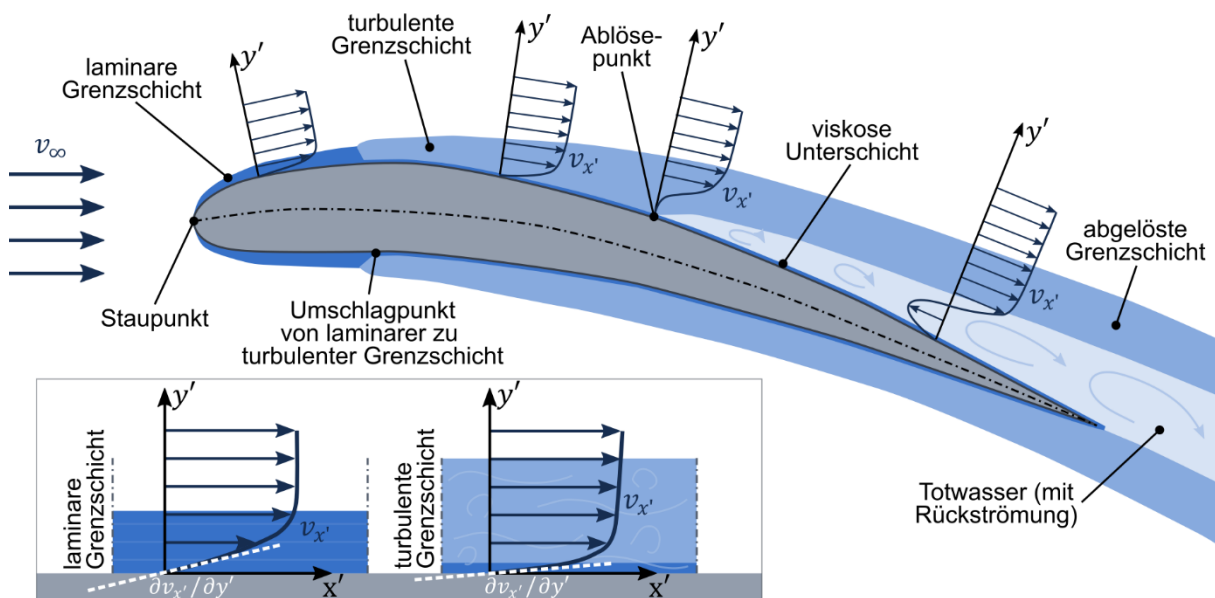


Abbildung 3.13: Beispiel für die Grenzschichtentwicklung längs eines Tragflügelprofils (in Anlehnung an Siekmann 2000)

Die Theorie der Wandturbulenz, die sogenannte Grenzschichttheorie, wurde vom deutschen Wissenschaftler Ludwig Prandtl (1904) veröffentlicht. Ist die Wand undurchlässig und nicht porös, stellt sich innerhalb der Grenzschicht eine zur Oberfläche parallele Strömung mit definiertem Geschwindigkeitsprofil ein und die senkrechte Strömungskomponente verschwindet. Dies verdeutlicht auch, warum der Druck über die Dicke der Grenzschicht annähernd konstant bleibt, während er jedoch in Richtung der Umströmung zusammen mit der Geschwindigkeit variiert (**Abbildung 3.13**). Die Grenzschicht beeinflusst durch ihre Dicke die Außenströmung, während die Außenströmung die Grenzschicht wiederum beeinflusst, indem sie ihr ihren Druck aufprägt.

Trifft eine Strömung auf einen umströmten Körper, wird die Geschwindigkeit am vordersten Punkt (dem Staupunkt, eng. *stagnation point*) null und der Druck steigt dadurch an. Es findet eine Umwandlung von kinetischer Energie in Lageenergie statt. Beim Umströmen muss die Geschwindigkeit langsam wieder ansteigen, sodass sich zunächst eine laminare, in parallelen Bah-

nen verlaufende, Grenzschicht mit geringer Geschwindigkeit ausbildet (lineares Widerstandsgesetz). Aufgrund der Querschnittseinengung durch den Körper steigt die Geschwindigkeit bei der Umströmung langsam an, sodass beim Erreichen eines ausreichend hohen Wertes ein Umschlag zu einer turbulenten Grenzschicht stattfinden kann. Weiterhin zeigen turbulente Grenzschichten aufgrund von queren Impulsaustausch ein völligeres Geschwindigkeitsprofil mit größerem Gradienten (quadratisches Widerstandsgesetz) in unmittelbarer Wandnähe, d.h. es liegen höhere Geschwindigkeiten und damit eine höhere kinetische Energie in der Grenzschicht vor. Dies führt wiederum dazu, dass die Schubspannung am Körper und damit der Reibungswiderstand zwischen Fluid und Oberfläche vergrößert wird.

Jedoch sind gerade die turbulenten Grenzschichten erwünscht, da sie aufgrund ihres höheren Energieaustausches mit der Außenströmung zu einer späteren Grenzschichtablösung (eng. *flow separation*) vom Körper führen. Solange die Geschwindigkeit bei der Umströmung ausreichend klein oder die Viskosität⁴⁴ ausreichend groß ist, kann die Grenzschicht der Kontur folgen, andernfalls kann es zur Ablösung kommen. Bei stromlinienförmigen Körpern (z.B. einem Fischkörper) ist die Gefahr der Ablösung grundsätzlich geringer. Im Zusammenhang mit Fischen geht Anderson et al. (2001) näher auf das Thema ein. Die höhere Energie bei der turbulenten Umströmung kann dem umgekehrten Druckgradienten (positiver Druckgradient), der im Englischen als „adverse pressure gradient“ bezeichnet wird, entgegenwirken und den Ablösepunkt der Strömung damit zu einem weiter stromab gelegenen Punkt verschieben. Die Ablösung findet an dem Punkt statt, an dem die Tangente an das Geschwindigkeitsprofil an der Oberfläche und damit die Wandschubspannung einen Wert von null einnimmt, d.h. senkrecht zur Wand steht (**Gleichung 3.52** und **Abbildung 3.13**). Durch die Ablösung kommt es zur Rezirkulation hinter dem Körper und aufgrund der großen Turbulenz im Nachlauf zur Energieumwandlung mit dortigem Druckabfall. Dadurch erhöht sich der Druckwiderstand.

$$\tau_{Wand} = \eta \left(\frac{\partial v_{x'}}{\partial y'} \right)_{Wand} \quad 3.52$$

mit τ_{Wand} = Wandschubspannung; Grenzschichtablösung, wenn $\tau_{Wand} = 0$ [N/m²]
 η = dynamische Viskosität [N·s/m²]
 $v_{x'}$ = Geschwindigkeit parallel zur Oberfläche/Wand (siehe Abbildung 3.13) [m/s]
 y' = Koordinatenrichtung senkrecht zur Oberfläche/Wand [m]

Es wird der Zusammenhang deutlich, dass Geschwindigkeit und Viskosität bei der Formbildung der Grenzschicht eine entscheidende Rolle spielen. Durch die Bilanz der Trägheitskraft und der Reibungskraft, die maßgeblich durch die genannten Größen beeinflusst werden, ergibt sich die Reynoldszahl (Re, siehe Abschnitt 3.2.6) als dimensionslose Kennzahl zur Charakterisierung des Strömungszustandes. Je Größer die Reynoldszahl, desto größer wird der Einfluss der Außenströmung auf die Grenzschicht und desto schmaler wird diese daher. Für einen Fisch bedeutet dies beispielsweise, dass die freien Epidermalneuromasten auf der Haut bei geringerer Grenzschichtdicke stärker in die Außenströmung ragen und damit höheren Geschwindigkeiten ausgesetzt sind.

Für den Geschwindigkeitsverlauf über die Höhe oder Dicke der Grenzschicht wurde ein weitgehend universelles Geschwindigkeitsprofil für turbulente, wandgebundene Strömungen mithilfe

⁴⁴ Wobei die Viskosität für Wasser als Stoffeigenschaft annähernd konstant ist und in Abhängigkeit der Temperatur nur geringfügig schwankt.

des dimensionslosen Wandabstandes und der dimensionslosen Geschwindigkeit definiert. Dieses sogenannte logarithmische Wandgesetz (eng. *law of the wall*) wird oft in numerischen Simulationen eingesetzt, um den wandnahen Bereich zu modellieren, ohne ihn räumlich im Detail in kleinste Elemente auflösen zu müssen.

Im Rahmen dieser Arbeit spielt die Grenzschichttheorie nur eine untergeordnete Rolle und es soll an dieser Stelle lediglich ein genereller Einblick in das Vorliegen einer solchen Schicht bei der Umströmung des Fischkörpers gegeben werden. Für einen Einstieg zum Verständnis der zwölf grundlegenden Grenzschichteigenschaften sowie erster formeltechnischer Ansätze wird bspw. auf Siekmann (2000) und Herwig (2016) verwiesen. Einen sehr detaillierten Einblick geben hingegen Prandtl et al. (1990) sowie Schlichting und Gersten (2006).

Turbulenz entsteht also aufgrund einer Störung in der Strömung. Je nachdem, ob die Viskosität stark genug ist, um diese Störung wieder einzudämmen oder ob die Wirkung der trägen Wassermasse überwiegt, kann sich diese Störung dann weiter ausbreiten oder nicht (Stabilitätstheorie).

3.2.6 Dimensionslose Kennzahlen

In der Strömungsmechanik gibt es einige dimensionslose Kennzahlen, die charakteristische physikalische Vorgänge beschreiben. Sie stammen aus der Ähnlichkeitsmechanik (Dimensionsanalyse) und dienen dazu, physikalische Vorgänge unterschiedlicher Ausdehnung und Stärke vergleichbar zu machen. Gazzola et al. (2014) zeigen die Anwendung sogar über verschiedene Tierarten und Größenskalen hinaus.

Anknüpfend an obige Erläuterungen wird hier zunächst die **Reynoldszahl** (nach Osborne Reynolds, 1842-1912) genannt. Durch sie findet ein Vergleich zwischen Trägheitskräften, beschrieben durch eine charakteristische Länge L_{char} sowie eine charakteristische Geschwindigkeit v_{char} , und Reibungskräften, beschrieben durch die Viskosität ν , statt. Die charakteristischen Größen müssen jeweils in Abhängigkeit des untersuchten Strömungsproblems sinnvoll definiert werden. Mithilfe der Reynoldszahl kann dann bestimmt werden, ob viskose Kräfte oder Trägheitskräfte für eine Fragestellung dominieren.

$$Re = \frac{v_{char} L_{char}}{\nu} \quad \text{z. B.} \quad Re_F = \frac{v_F L_F}{\nu} \quad 3.53$$

mit	Re	= Reynoldszahl	[-]
	Re_F	= Fisch-Reynoldszahl	[-]
	v_{char}	= charakteristische Geschwindigkeit	[m/s]
	v_F	= Schwimmgeschwindigkeit eines Fisches	[m/s]
	L_{char}	= charakteristische Länge	[m]
	L_F	= Länge eines Fisches	[m]
	ν	= kinematische Viskosität	[m ² /s]

Für ein Gerinne kann dadurch definiert werden, wann die Strömung laminar ist und wann turbulent. Bei der laminaren Strömung in parallelen Bahnen können die kohäsiven Kräfte (Viskosität) kleine Störungen in der Strömung wieder ausgleichen, was bei der turbulenten Strömung nicht möglich ist, wodurch die Turbulenz fortschreitet. Nach neuesten Erkenntnissen liegt der kritische Wert Re_{krit} für die Transition in Rohren (mit dem Rohrdurchmesser als charakte-

ristische Länge) bei 2040 ± 10 (Avila et al. 2011). Für Gerinneströmungen wird derselbe Grenzwert angesetzt, jedoch entspricht die charakteristische Länge dem vierfachen hydraulischen Radius. Die im Wasserbau betrachteten Strömungen liegen in der Regel im Bereich sehr großer Reynoldszahlen und sind daher hochturbulent. Für umströmte Körper, bei denen die charakteristische Länge der Körperlänge entspricht, gelten wiederum andere Grenzwerte.

Von der biologischen Seite betrachtet wurde zum Beispiel eine Fisch-Reynoldszahl eingeführt (siehe **Gleichung 3.53**, rechts): bei Werten < 1 dominieren die Viskositätskräfte und bei Werten > 1000 die Trägheitskräfte. Im mittleren Wertebereich von 1 bis 1000 sind beide Kräfte von Bedeutung (Lauder und Tytell 2006; Videler 1993). Je kleiner ein Fisch ist und je langsamer er schwimmt, desto größeren Einfluss besitzt folglich die Viskosität.

Eine weitere dimensionslose Kennzahl ist die **Froudezahl** (nach William Froude, 1810-1879), die Trägheits- und Schwerekräfte bilanziert:

$$Fr = \frac{v_{char}}{\sqrt{g \cdot L_{char}}} \quad \text{z.B.} \quad Fr_F = \frac{v_F}{\sqrt{g \cdot L_F}} \quad 3.54$$

mit Fr = Froudezahl [-]
 Fr_F = Fisch-Froudezahl [-]
 g = Erdbeschleunigung [m²/s]

In Gerinneströmungen definiert die Froudezahl, unter Verwendung der Wassertiefe als charakteristische Länge und der mittleren Strömungsgeschwindigkeit als charakteristische Geschwindigkeit, den Fließzustand: bei $Fr < 1$ bezeichnet man den Zustand als strömend und bei $Fr > 1$ als schießend. Im strömenden Zustand ist die Ausbreitungsgeschwindigkeit der durch eine Störung erzeugten Oberflächenwellen im Nenner größer als die Strömungsgeschwindigkeit im Zähler, sodass sich die Wellen auch stromaufwärts ausbreiten können. Im schießenden Zustand können sich die Wellen nur mit der Strömung ausbreiten.

Auch diese Zahl wurde bereits im Bereich der fischökologischen Anwendung adaptiert (z.B. Nikora et al. 2003). Hier wird sie jedoch eher als eine Art dimensionslose Schwimmgeschwindigkeit des Fisches verwendet. Daher könnte an dieser Stelle der Bezug zur Schiffs-Froudezahl gezogen werden, bei der die Froudezahl das auftretende Wellenmuster durch die Fahrt des Schiffes beschreibt (Herwig 2004). Teilweise wird auch die rechte Seite der Gleichung in quadriert Form dargestellt (Webb 1975).

Die dritte im Bereich der Ethohydraulik relevante dimensionslose Kennzahl wurde bereits in Abschnitt 2.4.3 im Zusammenhang mit einer effizienten Fortbewegung aufgegriffen – die **Strouhalzahl**⁴⁵ (nach Vincent Strouhal, 1950-1922):

$$St = \frac{f_W L_{char}}{v_{char}} \quad \text{bzw.} \quad St_F = \frac{f_F a_F}{v_F} \quad 3.55$$

mit St = Strouhalzahl [-]
 St_F = Fisch-Strouhalzahl [-]
 f_W = Wirbelablösefrequenz [1/s]
 f_F = Schwanzschlagfrequenz (bzw. Wirbelfrequenz) [1/s]
 a_F = Amplitude der Schwanzspitze [m]

⁴⁵ In deutscher Literatur findet man meist die Abkürzung Sr für die Strouhal-Zahl, um Verwechslungen mit der dimensionslosen Stanton-Zahl zu vermeiden. In der analysierten englischsprachigen Literatur wurde ausschließlich die Abkürzung St verwendet, weshalb dies hier beibehalten wurde.

In der Natur kommt es oft zu niederfrequenten, periodischen Schwingungen durch Strömungsphänomene, die durch die Strouhalzahl charakterisiert werden können. Sie nimmt dabei in Abhängigkeit der Reynoldszahl einen abschnittsweise festen Wert an. Im unterkritischen Bereich liegt dieser bei circa 0,21 und im überkritischen Bereich bei circa 0,27 (Herwig 2004). Ein klassisches Beispiel sind die periodischen Ablösungen der Grenzschicht an einem Zylinder und damit die Ausbildung der Kármán'schen Wirbelstraße. Wie bereits erwähnt, liegt auch das Maximum der Schwimmeffizienz in einem Wertebereich von 0,25 bis 0,35. Die Nutzung dieses Wertebereichs, gerade im Bereich der Dauerschwimgeschwindigkeit, konnte an zahlreichen Fischen nachgewiesen werden.

3.2.7 Strömungswiderstand

Aus den bisherigen Erläuterungen wird deutlich, dass die Grenzschicht, die Körperform und -bewegung sowie die vorliegenden Strömungsbedingungen maßgeblichen Einfluss auf die auf einen Körper wirkenden Kräfte haben. Bezugnehmend auf Abschnitt 2.4.3 wird an dieser Stelle ein kurzer Einblick in die Berechnung der Widerstände gegeben, welche beispielsweise ein Fisch bei der Fortbewegung überwinden muss.

Der Widerstand wird als die Kraft definiert, die in Richtung der ungestörten Strömung auf einen Körper wirkt. Die senkrecht auf der ungestörten Strömung stehende und nach oben wirkende Kraft wird hingegen als Auftrieb bezeichnet. An dieser Stelle wird sich jedoch auf den Widerstand beschränkt, der dem vom Fisch erzeugten Schub genau entgegengesetzt wirkt. Er unterteilt sich in verschiedene Arten, von denen an dieser Stelle die folgenden relevant sind:

- *Reibungswiderstand*: aufgrund kohäsiver und adhäsiver Kräfte entsteht an einer Oberfläche mit Geschwindigkeitsgradienten zur freien Außenströmung eine Schubspannung (siehe Abschnitt 3.2.5), welche auf diese Oberfläche eine Kraft ausübt. Für den Reibungswiderstand sind lediglich die in Richtung der ungestörten Anströmung wirkenden Kraftanteile relevant.
- *Druckwiderstand*: Aufgrund der An- und Umströmung entsteht entlang der Körperoberfläche eine Druckverteilung (Normalspannungen), welche senkrecht zu dieser Fläche eine Kraft ausübt (diese wird teilweise auch als Formwiderstand bezeichnet). Für den Druckwiderstand sind lediglich die in Richtung der ungestörten Anströmung wirkenden Kraftanteile relevant.
- *induzierter Widerstand*: Aufgrund der Umströmung eines Körpers mit begrenzter Ausdehnung entstehen Randwirbel, die den induzierten Widerstand darstellen (vor allem in der Luftfahrt beim Auftrieb relevant).

Die verschiedenen Größen können dann zum Gesamtwiderstand aufsummiert werden.

Zur Untersuchung der Widerstände werden in der Regel experimentelle Tests in einem Strömungskanal durchgeführt und ein dimensionsloser Widerstandsbeiwert bestimmt. Dieser kann zum einen als globaler (oberflächengemittelter) Wert $c_{w,I}$ vorliegen und ist in Tabellenwerken als einzelner Wert in Bezug zu einer bestimmten Form zu finden (**Gleichung 3.56**). Zum anderen kann er als lokaler Beiwert $c_{w,i}$ (hier gekennzeichnet durch kleine Indizes) genutzt werden, der für einzelne Flächenelemente entlang einer Oberfläche bestimmt wird (**Gleichung 3.57 und 3.58**). Die globalen Beiwerte ergeben sich theoretisch aus der Integration der lokalen Beiwerte über die Oberfläche des Körpers (siehe z.B. Prandtl et al. 1990). Die Beiwerte stellen

damit einen dimensionslosen Widerstand dar. Weiterhin ermöglichen sie im Rahmen der Ähnlichkeitsmechanik eine Übertragbarkeit auf verschiedene Größenskalen und sind von der Reynoldszahl abhängig. Bei der Verwendung der globalen Form in Verbindung mit Tabellenwerten muss stets darauf geachtet werden, welche Fläche (senkrecht projizierte Fläche, Oberfläche) für die Umrechnung auf den Widerstand zu verwenden ist. **Gleichung 3.59** kann ebenfalls aus der Bernoulli-Gleichung hergeleitet werden. Der allgemeine Geschwindigkeits- und Druckverlauf ist in **Abbildung 3.14** dargestellt.

$$\text{Allgemeine globale Form: } c_{W,I} = \frac{F_{W,i}}{\underbrace{\frac{1}{2} \rho v_{\infty}^2}_{\text{Staudruck}} A_c} \quad 3.56$$

$$\text{lokaler Reibungswiderstandsbeiwert: } c_{w,r} = \frac{\tau_{Wand}}{\frac{1}{2} \rho v_{\infty}^2} \quad 3.57$$

$$\text{lokaler Druckwiderstandsbeiwert: } c_{w,d} = \frac{p - p_{\infty}}{\frac{1}{2} \rho v_{\infty}^2} = \frac{\Delta p}{\frac{1}{2} \rho v_{\infty}^2} \quad 3.58$$

mit	$c_{W,I}$	= (globaler) Widerstandsbeiwert	[-]
	$c_{w,i}$	= lokaler Widerstandsbeiwert ($c_{w,ges} = c_{w,R} + c_{w,D}$)	[-]
	$F_{W,i}$	= Widerstandskraft	[N]
	ρ	= Dichte des Fluids	[kg/m ³]
	v_{∞}	= ungestörte Geschwindigkeit des Fluids	[m/s]
	A_c	= charakteristische Fläche (i.d.R. eine projizierte Fläche)	[m ²]
	τ_{Wand}	= Wandschubspannung (siehe Gleichung 3.52)	[N/m ²]
	p	= thermodynamischer/strömungsmechanischer Druck	[N/m ²]
	p_{∞}	= thermodynamischer/strömungsmechanischer Druck der ungestörten Strömung	[N/m ²]

Platzhalter I bzw. i im Index: R bzw. r = Reibung; D bzw. d = Druck; ges = gesamt

Für den Druckverlauf ist in **Abbildung 3.14** ergänzend eine zweite Achse eingezeichnet, um den Zusammenhang zum dimensionslosen, lokalen Druckwiderstandsbeiwert zu veranschaulichen. In Veröffentlichungen wird diese Art der Darstellung vielfach genutzt, um eine universelle Form zu beschreiben (z.B. Hassan 1985; Lucas et al. 2020; Ristroph et al. 2015). Durch den Bezug zur ungestörten Strömung kann eine Differenzierung vorgenommen in: Bereiche, die einen „Unterdruck“ darstellen und negativ sind, sowie Bereiche, die einen „Überdruck“ darstellen und positiv sind.

Die Berechnung des unmittelbar auf einen Körper wirkenden Widerstands kann mithilfe gemessener oder numerisch simulierter Daten erfolgen. Dafür wird die Oberfläche in viele Flächenelemente eingeteilt und jeweils die auf diese Elemente wirkenden Teilkräfte bestimmt (**Abbildung 3.15**). Zu beachten ist, dass nur die Komponente der Kraft, die in Richtung der ungestörten Anströmung zeigt (hier mit x_{∞} definiert), als Widerstand definiert ist (Herwig 2004).

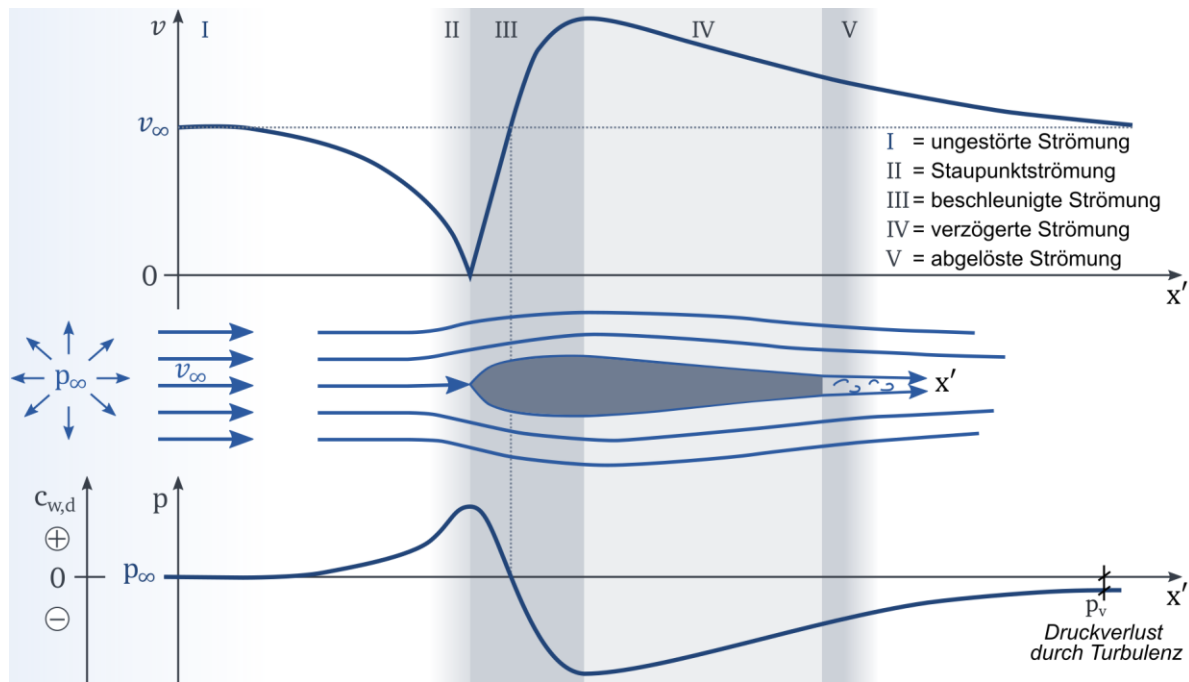


Abbildung 3.14: Geschwindigkeits- und Druckverlauf bei der Umströmung eines strömungsgünstigen Profils: Entscheidend für den Druckwiderstand sind die Bereiche II und V und für den Reibungswiderstand die Bereiche III und IV (in Anlehnung an Siekmann 2000; Surek und Stempin 2017).

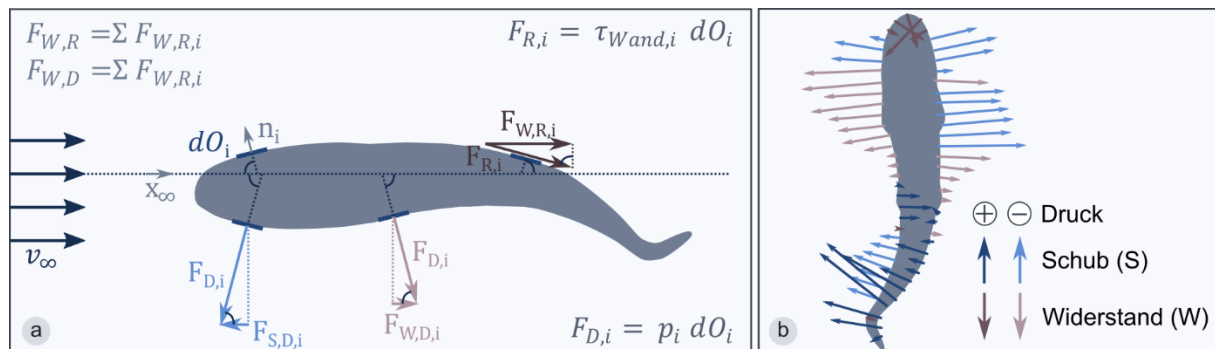


Abbildung 3.15: Zur Ermittlung des Widerstands: (a) Bestimmung des Reibungs- und Druckwiderstands auf einzelne Oberflächenelemente; (b) Beispiel aus Lucas et al. (2020) zur Druckkraft auf einen schwimmenden Fischkörper und deren Wirkung als Schub oder Widerstand – zur Berechnung des Gesamtwiderstands müssen entsprechend (a) nur die in Richtung der ungestörten Anströmung verlaufenden Komponenten berücksichtigt werden.

Für den Reibungswiderstand wird die Schubspannung unmittelbar an der Oberfläche über diese integriert (in diskretisierter Form als Summe), wie im Oberflächenintegral in **Gleichung 3.59** dargestellt ist (nach Prandtl et al. 1990). Analog wird der Druckwiderstand entsprechend **Gleichung 3.60** bestimmt. Die trigonometrischen Funktionen dienen der Umrechnung auf die Kraftanteile in Richtung der ungestörten Anströmung und beziehen sich auf den Winkel zwischen genannter Richtung (\vec{x}_∞) und dem Normaleneinheitsvektor auf die Oberfläche des Körpers (\vec{n}). Berücksichtigt werden jedoch nur Kräfte in Richtung der ungestörten Anströmung $|\vec{x}_\infty$.

$$F_{W,R} = \iint \tau_{Wand} \sin(\vec{x}_\infty, \vec{n}) |_{\vec{x}_\infty} dO = c_{W,R} \cdot \frac{1}{2} \rho v_\infty^2 \cdot O_{pro,\parallel} \quad 3.59$$

$$F_{W,D} = \iint p \cos(\vec{x}_\infty, \vec{n})|_{\vec{x}_\infty} dO = c_{W,D} \cdot \frac{1}{2} \rho v_\infty^2 \cdot O_{pro,\perp} \quad 3.60$$

mit	$F_{W,R}$	= Reibungswiderstand	[N]
	$F_{W,D}$	= Druckwiderstand	[N]
	\vec{n}	= Normaleneinheitsvektor an einem Oberflächenelement	[-]
	\vec{x}_∞	= Richtungsvektor der ungestörten Strömung	[-]
	dO	= Fläche des Oberflächenelements	[m ²]
	$O_{pro,i}$	= projizierte Oberfläche mit $i = \parallel$ für Projektion parallel und $i = \perp$ für Projektion senkrecht zur ungestörten Strömung als charakteristische Flächen	[m ²]

Während die Beiwerte für standardisierte Tragflügel-Profile sehr gut untersucht sind, ist dies bei Fischen aufgrund der Vielfalt nicht trivial. Für fischförmige Körper nennen Surek und Stempin (2017) einen globalen $c_{W,ges}$ -Wert von circa 0,052. Aus den Messungen von Wiegand et al. (2020) mit konservierten Fischen, die an einem Stab fixiert und in einer Strömung platziert wurden, der wiederum an ein Kraftmessgerät angeschlossen war, ergeben sich hingegen Werte von $0,73 \cdot 10^{-3}$ bis $8,94 \cdot 10^{-3}$. Diese Werte sind jedoch verglichen mit anderen Literaturwerten sehr gering (vgl. Azuma 2006, Seite 322-323). Ähnliche Versuche wurden auch in zahlreichen anderen Studien durchgeführt, um eine Widerstandskraft auf einen Fischkörper zu ermitteln.

Je nach Körperform und Oberfläche kann der Anteil des Druckwiderstands oder der des Reibungswiderstands am Gesamtwiderstand überwiegen. Bei stromlinienförmigen, gestreckten Körpern, wie einem Tragflügel (eng. *hydrofoil*), wird von einem Überwiegen des Reibungswiderstands gesprochen (z.B. Herwig 2016). Auch Surek und Stempin (2017) nennen für schlanke Körper einen ca. 5- bis 10-mal größeren Reibungswiderstandsbeiwert gegenüber dem Druckwiderstandsbeiwert. Da ein Fisch eine ähnliche Form aufweist, kann auch von ähnlichen Eigenschaften ausgegangen werden, wobei der Fischschleim den Reibungswiderstand noch weiter herabsetzen kann (siehe Abschnitt 2.4.3). Bei einigen fischbezogenen Analysen zum Widerstand bleibt der Reibungswiderstand jedoch völlig unberücksichtigt und es wird lediglich der Druckwiderstand aus dem gemessenen oder numerisch ermittelten Druck bestimmt (z.B. Lucas et al. 2020; Tack et al. 2021), was folglich nicht dem gesamten Widerstand entspricht, den ein Fisch erfährt. Aufgrund eingeschränkter Analysemöglichkeiten sind die Untersuchungen weiterhin meist nur zweidimensional ausgewertet. Experimentelle Studien erzeugen daher voraussichtlich verlässlichere Werte, da diese den Gesamtwiderstand direkt in der Strömung untersuchen.

Bei einem schwimmenden Fisch kommt außerdem erschwerend hinzu, dass dieser kein starres Objekt darstellt. Er zeigt in der Strömung komplexe Bewegungen, die wiederum die Strömung beeinflussen und wodurch sich mit jeder Momentaufnahme ein neuer Zustand einstellt. Dass ein schwimmender Fisch einen größeren Widerstand besitzt als ein lebloser, unbewegter Fisch, wurde von vielen Wissenschaftlern beschrieben. Sie unterscheiden zwischen dem Totwiderstand (eng. *dead drag*) und dem Schwimmwiderstand (eng. *swimming drag*), wobei Bone (1975) den Unterschied mit einem Faktor von circa drei benennt. Webb (1971) nennt als möglichen Grund die Grenzschichtablösung während der Bewegung. An dieser Stelle soll noch einmal auf den Zusammenhang zwischen dem Strömungszustand der Grenzschicht und den Widerständen hervorgehoben werden (Siekman 2000):

- Laminare Grenzschichten (bei kleinen Re-Zahlen) lösen sich in der Nähe des größten Körperquerschnitts ab und erzeugen damit einen großen Druckwiderstand. Aufgrund der geringen Wandschubspannung besitzen sie jedoch einen kleinen Reibungswiderstand.
- Turbulente Grenzschichten (bei großen Re-Zahlen oder bspw. auch durch Turbulatoren herbeigeführt) liegen aufgrund ihrer höheren Energie länger am Körper an und erzeugen damit einen kleinen Druckwiderstand. Aufgrund der großen Wandschubspannung besitzen sie jedoch einen großen Reibungswiderstand.

Im Rahmen aerodynamischer Untersuchungen von Tragflügeln spielt weiterhin der induzierte Widerstand eine Rolle. Dieser entsteht aufgrund der dreidimensionalen Umströmung des räumlich begrenzten Körpers, wodurch sich Randwirbel ausbilden, in die Energie eingespeist wird (Herwig 2004). Ähnliche Effekte sind auch bei Fischen zu beobachten. Umfangreiche Erläuterungen zum Strömungswiderstand von Fischen allgemein sind u.a. in Webb (1975) und Azuma (2006) zu finden.

3.3 Diskretisierung

Bisher wurden lediglich allgemeine, kontinuierliche Gleichungen in einem theoretischen kontinuierlichen Raum über eine kontinuierliche Zeit aufgestellt. Für die Anwendung im Bereich der Messtechnik oder auch der Numerik muss entsprechend eine Diskretisierung, also eine Einteilung in diskrete, endliche Einheiten, erfolgen. In **Tabelle 3.1** ist beispielhaft erläutert, was die verschiedenen Arten der Diskretisierung für die experimentelle Strömungsmessung sowie die numerische Strömungssimulation bedeuten.

Aus der Tabelle wird deutlich, dass sowohl bei der Messung als auch bei der numerischen Simulation stets ein Abwägen zwischen Zeit/Kosten und Genauigkeit notwendig ist. Oft findet man daher die Aussage: „*So grob wie möglich und so fein wie nötig*“. Ebenso ist die Diskretisierung immer von dem Untersuchungsziel und dem Untersuchungsgegenstand (z.B. bestimmte Wirbelstrukturen) abhängig.

Entsprechend muss auch eine Entscheidung zum verwendeten Messgerät, der Simulationssoftware und die zu untersuchende Dimension (1D, 2D, 3D) getroffen werden. Da Messungen oft zur Kalibrierung von numerischen Modellen verwendet werden, ist das Messen an einigen für die Untersuchung relevanten Stellen sinnvoll, am besten in für das Modell komplexen Bereichen.

Da Fische sich translatorisch in drei Richtungen bewegen können und auch die vereinfachte Abbildung von für das Fischverhalten relevanten Strömungsphänomenen (siehe z.B. **Abbildung 2.26**) in der Ebene zu Fehlinterpretationen führen kann, ist es stets zu empfehlen, Untersuchungen im dreidimensionalen Raum durchzuführen.

Tabelle 3.1: Erläuterungen zu verschiedenen Arten der Diskretisierung in der Strömungsmechanik

Diskretisierung	Experimentelle Strömungsmessung	Numerische Strömungssimulation
Räumliche Diskretisierung	<ul style="list-style-type: none"> • Unterteilung des Untersuchungsgebietes im Versuchsaufbau in räumliche Einheiten; z.B. Messpunkte, am besten in einem räumlichen Gitter • Je nach Messverfahren erfolgt die Einteilung über den PC (lineare, planare oder volumetrische Messverfahren) oder muss im Labor manuell vorgenommen werden • <i>Feineres Gitter: längere Messdauer, höhere Genauigkeit</i> 	<ul style="list-style-type: none"> • Unterteilung des digital abgebildeten Untersuchungsgebietes in einzelne, endliche Einheiten • In Abhängigkeit des numerischen Lösungsverfahrens findet eine Einteilung in strukturierte oder unstrukturierte Gitter oder Elemente • <i>Feineres Gitter: höherer Rechenaufwand/längere Rechenzeit, höhere Genauigkeit</i>
Zeitliche Diskretisierung	<ul style="list-style-type: none"> • Festlegung der Messfrequenz / zeitdiskrete Abtastung (abhängig vom Messgerät)* • <i>Höhere Messfrequenz: größere Datenmenge und längere Verarbeitungszeit, meist größere Genauigkeit</i> 	<ul style="list-style-type: none"> • Festlegung der Zeitschrittgröße (für instationäre Berechnungen) in Abhängigkeit der untersuchten Strömungsbedingungen* • <i>Kleinere Zeitschritte: höherer Rechenaufwand/längere Rechenzeit, höhere Genauigkeit</i>
Diskretisierung der Gleichungen	<ul style="list-style-type: none"> • Umformung der Gleichungen zur Eingabe endlicher räumlicher und zeitlicher Einheiten (gemessene Feldgrößen können hier weiter verarbeitet werden) 	<ul style="list-style-type: none"> • Umformung der Gleichungen zur Eingabe endlicher räumlicher und zeitlicher Einheiten (im Programmcode hinterlegt; aus der Diskretisierung der Impulsgleichungen für jede Zelle ergibt sich ein Gleichungssystem aus n Zeilen, das gelöst werden muss)
<p>* Zusätzlich muss bei der Strömungsmessung die gesamte Messdauer und bei der Strömungssimulation die Rechenzeit für den gesamten Simulationsprozess festgelegt werden; diese umfassen beide die Dauer des Gesamtprozesses und stellen daher keine direkte Diskretisierung dar, sollten aber an dieser Stelle zumindest erwähnt werden. Sie sollten groß genug gewählt werden, um die Zeitspanne abzudecken, innerhalb derer ein Strömungsphänomen, z.B. die größten Wirbelstrukturen durch den Betrachtungsraum bzw. das Modell wandern.</p>		

3.4 Experimentelle Strömungsmesstechnik

Experimentelle Strömungsmessungen spielen in der Ethohydraulik eine wichtige Rolle, um die hydraulischen Reize zu erfassen. Aufgrund der zeitlichen und räumlichen Auflösung sind die Anwendungsbereiche der einzelnen Messtechniken jedoch begrenzt. Während bei der kleinräumigen Analyse von Schwimmbewegungen eher optische/bildbasierte Techniken eingesetzt werden (z.B. PIV, Particle Image Velocimetry), sind bei großräumigeren Untersuchungen im Labor oder gar im Freiland andere Techniken notwendig. Ergänzende hydrodynamisch-numerische Simulationen sind dann hilfreich, um Bereiche ohne Messdaten durch die Simulationsergebnisse ergänzen und analysieren zu können. Dabei sind stets eine gute Kalibrierung und Validierung anhand der Messdaten notwendig. Auch die Messdaten sollten zuvor einer genauen Plau-

sibilitätskontrolle unterzogen werden, um Messfehler zu identifizieren und einen ersten Eindruck der Strömungseigenschaften für den Modellaufbau (Wahl des Turbulenzmodells usw.) zu erhalten.

Wie in den vorherigen Abschnitten bereits ersichtlich wurde, wird die Bewegung eines Fluidteilchens entscheidend durch die Geschwindigkeit und den Druck beschrieben. Folglich wird in der Regel die Geschwindigkeit ein-, zwei- oder dreidimensional indirekt gemessen und darauf aufbauend weitere Parameter berechnet (Bewegungsarten nach Stokes). Der Druck wurde in ethohydraulischen Untersuchungen bisher kaum betrachtet, was jedoch auch daran liegen kann, dass die Werte aufgrund hydrostatischer und atmosphärischer Einflüsse nicht so einfach zu analysieren sind.

Die experimentelle Strömungsmesstechnik stellt ein weitgefasstes Themengebiet dar und die Literatur zur Messtechnik im wasserbaulichen Forschungsschwerpunkt ist begrenzt. Der Schwerpunkt in der Fachliteratur liegt eher im Bereich hydrometrischer Messtechnik (z.B. Boiten 2008; Morgenschweis 2018), welche etwas stärker im Fachgebiet der Hydrologie anzusiedeln ist, oder im Bereich maschinenbaulicher Anwendungen (z.B. Nitsche und Brunn 2006; Tropea et al. 2007), bei denen wiederum andere Skalen und Fragestellungen betrachtet werden als im Wasserbau. Einziges umfangreiches und zu empfehlendes Werk, das sich mit dem gesamten Spektrum wasserbaulicher Messtechnik beschäftigt, einschließlich der Theorie, der Anwendung und der Analyse, ist der von der IAHR (International Association for Hydro-Environment Engineering and Research) herausgegebene Doppelband zur experimentellen Hydraulik (Aberle et al. 2017; Muste et al. 2017).

Im Folgenden wird zunächst ein kurzer Überblick über die Möglichkeiten zur Messung der Geschwindigkeit und des Druckes sowie die Vor- und Nachteile und Einsatzgebiete verschiedener Messmethoden im Rahmen der Ethohydraulik gegeben. Die Auflistung zur Messtechnik hat dabei keinen Anspruch auf Vollständigkeit. Anschließend wird ein Einblick in die aktuell verstärkte Forschung im Bereich bioinspirierter Sensorik und zum Schluss einige Hinweise zum Post-Processing der Messdaten gegeben.

3.4.1 Klassische Strömungsmessung

Ethohydraulische Untersuchungen betreffen in der Regel situativ ähnlich im Labor abgebildete Aspekte realer Anlagen, die damit einen Ausschnitt der Freilandsituation im Maßstab 1:1 darstellen, oder es werden sogar Feldmessungen durchgeführt. In beiden Fällen wird jedoch deutlich, dass die räumliche Ausdehnung der Untersuchung einen etwas größeren Umfang besitzt. Handelt es sich wiederum um Untersuchungen zur Schwimmkinematik und der Interaktion zwischen Fisch und Fluid, ist eine kleinräumige Betrachtungsweise mit hoher räumlicher und zeitlicher Auflösung nötig. Welches Messgerät für die Untersuchung sinnvoll anzuwenden ist, hängt also entscheidend vom Untersuchungsziel ab. Im Folgenden werden einige Aspekte für die Messgerätewahl erläutert:

- *Messumgebung*: Muss im Freiland gemessen werden oder im Labor? Es gibt Messeinrichtungen, die nur unter Laborbedingungen und im kleinen Rahmen anwendbar sind. Bei Messungen im Freiland werden stets robustere und aufgrund der größeren räumlichen Ausdehnung auch Geräte mit geringerer Auflösung (große Messzellen oder große Abstände der Messpunkte) verwendet.

- *Dimension der Feldgröße*: Sollte die vektorielle Feldgröße ein-, zwei- oder dreidimensional erfasst werden? Wird bspw. im Freiland nur der Durchfluss ermittelt, ist eine eindimensionale Messung ausreichend, da hierfür nur die senkrecht auf dem durchflossenen Querschnitt stehende Komponente benötigt wird. Wird jedoch ein komplexes Strömungsmuster analysiert, muss eine höhere Dimension gewählt werden.
- *Räumliche und zeitliche Auflösung*: Welche räumliche und zeitliche Auflösung ist nötig und sinnvoll (Diskretisierung)? Während PIV nur kleinräumig im Labor verwendet werden kann und selbst Zellgrößen im Millimeterbereich möglich sind, sodass feinste Bewegungen analysiert werden können, sind bei manchen ADCPs (Acoustic Doppler Current Profiler) nur Zellgrößen von mindestens 10 cm einstellbar. Zusätzlich ergibt sich hier auch eine Zeit- und Kostenfrage, da Zeit und Raum nicht nur vom Gerät, sondern auch von den Konfigurationen des Anwenders abhängen.
- *Multidimensionalität*: Müssen die Strömungsdaten zeitsynchron multidimensional, d.h. an mehreren räumlichen Punkten gleichzeitig, aufgezeichnet werden (punktuelle, lineare, planare oder volumetrische Messung)? Die zeitsynchrone Messung bietet zum einen den Vorteil der Effizienz (mehr Punkte in derselben Zeit) und zum anderen, dass zeitabhängige hydraulische Strukturen in ihrer räumlichen Erscheinung aufgezeichnet werden können. Im Freiland Einsatz helfen die Lotrechtenmessungen von ADCPs (linear) außerdem dabei, die Geschwindigkeiten selbst bei großen Wassertiefen in verschiedenen Zellen bis zum Gewässergrund aufnehmen zu können.
- *Messprinzip*: Mithilfe welcher physikalischer Größe wird die Feldgröße indirekt bestimmt? Je nach Messprinzip können verschiedene Geräte sinnvoll anzuwenden sein. Akustische Messgeräte benötigen beispielsweise Partikel, an denen das Signal reflektiert und wieder empfangen werden kann – ohne diese kann keine Messung stattfinden. Ein Messflügel, dessen mechanisches Prinzip auf der Proportionalität der Umdrehungszahl seines Rotors zur Strömungsgeschwindigkeit basiert, kann bei starkem Treibgutanteil im Gewässer (z.B. Algen) aufgrund von Verklausungsgefahr nicht sinnvoll genutzt werden.

Um einen schnellen Überblick zu den verschiedenen Messgeräten zu erhalten, sind einige wesentliche in **Tabelle 3.2** aufgelistet sowie wichtige Merkmale zur Wahl des Gerätes angegeben. Es wird hier bewusst auf einige Messgeräte verzichtet, deren Einsatz im Rahmen ethohydraulischer Untersuchungen nicht empfohlen wird, z.B. Laser Doppler Anemometrie (LDA), da hier nur punktuelle Messungen möglich sind, ein großer Messaufwand mit teuren Geräten vorliegt, räumlich nur begrenzte Messungen möglich sind und beim Einsatz mit Lasern große Vorsicht geboten ist. Ebenso ist der Einsatz von Fünfloch-/Kugelsonden oder Hitzedraht Anemometer aufgrund der filigranen Strukturen im Bereich des Wasserbaus selten geworden. Vier etablierte Messgeräte mit stark variierender Messgenauigkeit, die oft im Labor und Freiland für verschiedene Zwecke eingesetzt werden, sind außerdem mit Beschreibung ihrer Messprinzipien in **Abbildung 3.16** zu sehen. Grundsätzlich wird außerdem zwischen berührungsloser, nicht-invasiver (eng. *non-instrusive*) und invasiver (eng. *instrusive*) Messtechnik unterschieden, je nachdem ob und in welcher Stärke das Gerät selbst die Strömung beeinflusst, z.B. beim Eintauchen in den Wasserkörper.

Tabelle 3.2: Übersicht zu verschiedenen Geschwindigkeitsmessgeräten mit unterschiedlicher räumlicher und zeitlicher Auflösung und Ausdehnung (Abtaste nach Aberle et al. (2017): gering = nur statistische Analyse möglich; hoch = Auswertung turbulenter Charakteristika möglich; mittel = unsicher)

	Messgerät	Messprinzip	Labor/ Freiland	Feldgröße 1D/2D/3D	invasiv / nicht-invasiv	Abtaste	Bemerkung / Untersuchungszweck
Einzelpunktmessung	Hydrometrischer Messflügel	Mechanisch: Geschwindigkeit proportional zur Umdrehungszahl	Labor/ Freiland	1D	invasiv	gering	<ul style="list-style-type: none"> • muss kalibriert werden • schneller und einfacher Einsatz • für Detailanalyse des Strömungsfeldes keine ausreichende Genauigkeit
	Magnetisch-induktives Strömungsmessgerät	Faradaysches Induktionsgesetz: Geschwindigkeit proportional zur induzierten elektrischen Spannung	(Labor)/ Freiland	1D (2D)	invasiv	mittel	<ul style="list-style-type: none"> • muss kalibriert werden • schneller und einfacher Einsatz • robust für den kleinräumigen Feldeinsatz
	Acoustic Doppler Velocimeter (ADV)	Akustisch/Doppler Effekt: Geschwindigkeit proportional zur Doppler-Phasenverschiebung	Labor/ Freiland	1D bis 3D	leicht invasiv	hoch	<ul style="list-style-type: none"> • Einsatz meist im Labor für Rastermessungen eines Strömungsfeldes • aufgrund der Punktmessungen zeitintensiv und asynchron • Schwebstoffe/Partikel notwendig
lineare Messungen (Profiler)	Ultrasonic Velocity Profiler (UVP)	Akustisch/Doppler Effekt: Geschwindigkeit proportional zur Doppler-Frequenzverschiebung	Freiland	1D	leicht invasiv	hoch	<ul style="list-style-type: none"> • Messungen in verschiedenen, sehr kleinen Messzellen möglich, jedoch nur 1D • Schwebstoffe/Partikel notwendig
	Acoustic Doppler Velocity Profiler (ADV)	Akustisch/Doppler Effekt: Geschwindigkeit proportional zur Doppler-Frequenzverschiebung	Labor	1D bis 3D	leicht invasiv	hoch	<ul style="list-style-type: none"> • Lineare Messungen über eine Vielzahl sehr kleiner Messzellen möglich, daher sehr zeiteffizient • Schwebstoffe/Partikel notwendig
	Acoustic Doppler Current Profiler (ADCP)	Akustisch/Doppler Effekt: Geschwindigkeit proportional zur Doppler-Frequenzverschiebung	Freiland	2D, 3D	leicht invasiv	gering	<ul style="list-style-type: none"> • großräumige Messungen im Freiland möglich • Schwebstoffe/Partikel notwendig
planare und volumetrische Messungen (Messung eines Feldes)	Particle Image Velocimetry (PIV)	Laseroptisch/Bildverarbeitung: Bewegungsanalyse von Partikeln innerhalb einer Rasterzelle (Euler) zwischen zwei Zeitpunkten	Labor	2D, 3D	nicht invasiv	hoch	<ul style="list-style-type: none"> • Laser mit hohem Stromverbrauch • auch volumetrisch möglich • sehr kleinräumig und kostenintensiv • reflektierende Kunststoffpartikel im Mikrometerbereich notwendig • Analyse der Schwimmkinematik (Vorsicht: Laser/Fisch/Mikroplastik)
	Particle Tracking Velocimetry (PTV)	Optisch/Bildverarbeitung: Verfolgung einzelner Partikel (Lagrange) und Bestimmung der Strecke zwischen zwei Zeitpunkten	Labor	2D, 3D	nicht invasiv	hoch	<ul style="list-style-type: none"> • auch volumetrisch möglich • kleinräumig • verfolgbare Partikel notwendig • (Analyse der Schwimmkinematik)
	Large Scale Image Velocimetry (LSPIV/STIV)	Optisch/Bildverarbeitung: Analyse von Strukturen, Driftkörpern oder Farben an der Wasseroberfläche	Freiland	2D	nicht invasiv	gering	<ul style="list-style-type: none"> • aerial LSPIV sehr großräumig • nur Oberflächengeschwindigkeit

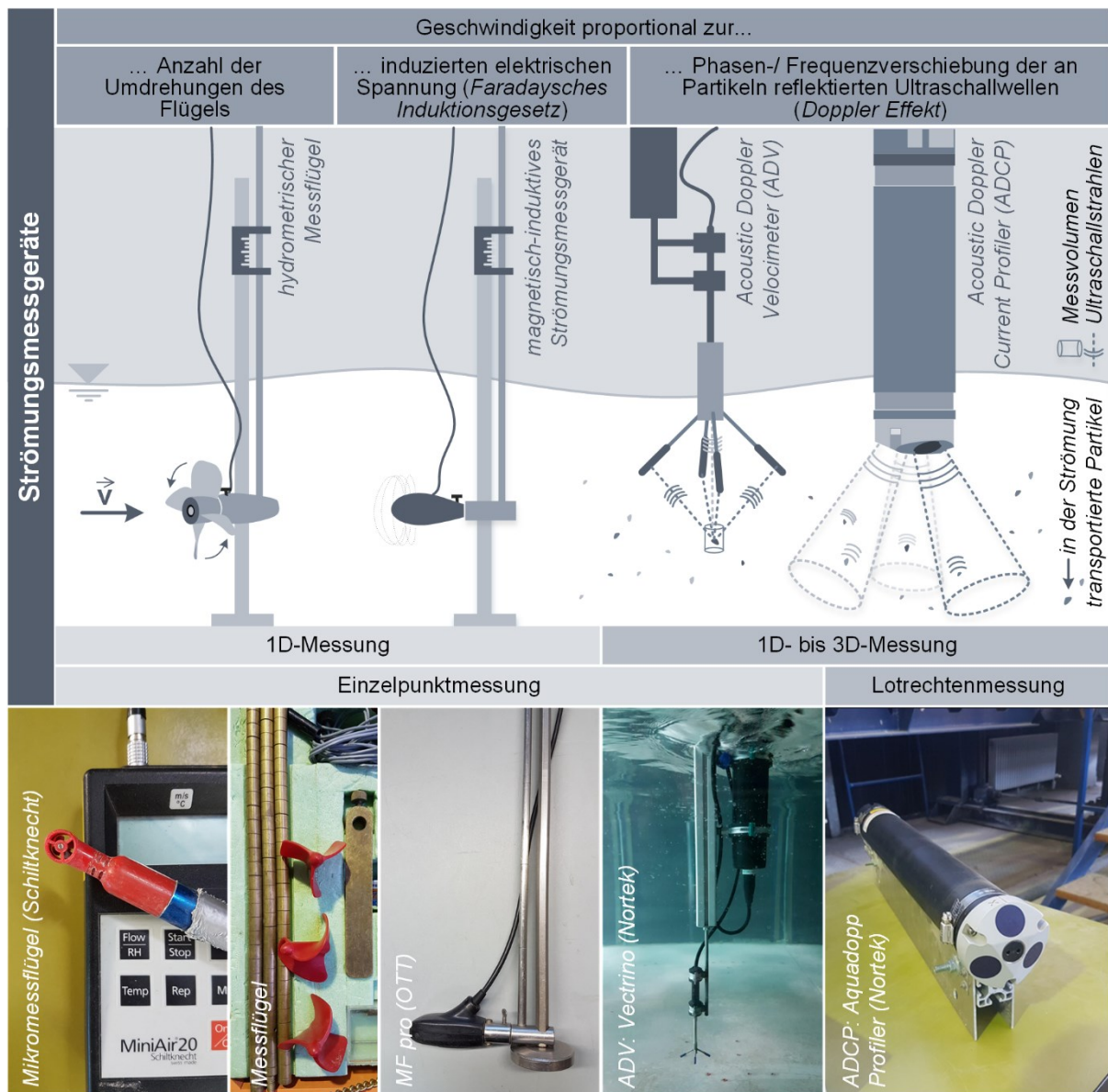


Abbildung 3.16: Vier etablierte Strömungsmessgeräte für den wasserbaulichen Labor- und Freiland Einsatz (aus Lehmann et al. 2021b)

Die Übersicht zeigt, dass es im Bereich akustischer, auf dem Doppler Effekt beruhender Verfahren eine Vielzahl verfügbarer Geräte gibt. Je nach Anzahl der Sender und Empfänger, deren Ausrichtung, der verwendeten Wellenlängen des Ultraschalls, der Robustheit und der Größe sind verschiedene Einsatzbereiche im Labor und Freiland möglich. In wasserbaulichen Anwendungen, bei denen die Geschwindigkeiten dreidimensional in großen Laborrinnen aufgenommen werden, hat sich das Acoustic Doppler Velocimeter (ADV) als Standard etabliert. Denn mit dem ADV sind punktuelle Messungen in einem sehr kleinen Messvolumen möglich (siehe Abschnitt 4.2.1). Der Acoustic Doppler Current Profiler (ADCP) ist hingegen eine vielfach im Freiland eingesetzte Variante der akustischen Messgeräte. Dieser hat den Vorteil, dass Geschwindigkeiten in vordefinierten Messzellen über eine gesamte Lotrechte bis in große Wassertiefen aufgezeichnet werden können. Zu diesem Zweck ist ergänzend ein Laufzeitverfahren zur Bestimmung der Entfernung der Messzellen vom Gerät integriert. Je nach Gerätetyp gibt es das ADCP in einer stationären und einer moving-boat Variante, bei der das Gerät langsam entlang eines Gewässerquerschnitts bewegt wird. Da akustische Messgeräte eingetaucht sein müssen, können

sie als leicht invasiv bezeichnet werden, da sie die Strömung in der Nähe des Sensorkopfes leicht beeinflussen (Mueller et al. 2007). Weiterhin kommt es aufgrund der akustischen Impulse zu leichten Strömungen im Bereich weniger Zentimeter pro Sekunde (Poindexter et al. 2011).

Akustische Geräte werden außerdem im Bereich des Feststofftransports eingesetzt, da Dichteunterschiede und sogar Korngrößen aus den Daten interpretiert werden können. Im Bereich der Ethohydraulik werden zum Fischmonitoring, wie in Abschnitt 2.5 beschrieben, ebenfalls akustische Kameras eingesetzt. In Verbindung mit dreidimensionalen ADCP-Messungen können dadurch kleinräumige, ethohydraulische Untersuchungen zum Orientierungsverhalten von Fischen durchgeführt werden (Schmidt et al. 2017; Schmidt et al. 2018).

Ergänzend zur quantitativen Beschreibung der Strömung gibt es außerdem auch die Möglichkeit zur qualitativen Beschreibung. Dies kann dabei helfen, zunächst einen ersten Eindruck der Strömungssituation zu bekommen oder vorliegende Strukturen sichtbar zu machen, wie **Abbildung 3.17** zeigt. Als typischer Farbtracer wird im Wasserbau in der Regel Kaliumpermanganat eingesetzt. Aufgrund der Toxizität, wenn auch nur gering, sollte er nicht im Zusammenhang mit Fischen eingesetzt werden. Daher kann z.B. Rotebeetesaft als ökologischer Ersatztracer eingesetzt werden. Auch Holzspäne können im Freiland als Oberflächentracer verwendet werden.

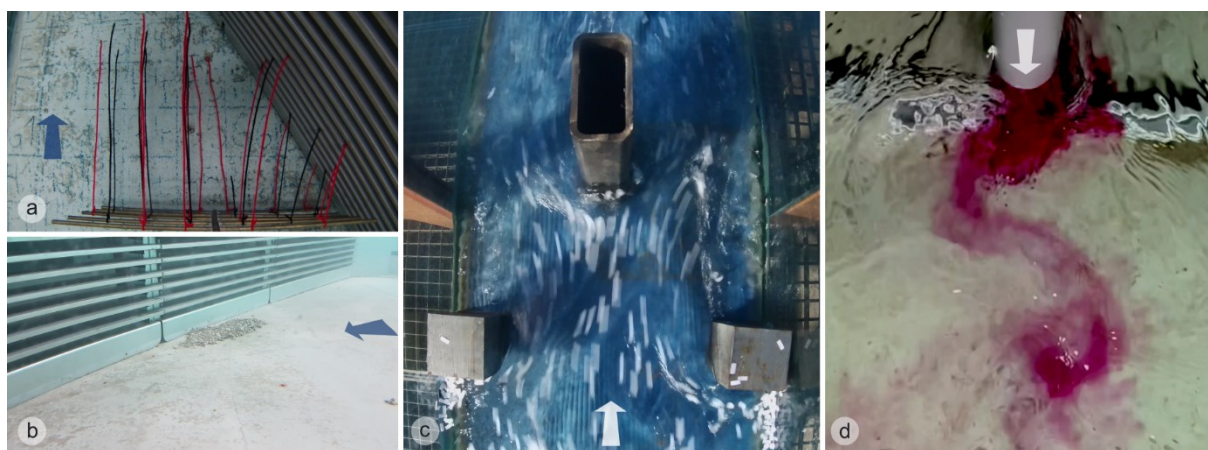


Abbildung 3.17: Beispielbilder zur qualitativen Beschreibung der Strömung: (a) Die Fäden der Fadenharfe folgen der Strömung und machen damit den Verlauf sichtbar; (b) Ablagerungen in bestimmten Bereichen des Versuchsaufbaus deuten auf geringe Geschwindigkeiten hin; (c) Sichtbarmachung der Oberflächenströmung durch Zugabe von Papierschnipseln als Tracerpartikel; (d) Zugabe von Rotebeetesaft als Farbtracer zur Veranschaulichung der Wirbelstraße hinter einem umströmten Zylinder.

Neben der Geschwindigkeit kann als Feldgröße auch der Druck gemessen werden. Zum Einsatz kommen im Wasserbau beispielsweise einfache kommunizierende Röhren. Über einen schmalen Schlauch kann der zu untersuchende Messpunkt mit einer Röhre verbunden werden, in der sich der vorliegende Druck als freie Wasseroberfläche ausbilden kann. Der Druck kann dann durch Umrechnung aus der abgelesenen Wassersäule bestimmt werden. Relevant ist der Druck im Wasserbau im Rahmen von Druckrohrleitungen, während er bei offenen Gerinnen mit Freispiegelabfluss eher im Zusammenhang mit Bauwerksdrücken oder in Form des vorliegenden Wasserstands relevant ist. Im Maschinenbau wird hingegen ein größeres Portfolio an Messtechnik angewendet, dazu gehören z.B. auch drucksensitive Farben, Hydrophone oder auch elektromechanische Druckaufnehmer, auf die in Abschnitt 4.2.2 im Zusammenhang mit der im Rahmen dieser Arbeit verwendeten neuen Messtechnik noch einmal eingegangen wird.

Für genauere Informationen zur Druckmessung sowie anderen Messgrößen (z.B. Wand-schubspannung) wird auf die oben bereits genannte Literatur verwiesen.

3.4.2 Bioinspirierte Strömungsmessung

Neben den klassischen Messmethoden rückt auch die Entwicklung immer weiterer Technologien zur bioinspirierten Strömungsmessung in den Fokus. Dies kann dem besseren Verständnis der Sinneswahrnehmung aquatischer Lebewesen dienen (Mogdans und Bleckmann 2012) – teilweise mit dem Ziel, Fischrobotern mithilfe verbauter Sensorik eine fischähnliche Orientierung und Navigation in der aquatischen Umgebung zu ermöglichen (Fuentes-Pérez 2019; Wang et al. 2022).

Während bei den klassischen Strömungsmessungen eine berührungslose, nicht invasive Messung gewünscht ist, ist eine Platzierung des Messkörpers in der Strömung bei der bioinspirierten Messung sogar wichtig. Denn dadurch wird eine möglichst reale Situation aus der Perspektive eines aquatischen Lebewesens erzeugt (**Abbildung 3.18**).

Die Wahrnehmung der Umgebung und Darstellung in Form hydrodynamischer Bilder mithilfe selbsterzeugter Strömung wird in der – bisher ausschließlich englischsprachigen – Literatur als hydrodynamische Bildgebung (eng. *hydrodynamic imaging*) bezeichnet und wurde bereits von Hassan (1989) beschrieben. Auch andere Wissenschaftler gehen auf die hydrodynamische Bildgebung im Zusammenhang mit dem Strömungssinn der Fische ein (Windsor 2014; Wolf et al. 2019; Yang et al. 2006). Smith (2000) beschreibt beispielsweise auch die Wahrnehmung mit der Seitenlinie als eine Art primitive Echoortung, wenn man davon ausgeht, dass ein Signal bei einer bspw. radialen Ausbreitung nicht gleichzeitig auf die gesamte Körperoberfläche auftrifft, sondern ein Zeitversatz vorliegt. Dadurch kann die Richtung, aus der das Signal stammt, geortet werden. Fuentes-Pérez (2019) nimmt weiterhin eine noch feinere Differenzierung vor:

- *hydrodynamische Kartierung* (eng. *hydrodynamic mapping*): die Wahrnehmung der räumlichen Umgebung und der Strukturen mithilfe der Strömung
- *hydrodynamische Wahrnehmung* (eng. *hydrodynamic sensing*): die Wahrnehmung der Eigenschaften und Charakteristika der Strömung selbst

Da es schwierig ist, hier eine klare Grenze zu ziehen, wird in dieser Arbeit der Begriff der hydrodynamischen Bildgebung beibehalten.

Aus den Erläuterungen wird bereits ersichtlich, dass im Rahmen bioinspirierter Strömungsmesstechnik das Seitenlinienorgan im Fokus steht. In Bezug auf einen Fisch hat die Entwicklung künstlicher Seitenlinienorgane (ALL, eng. *artificial lateral line*) zum Ziel, schnelle Änderungen von Strömungsparametern entlang des Körpers in einer Art und Weise zu untersuchen, wie sie auch ein echter Fisch wahrnehmen würde (Tuhtan et al. 2018). Dabei ist es wichtig, die Eigenschaften der Sinneszellen zu adaptieren und damit die bioinspirierte Sensorik auf die fischbiologische Sensorik abzustimmen, um eine ähnlich Signalaufnahme zu ermöglichen.

Mittlerweile gibt es eine Vielzahl an verschiedenen Entwicklungen, in denen die Epidermal- und Kanalneuromasten mithilfe von künstlichen Haarsinneszellen oder über Differenz- und Absolutdrucksensoren nachgebildet wurden. Oft wird dabei für die sensorischen Elemente MEMS Technologie (Mikro-Elektrisch-Mechanische-Systeme) verwendet, da diese sehr klein, gut zu verbauen und meist bereits kostengünstig zu erhalten sind. Auch in der Gestaltung der Messsonden liegt eine große Variabilität vor, was die Anzahl und Anordnung der Sensoren sowie die

Form und Größe des Gehäuses betrifft. Da es einige Review Artikel inklusive einer großen Übersicht an Bildern zum Stand der ALL-Forschung gibt, wird hier nicht weiter im Detail darauf eingegangen, sondern auf Fuentes-Pérez (2019), Shizhe (2014), Jiang et al. (2019) und vor allem Zhai et al. (2021) verwiesen. Die Wissenschaftler gehen dabei auf die hauptsächlich verwendeten Messprinzipien ein. Da es sich bei den künstlichen Haarsinneszellen meist um in die Strömung ragende dünne Strukturen handelt, werden die in ihrer einseitigen Lagerung erzeugten Verformungen durch piezoresistive, piezoelektrische, kapazitive oder faseroptische Sensoren aufgezeichnet (Zhai et al. 2021). Weiterhin wurden auch Hitzedrähte, deren Temperaturänderung proportional zur Geschwindigkeit ist, oder die erwähnten Drucksensoren eingesetzt. Je nach System muss dann eine Kalibrierung auf die gewünschten Strömungsgrößen stattfinden, um die Messsonde anwenden und die Daten entsprechend interpretieren zu können.

Eingesetzt wurden die Sonden unter anderem zur Wahrnehmung der hydrodynamischen Umgebung und der Wirbelidentifikation. Dazu gehört die allgemeine Beschreibung der Charakteristik des Strömungsfeldes, die Bestimmung der Geschwindigkeit und deren Richtung, die Beschreibung der Wirbelstraße sowie die Identifikation von Dipol-Quellen, die Beute simulieren sollen. Des Weiteren werden die Informationen auch genutzt, um Verhaltensregeln für Unterwasserroboter aufzustellen. Dies betrifft konkret die Identifikation von Mustern, die Bewegungskontrolle z.B. bei der Rheotaxis und dem Verharren in der Strömung, die Detektion und Meidung fester Strukturen sowie die Detektion von Nachbar-Fischen in einem Schwarm. Weiterhin findet auch der Einsatz neuronaler Netze statt (Wolf et al. 2019) und die Untersuchungen wurden teilweise auch durch numerische Strömungssimulationen ergänzt. Fuentes-Pérez (2019) erwähnt jedoch, dass die meisten Untersuchungen unter stark idealisierten und damit nicht natürlichen Bedingungen durchgeführt wurden.

Die Entwicklung bioinspirierter Sonden schreitet folglich schnell voran und ist ein nützliches Hilfsmittel, um dem besseren Verständnis eines Fisches und seines Verhaltens einen Schritt näher zu kommen. Können Signale oder Informationen in ähnlicher Weise aufgezeichnet werden, wie sie ein Fisch wahrnimmt, kann mithilfe verschiedenster Techniken versucht werden, die Umwelt aus seiner Perspektive zu rekonstruieren. In Abschnitt 4.2.2 wird mit der in dieser Arbeit verwendeten Messtechnik an diesen Abschnitt angeknüpft.

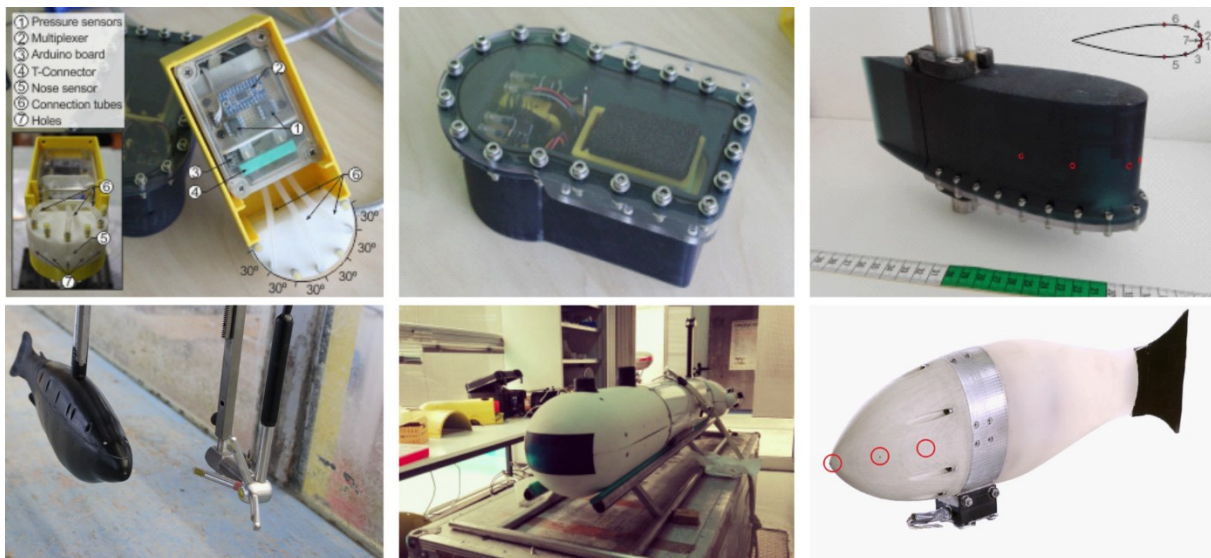


Abbildung 3.18: Beispiele bioinspirierter Strömungsmesssonden (TalTech, Fuentes-Pérez 2019)

3.4.3 Post-Processing von Messdaten

Ein wichtiger Baustein experimenteller Strömungsmessung ist das anschließende Post-Processing der Daten. Neben der Vielzahl an Messgeräten und damit den verschiedenen Parametern, die aufgezeichnet werden können, ist der Datenumfang aufgrund zeitlicher und räumlicher Aspekte maßgebend vom Anwender durch Geräteeinstellung und Messplanung bestimmt. Die Daten können im Wesentlichen in folgende Kategorien eingeteilt werden (Priestley 1981):

- *Zeitliche Prozesse*: Prozesse, die in der Zeit variieren; die Daten werden als Zeitreihen (eng. *time-series*) bezeichnet,
- *Räumliche Prozesse*: Prozesse, die im Raum variieren,

sowie

- *Multivariate Daten*: Sammlungen simultaner Daten (ortsgleich oder -verschieden),
- *Multidimensionale Daten*: Daten an verschiedenen Punkten im Raum,
- *Multivariate-multidimensionale Daten*: simultane Datensammlungen an verschiedenen Punkten im Raum.

Für die Beschreibung der räumlichen Dimension d sowie der Dimension weiterer multivariater Daten v kann eine entsprechende Notation verwendet werden: z.B. für zweidimensionale Daten mit drei abhängigen Parametern „2d3v“. Teilweise sind auch Notationen wie „3C-2D“ zu finden, was sich auf die räumliche Dimension D und die Anzahl der Geschwindigkeitskomponenten C bezieht. Die Schreibweisen können folglich leicht voneinander abweichen, das Prinzip ist jedoch dasselbe.

Bei der Untersuchung von Messdaten handelt es sich in der Regel um zeitdiskrete Zahlenfolgen endlicher Länge. Um aus ihnen für die Ethohydraulik relevante Daten zu gewinnen, ist eine Signalverarbeitung notwendig. Was in der Biologie als Reiz beschrieben wird, ist analog in der Signalverarbeitung das Signal, welches in Form von Messdaten vorliegt. Es gilt also, aus den vorhandenen Datensammlungen relevante Informationen zu identifizieren und derart aufzubereiten, dass sie in sinnvoller Art und Weise mit ethologischen Daten gegenübergestellt werden kann. Hierbei ist eine klare Differenzierung zwischen zeitlichen und räumlichen Prozessen wichtig. Für die zeitlichen Prozesse ist die genaue Abfolge des Signals, also das zeitliche Muster, als Information von Bedeutung. Folglich ist eine Analyse sowohl im Zeitbereich als auch im Frequenzbereich sinnvoll. Hingegen ist bei den räumlichen Prozessen der zeitliche Verlauf eines Signals an einem Punkt im Raum womöglich nicht von allzu großer Bedeutung, während jedoch die mittleren Werte bestimmter Feldgrößen Auskunft über die Umgebung geben. Je nach Ziel der Untersuchung muss folglich eine geeignete Auswertemethode gewählt werden. Ebenso muss auch im Vorfeld zur Messung eine für das Untersuchungsziel geeignete Messdauer und Messfrequenz gewählt werden. An dieser Stelle ist auch das Nyquist-Shannon-Theorem zu nennen, nach dem man Messdaten mindestens mit der doppelten Frequenz des eigentlichen Signals aufzeichnen muss, um eine eindeutige Rekonstruktion des Signals zu ermöglichen und Aliasing zu verhindern. Dasselbe gilt natürlich auch für die Sensorik von Lebewesen. So ergibt es keinen Sinn Messdaten zu untersuchen, die außerhalb des Wahrnehmungsspektrums des Tieres liegen. In obiger Beschreibung zu den sensorischen Systemen von Fischen wurde bereits darauf eingegangen, dass auch einzelne Sinneszellen entweder aufgrund ihrer morphologischen Ausprägung oder ihrer begrenzten Sensitivität als Hoch-, Tief- oder Bandpassfilter wirken können.

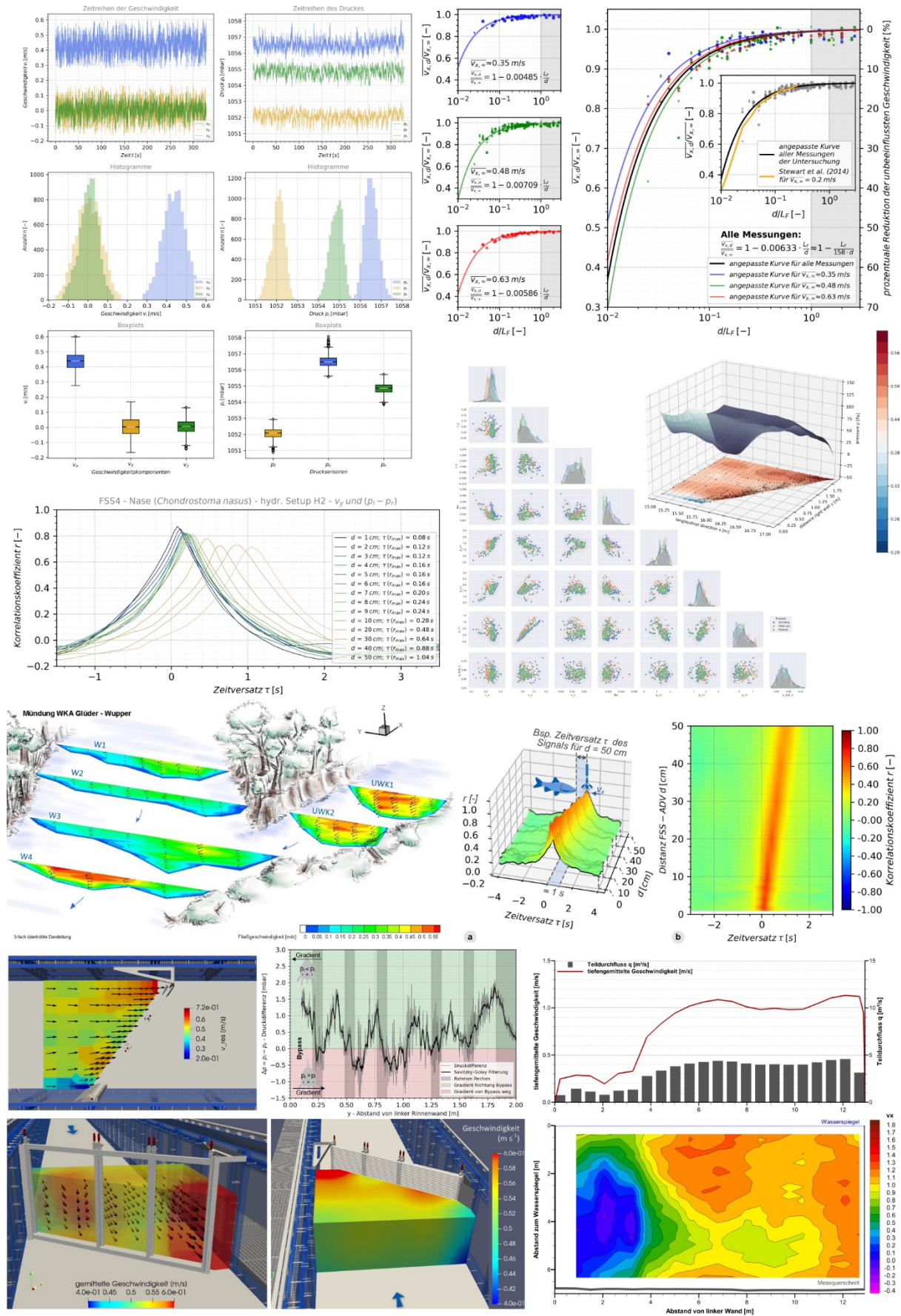


Abbildung 3.19: Beispiele für verschiedene Arten der Visualisierung von Messdaten

Bei der Aufnahme zeitlicher Prozesse ist eine Auswertung sowohl im Zeitbereich als auch im Frequenzbereich sinnvoll. Für die Zeitreihe können verschiedene Turbulenzparameter (z.B. turbulente kinetische Energie, Reynolds-Schubspannungen) berechnet werden. Während eine Zeitreihe jedoch durch einen gezackten Verlauf gekennzeichnet ist und periodische Strukturen oft nicht direkt ersichtlich sind, können diese im Frequenzbereich direkt identifiziert werden. Dafür findet in der Signalanalyse vielfach die bereits erwähnte Fourier Transformation Anwendung. Da zeitdiskrete Daten vorliegen, wird in der Regel die Diskrete Fourier Transformation bzw. die Schnelle Fourier Transformation (FFT) eingesetzt. Das Frequenzspektrum zeigt dann die Stärke, oder besser die Energie, die ein Signal mit einer definierten Frequenz enthält (z.B. beim Schall: Lautstärke durch Amplitude, Tonhöhe durch Frequenz). Im Bezug zur Turbulenz wurde diese bereits in Abschnitt 3.2.4 erläutert. Dort wurde beschrieben, dass die größten Wirbel (kleine Frequenzen) die meiste Energie besitzen und in immer kleinere, energieärmere Strukturen zerfallen.

Werden die räumlichen Prozesse betrachtet, sind oft statistische Analysen ausreichend. Dabei werden beispielsweise Lagemaße für räumlich verteilte Feldgrößen, wie der Mittelwert der Geschwindigkeit oder des Drucks, analysiert. Auf Basis der Daten können Aussagen über zeitunabhängige Signaturen der Strömung getätigt werden. Ebenso können bei räumlich hochaufgelösten Daten auch verschiedene weitere, oben bereits beschriebene, hydraulische Parameter bestimmt werden. In einigen Fällen wird das Geschwindigkeitsfeld bspw. mithilfe der Strömungsgleichungen in ein Druckfeld umgerechnet. Ebenso können räumliche Gradienten ermittelt werden, die wiederum entsprechend der Bewegungsformen nach Stokes Aussagen über Rotation oder Deformation zulassen. Für die Berechnung der Parameter sind Programmierkenntnisse oder geeignete Programme hilfreich.

Unabhängig davon, ob räumliche oder zeitliche Prozesse betrachtet werden, sollte jedoch zuvor eine Analyse und Bereinigung der Daten stattfinden. Dadurch können Fehler erkannt und ggf. gefiltert werden. Teilweise wird dies auch bereits messgeräteintern über die Firmware oder durch extra Software des Geräteherstellers durchgeführt.

Zum Schluss ist eine geeignete Visualisierung der räumlichen oder zeitlichen Daten, die im Zeit- oder Frequenzbereich vorliegen können, nötig. Denn durch eine geeignete Darstellung werden die Daten erst interpretierbar, wie die Beispiele in **Abbildung 3.19** zeigen. Einige Darstellungsweisen wurden bereits in Abschnitt 2.5.3 im Bezug zu ethologischen Daten genannt. Da die Verarbeitungs- und Darstellungsmöglichkeiten von Kalkulationssoftware wie Microsoft Excel begrenzt sind, wird die Nutzung einer Programmiersprache empfohlen. Python liefert beispielsweise mit der Programmibliothek Matplotlib ein umfangreiches Portfolio möglicher Darstellungsweisen. Ebenso stellt die freie Software ParaView (basiert ebenfalls auf der Programmiersprache Python) ein umfangreiches Analyse- und Visualisierungstool dar, besitzt eine benutzerfreundliche Programmoberfläche und wird bereits zur Auswertung numerischer Simulationsdaten vielfach eingesetzt, was zusätzlich eine einfache Gegenüberstellung von Messung und Simulation ermöglicht.

Zusammenfassend sind folgende Aspekte im Rahmen des Post-Processing von Messdaten wichtig:

- *Datenaufnahme*: Berücksichtigung des Untersuchungsziels (Wahl der Messgeräte, Messdauer, räumliche Ausdehnung sowie zeitliche und räumliche Diskretisierung),

- *Statistische Analyse im Zeitbereich*: Lagemaße, Streuungsmaße, Korrelationen, Bereinigung der Daten, Filtern von Ausreißern,
- *Signalanalyse im Frequenzbereich*: Fourier Transformation, Identifikation maßgebender, energiereicher Frequenzen, ggf. Rauschfilterung,
- *Ermittlung weiterer hydraulischer Größen*: je nach Messsystem können verschiedene Parameter aus den Messdaten bestimmt werden, z.B. die turbulente kinetische Energie, Reynolds-Schubspannung, die Vortizität oder Rotation, das Q-Kriterium, verschiedene charakteristische Wirbelgrößen,
- *Visualisierung*: Wahl der zur Interpretation geeigneten Darstellung oder Weiterverarbeitung

Sowohl bei der statistischen Analyse als auch der Signalanalyse ist eine Identifikation von Mustern möglich, wozu zukünftig – wie bereits mehrfach erwähnt – der Einsatz von künstlicher Intelligenz sinnvoll sein kann. Gerade wenn es um die Verknüpfung hydraulischer und ethologischer Daten geht. Zum Verständnis der Wahrnehmung eines Tieres ist es sinnvoll, die Datenaufzeichnung in einer bioinspirierten Art und Weise aufzuzeichnen. Ob jedoch jemals verstanden sein wird, wie die Filterung und Verarbeitung der Informationen im Zentralnervensystem des Tieres funktioniert, ist fraglich.

3.5 Numerische Strömungssimulation

Die in Abschnitt 3.2 beschriebenen Grundgleichungen der Strömungsmechanik sind analytisch nicht lösbar, weshalb sich numerischer Methoden bedient wird, um eine Annäherungslösung zu erhalten. Diese Fachdisziplin wird als (hydrodynamisch-)numerische Strömungssimulation und im Englischen als Computational Fluid Dynamics (CFD) bezeichnet, wobei sich die Abkürzung CFD auch im Deutschen etabliert hat. Der Schwerpunkt liegt in dieser Arbeit zwar nicht auf den Strömungssimulationen, weshalb hier auch nur knapp darauf eingegangen wird, jedoch bilden sie die Basis für CFD-basierte, ethohydraulische Modellierungsansätze, die darauffolgend ebenfalls kurz behandelt werden.

Wie bereits erwähnt stellen numerische Strömungssimulationen eine gute Ergänzung für lückenhafte, messtechnisch aufgenommene Daten dar. Dadurch wird ein dichteres Raster an Feldgrößen erzeugt, die genutzt werden können, um sie mit dem Fischverhalten gegenüberzustellen.

3.5.1 Vom Modellaufbau bis zur Visualisierung

Am Beginn jedes Modellierungsprozesses steht die Frage nach dem Objekt und dem Untersuchungsziel (Übersicht in **Abbildung 3.20**). Die Situation, die entweder als Ausschnitt aus der Natur entnommen wird, eine zukünftige Planung darstellt oder ggf. ein konkretes Modell, muss dann in einem geometrischen CAD-Modell abgebildet werden. Hierbei ist es wichtig, dass die Modellränder genügend Abstand zum relevanten Untersuchungsbereich haben und diesen damit nicht maßgeblich beeinflussen können. Je nach Fragestellung kann es sinnvoll sein, das Modell zweidimensional oder dreidimensional oder auch als eine Kopplung aus beidem abzubilden. Im Bereich der Ethohydraulik ist eine dreidimensionale Modellierung aufgrund der räumlichen Fischbewegungen anzustreben.

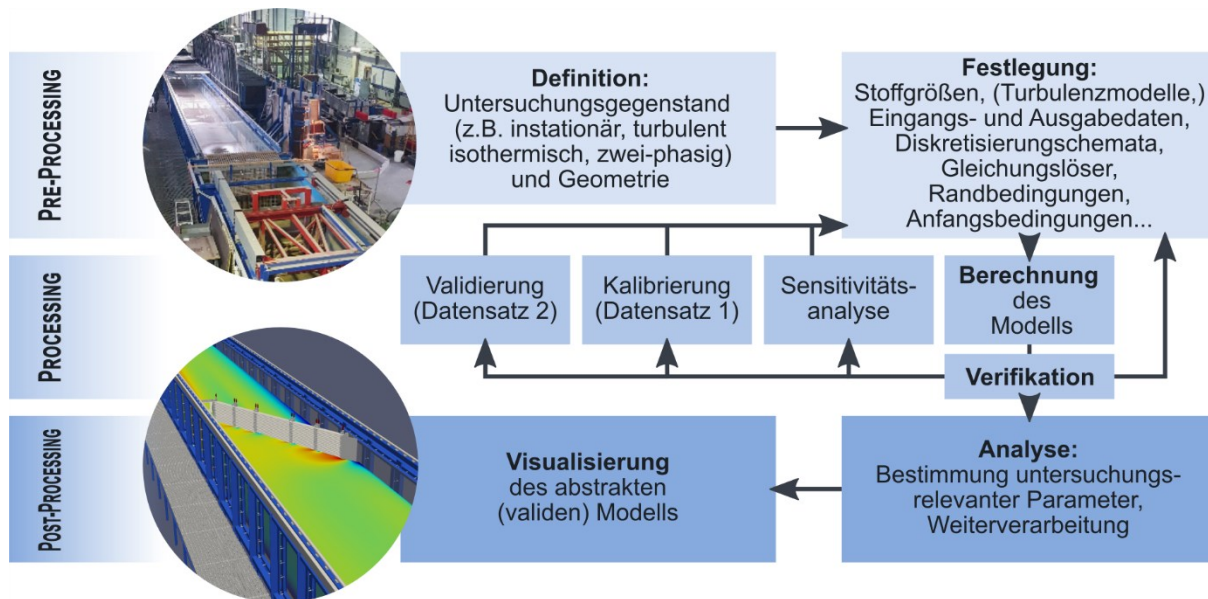


Abbildung 3.20: Wesentliche Schritte der numerischen Strömungssimulation

Wichtig ist anschließend die Definition des Untersuchungsgegenstands und der zu berücksichtigenden Aspekte (Muss zum Beispiel eine zweiphasige Strömung mit freier Wasseroberfläche betrachtet werden oder reicht eine einphasige Betrachtung des Problems?). Im Wasserbau werden oft zweiphasige, isothermische, inkompressible und turbulente Problemstellungen untersucht. Entsprechend kann dann auch eine geeignete Software gewählt werden, von denen mittlerweile zahlreiche freie sowie kommerzielle verfügbar sind. Eine Übersicht ist unter anderem in Musall (2011) sowie etwas detaillierter in Tonina und Jorde (2013) gegeben. OpenFOAM stellt eine mittlerweile viel genutzte, quelloffene Software dar, die stetig weiterentwickelt wird.

Entsprechend der gewählten Software wurde auch die Wahl für ein bestimmtes Diskretisierungsverfahren getroffen, welches dort implementiert ist. Bei dreidimensionalen Simulationen ist die Finite Volumen Methode (FVM) mittlerweile am weitesten verbreitet, da sie einen guten Kompromiss zwischen der Genauigkeit der Gleichungslösung und der Flexibilität bei der Gitternetzherstellung darstellt. Dennoch werden die Ableitungen nach der Zeit oft auch mit der Finiten Differenzen Methode (FDM) angenähert (Ghaib 2019). Diese Methode ist mathematisch die genaueste, jedoch erlaubt sie die geringste Flexibilität bezüglich des Gitters, welches dann stets strukturiert sein muss. Eine dritte Methode stellt die Finite Element Methode (FEM) mit der höchsten Gitterflexibilität unter Einbußen der Genauigkeit dar.

Beim Pre-Processing des Modells müssen Spezifikationen zu den Gleichungslösern sowie Diskretisierungsverfahren vorgenommen werden. Es werden außerdem Stoffgrößen (Dichte, Viskosität, Oberflächenspannung) sowie zusätzlich wirkende Volumenkräfte (Erdbeschleunigung als Vektor) als Eingangsgrößen festgelegt. Einen entscheidenden und teilweise sehr langwierigen Schritt stellt dann die Erstellung des Gitternetzes dar, die oft iterativ im Rahmen des gesamten Simulationsprozesses angepasst wird. Bereiche großer Gradienten sind feiner aufzulösen, um den Verlauf richtig abzubilden. In den Wandbereichen werden dafür unter anderem Wandfunktionen eingesetzt, die das logarithmische Wandgesetz nutzen, um die großen Gradienten an der Wand trotz großer Zellen zu modellieren und damit Rechenzeit zu sparen.

Bei der oft verwendeten Finite Volumen Methode werden die oben beschriebenen Impulsgleichungen (kontinuierliche Gleichungen mit Gradienten über infinitesimale Elemente) jeweils

über ein Zellvolumen integriert und damit diskretisiert. Das Volumenintegral kann nach dem Satz von Gauß in ein Oberflächenintegral umgeschrieben werden, sodass die Änderungen an den Zellrändern bilanziert werden. Die Änderung im Zellinneren entspricht also der Summe der Ein- und Ausströme über die Ränder der Zelle. Der Gradient einer Feldgröße auf einem Zellrand wird letztendlich durch die Änderung des Wertes zwischen den beiden benachbarten Zellen abgebildet, wobei es für die Bestimmung dieses Wertes verschiedene numerische Ansätze gibt (z.B. das Upwind-Verfahren). Daher befinden sich die simulierten Ergebnisse für die Feldgrößen auch im Mittelpunkt der Zelle. Mithilfe des beschriebenen Vorgehens werden die Impulsgleichungen für jede Zelle aufgestellt, sodass sich ein Gleichungssystem aus n Zeilen (für n Zellen des Modellgebietes) ergibt. Da Zellenmengen im Bereich von 10^5 bis 10^6 nicht unüblich sind, ergibt sich eine umfangreiche Matrix, die mithilfe mathematischer Algorithmen gelöst werden muss – und dies nicht nur einmal, da die Lösung einen iterativen Prozess darstellt und der Vorgang für verschiedene Zeitschritte hintereinander ausgeführt wird.

Zwar liegen bei der Berechnung vier Gleichungen (drei Impulsgleichungen und eine Gleichung zur Massenerhaltung) und vier Unbekannte vor, jedoch taucht der Druck in der Massenerhaltung nicht auf. Der Druck wird daher durch bestimmte Verfahren (z.B. PISO und SIMPLE, Greenshields und Weller 2022) in einem iterativen Prozess bestimmt. Dabei wird er zunächst geschätzt und über die Impulsgleichungen die Geschwindigkeiten nach obiger Beschreibung ermittelt. Anschließend wird geprüft, ob auch die Massenerhaltung durch die ermittelten Geschwindigkeiten erfüllt ist bzw. die Abweichung in definierten Grenzen liegt. Der Iterationsprozess bzw. die Schleife (eng. *loop*) kann dann bis zu einem definierten Abbruchkriterium weiterlaufen. In den Residuen wird neben anderen Angaben zum Simulationsprozess unter anderem dieses Ungleichgewicht bei der Massenerhaltung ausgegeben. Durch Fehler oder eine ungünstige Wahl der Eingangsdaten kann es dazu kommen, dass dieses Ungleichgewicht sich immer weiter aufschaukelt, d.h. die Rechnung nicht stabil läuft, das Ergebnis divergiert und die Berechnung abbricht.

Bei der Simulation von Zweiphasenströmungen kommt außerdem erschwerend hinzu, dass die Grenzfläche zwischen den Phasen in geeigneter Weise zu berechnen ist, da diese nicht immer mit einem Zellrand zusammenfallen muss. Eine vielverwendete Methode ist die Volume-of-Fluid Methode von Hirt und Nichols (1981), bei der eine Gleichung für einen zusätzlichen Parameter α eingeführt wird. Dieser Parameter gibt vereinfacht gesprochen den Füllstand einer Zelle mit einer bestimmten Phase an und kann Werte zwischen 0 und 1 annehmen. Dadurch müssen bei dem Rechenvorgang zusätzliche Gleichungen gelöst werden (siehe auch Ghaïb 2018).

Da in der Ethohydraulik stets turbulente Strömungen betrachtet werden, müssen in der Regel auch hier zusätzliche Gleichungen zur Abbildung der Turbulenz berücksichtigt werden. Bei der Simulation und Modellierung von Turbulenz wird im Wesentlichen zwischen folgenden Ansätzen unterschieden (**Abbildung 3.21**):

- *Direkte Numerische Simulation (DNS)*: Direkte Lösung der Navier-Stokes-Gleichungen, wodurch auch die kleinsten Wirbelstrukturen durch die räumliche und zeitliche Diskretisierung aufgelöst werden müssen; Es ergibt sich folglich ein enormer Rechenaufwand, der aktuell nur für räumlich sehr kleine Bereiche leistbar ist.
- *Grobstruktursimulationen (LES – Large Eddy Simulation)*: große Strukturen werden direkt berechnet, während kleine, dissipative Strukturen modelliert werden.

- *Statistische Turbulenzmodelle (RANS-Modelle)*: es werden die RANS-Gleichungen zur Lösung der mittleren Werte der Feldgrößen verwendet; Die in der Gleichung vorliegenden Fluktuationen (bzw. der Reynolds-Spannungstensor) müssen dann durch statistische Modelle angenähert werden. Unterschieden wird im Wesentlichen zwischen Wirbelviskositätsmodellen, die die turbulenten Fluktuationen als künstlich erhöhte Viskosität – die sogenannte Wirbelviskosität – berücksichtigen, und zwischen den Reynoldsspannungsmodellen, die versuchen den Reynolds-Spannungstensor, welcher die Fluktuationen enthält, durch weitere Gleichungen anzunähern.

Durch die verschiedenen Ansätze kommen folglich neue Gleichungen hinzu, die im Rahmen des Simulationsvorgangs gelöst werden müssen. Eine davon ist eine partielle Differentialgleichung für die turbulente kinetische Energie k . Diese versucht den Energietransport zwischen der turbulenten Energie und der mittleren Energie aus der Strömung abzubilden und beschreibt damit, wie sich die Größen gegenseitig beeinflussen (siehe Castro und Vanderwel 2021). Auch gibt es einige weitere Ansätze zur Modellierung, wie z.B. die Detached Eddy Simulation (DES), die LES und RANS-Modelle kombiniert (Spalart 2009).

Für technische Anwendungen in der Ethohydraulik wird immer noch die statistische Turbulenzmodellierung bevorzugt, wobei immer öfter auch LES zum Einsatz kommt, gerade bei eher kleinräumigeren Simulationen von Strömungen in Laborrinnen. Da DNS zu rechenintensiv ist, ist dieser Ansatz zur genauen Strömungsberechnung im Bereich des Wasserbaus noch nicht anwendbar.

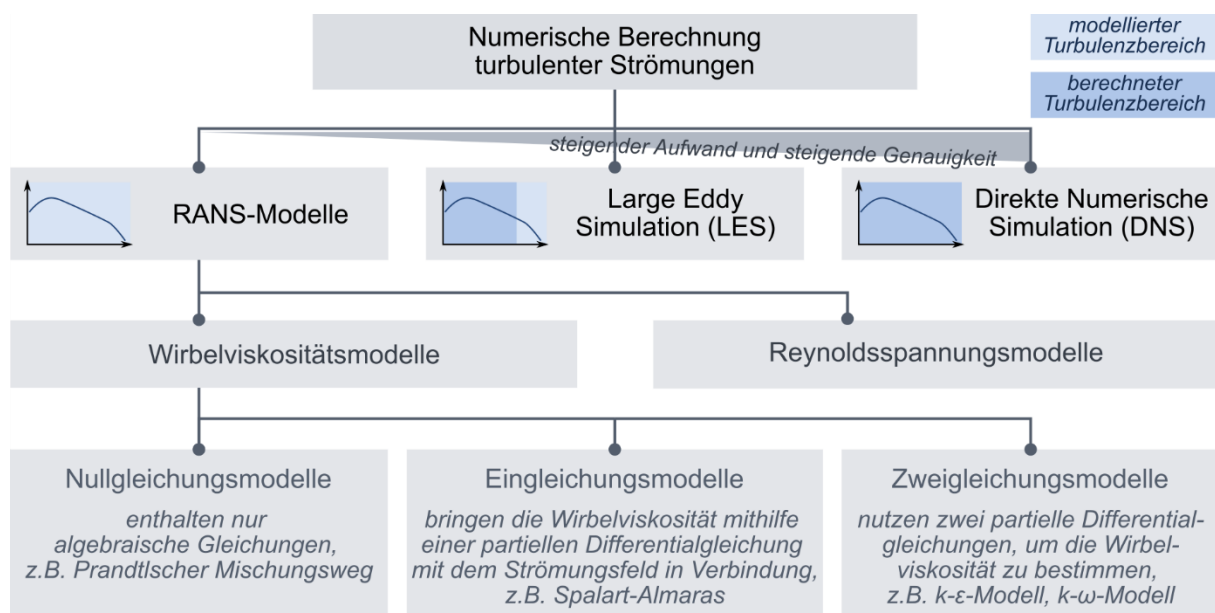


Abbildung 3.21: Übersicht zu verschiedenen Turbulenzmodellen (in Anlehnung an Inhalte von Ghaib 2019; Herwig und Schmandt 2015)

Das oben beschriebene Gleichungssystem ist zunächst unbestimmt und besitzt unendlich viele Lösungen. Daher müssen an den Rändern des Gebiets sogenannte Randbedingungen (RB) vorgegeben werden, wodurch die Lösung durch mathematische Algorithmen angenähert werden kann. Diese Randbedingungen müssen für die Feldgrößen (Druck und Geschwindigkeit) sowie für weitere modellabhängige Größen vorgegeben werden. An dieser Stelle wird deutlich, warum das Untersuchungsgebiet in ausreichender Entfernung zu den Rändern platziert werden

sollte, sodass sich die Modellströmung entwickeln kann. Grundsätzlich werden vier generelle Typen unterschieden:

- *Dirichlet-Randbedingungen*: Festlegung eines festen Funktionswertes
- *Neumann-Randbedingungen*: Festlegung eines randnormalen Gradienten
- *Cauchy-Randbedingungen*: Kombination der oben genannten Randbedingungen
- *Periodische Randbedingungen*: periodisch wiederkehrende Werte

Im Wasserbau ist eine sehr gängige Kombination die Angabe eines Durchflusses am Einströmrand und die Angabe einer Wassertiefe am Ausströmrand (um die Einflüsse aus dem Unterwasserbereich, die im Modell nicht mit abgebildet sind, zu berücksichtigen), was jedoch je nach verwendeter Software nicht immer trivial ist. Der Einströmrand wird dann also durch einen festen Geschwindigkeitswert (festgelegter Durchfluss bezogen auf die Fläche) – also eine Dirichlet-RB – und der Ausströmrand durch einen Druckwert (Wassertiefe) – ebenfalls eine Dirichlet-RB – definiert. Die anderen Feldgrößen (Druck am Einström- und Geschwindigkeit am Ausströmrand) müssen in Abhängigkeit dieser Werte so gewählt werden, dass das System dann wiederum nicht überbestimmt ist. Daher wird oft eine X-Form bei der Wahl der beiden Hauptländer empfohlen, sodass sich die zweite Feldgröße entsprechend der vorgegebenen Situation „anpassen“ kann (**Abbildung 3.22**). Auch für alle weiteren Ränder müssen aus der Vielzahl der Möglichkeiten geeignete Funktionen gewählt werden, z.B. bei der Haftbedingung an der Wand, bei der der Geschwindigkeitsgradient (Neumann-RB) in normaler Richtung zur Wand null sein muss, da keine senkrechte Durchströmung stattfindet. Manche Programme ergänzen einen Teil der Randbedingungen in Abhängigkeit der Nutzervorgaben selbst, was es für den Nutzer vereinfacht, da bspw. eine Überbestimmtheit verhindert werden kann, es aber auch gleichzeitig für den Nutzer weniger nachvollziehbar macht.

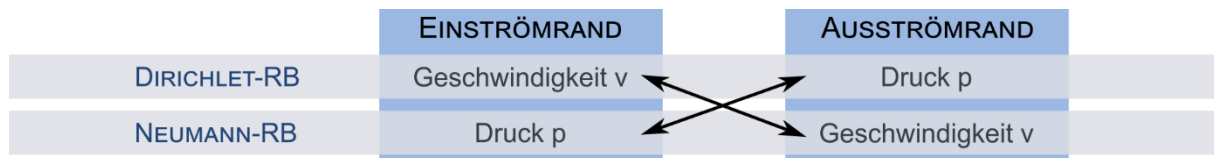


Abbildung 3.22: Empfehlung zur Wahl der Einström- und Ausströmrandbedingung als „X-Form“

Weiterhin ist es stets sinnvoll Anfangsbedingungen zu setzen, um dem Modell einen Nullzustand vorzugeben, von dem ausgehend gerechnet werden kann. Sinnvoll ist vor allem bereits die Füllung des Modellbereiches mit Wasser, wenn es sich um eine Zweiphasenströmung handelt. Andernfalls muss das Modell den gesamten Bereich zunächst mit Wasser füllen, was in Abhängigkeit der Randbedingungen zu einer sehr schwallartigen Strömung, großen Grenzflächen und damit langer Rechenlaufzeit mit womöglich geringer Stabilität führen kann. Durch Einfügen eines Wasserkörpers zum Zeitpunkt $t=0$ sowie ggf. eines ersten Wertes der mittleren Geschwindigkeit für diesen Körper, kann enorm viel Rechenzeit gespart werden.

Die Berechnung – das Processing – kann dann nach Eingabe weiterer den Rechenlauf betreffender Angaben gestartet werden. Dazu gehören bspw. die Rechenzeit, die Zeitschrittgröße oder die Courant-Zahl (auch CFL-Zahl bzw. Courant-Friedrichs-Lewy-Zahl), Angaben zur Datenausgabe (Wie oft werden Ergebnisse ausgeschrieben?) sowie der numerischen Stabilität. Für die Rechenzeit kann ein erster Wert gewählt werden, indem die Überlegung angestellt wird, wie lange ein Partikel unter Berücksichtigung einer abgeschätzten mittleren Geschwindigkeit brauchen würde, um das gesamte Modellgebiet von Einström- bis Ausströmrand zu durchfließen. Bei der Verwendung von RANS-Modellen sollten außerdem die Feldgrößen geprüft werden.

Besitzen sie einen quasi-stationären Verlauf, d.h. schwanken sie um einen gleichbleibenden Mittelwert, kann die Simulation beendet werden. Auch kann es sinnvoll sein, zunächst eine etwas gröbere Gitternetzauflösung zu nutzen und sich in weiteren Rechendurchläufen an die Zielauflösung heranzutasten. Damit sind erste Annäherungsergebnisse in kurzer Rechenzeit verfügbar und können womöglich erste Fehler offenlegen, die sonst erst bei viel zu langer Rechenzeit ersichtlich wären. Dabei ist es grundsätzlich wichtig auch eine erste Verifikation der Modellergebnisse vorzunehmen und zu prüfen, ob diese physikalisch stimmig sind. Falls nicht, müssen die Eingangsdaten entsprechend angepasst werden.

Liegen die ersten Modellergebnisse vor, ist die Durchführung einer Sensitivitätsanalyse, Kalibrierung und Validierung nötig. Als Sensitivitätsanalyse wird das gezielte Variieren von Eingangsgrößen bezeichnet, um deren Auswirkung auf die Modellergebnisse zu untersuchen. Sie ist vor allem dann von Bedeutung, wenn es um eine Planung und Variantenanalyse geht, zu der es zum Simulationszeitpunkt noch keine Messdaten geben kann. Liegen hingegen Daten vor, kann das Modell in einem iterativen Prozess durch gezielte, sinnvolle (!) Variation der Eingangsdaten an die Messdaten angepasst werden. Um das Modell zusätzlich für andere Strömungsbedingungen nutzen zu können, ist ergänzend eine Validierung mit einem unabhängigen Datensatz notwendig, um zu prüfen, ob das Modell tatsächlich für andere Zustände anwendbar ist. Erst dann liegt ein valides, abstraktes Modellergebnis vor, welches weiterverarbeitet werden kann.

Im Post-Processing können dann, ähnlich wie bei der messtechnischen Analyse, weitere Strömungsparameter aus den Feldgrößen errechnet und eine geeignete Darstellungsform für die Visualisierung gewählt werden. Dies kann durch in der Simulationssoftware enthaltene Post-Processing Pakete oder auch durch separate Software (z.B. ParaView, Python, QGIS) erfolgen.

Weiterführende, tiefgehende Informationen zur numerischen Strömungssimulation sind in zahlreichen Fachpublikationen zu finden, z.B. Ferziger et al. (2020), Herwig und Schmandt (2015) und Laurien und Oertel (2013). Einen praxisnahen Überblick speziell für den Bereich des Wasserbaus bietet außerdem Musall (2011) in seiner Dissertation. Nicht zuletzt sei auch das neue Werk von Greenshields und Weller (2022) zu erwähnen, welches einen sehr verständlichen und anschaulichen Einblick in die Grundlagen der CFD mit Bezug zu OpenFOAM gibt.

3.5.2 Spezialgebiete der Hydrodynamik

In den bisher vorgestellten Gleichungen zur Hydrodynamik wurden lediglich der Druck, die Gravitation und die innere Reibung berücksichtigt, die in der Regel numerisch abgebildet werden. Es gibt jedoch auch weitere Kräfte, die einen Einfluss auf die Strömung nehmen können, jedoch meist vernachlässigt werden, um die Komplexität der Modelle gering zu halten und Ergebnisse in einem optimalen Kosten-Nutzen-Rahmen zu erzeugen.

An erster Stelle steht hierbei die Thermodynamik. Durch die Berücksichtigung thermodynamischer Zustandsgleichungen können die Zusammenhänge der Größen Druck, Temperatur und Volumen berücksichtigt werden. Durch Dichte- oder Temperaturdifferenzen können auch in Gewässern leichte Strömungen erzeugt werden. Da das Wanderverhalten von Fischen außerdem von der Temperatur abhängig ist, kann es zukünftig eine immer wichtigere Rolle spielen, in numerischen Modellen auch thermodynamische Effekte zu berücksichtigen, wie bspw. Brandl et al. (2022) zeigen.

Ein weiterer Aspekt, der in klassischen hydrodynamisch-numerischen Untersuchungen nur zum Teil berücksichtigt wird, ist der Wasserschall, der in das Fachgebiet der Hydroakustik oder allgemein der Strömungsakustik fällt. Zur Unterscheidung zwischen Hydroakustik und der Hydrodynamik beschreibt Ehrenfried (2003), dass „die Herangehensweise an viele Probleme eine ganz andere“ sei. Weiterhin schreibt er: „Es bereitet erfahrenen Strömungsmechanikern häufig unerwartete Schwierigkeiten, wenn sie beginnen, sich mit akustischen Fragestellungen auseinanderzusetzen. [...] In der Praxis kann [...] die Unterscheidung zwischen Schall und Strömung relativ schwierig werden.“ Beim Schall wird die Partikelbewegung um einen mittleren Zustand ohne Massentransport betrachtet. Die transversal verlaufende Schallwelle breitet sich mit einer Geschwindigkeit von circa 1450 m/s (\neq Partikelgeschwindigkeit) aus. Mathematische Ansätze beinhalten nicht die Navier-Stokes-Gleichungen, sondern die Euler-Gleichungen, die Kontinuitätsgleichung und eine Druck-Dichte-Beziehung und es werden, ähnlich der Reynolds-Zerlegung, auch hier Schwankungsterme betrachtet. Die Euler-Gleichungen finden Anwendung, da die Strömungsgeschwindigkeit im Mittel mit null angesetzt wird, da sich das Fluid nicht bewegt, sondern lediglich die Partikel um einen mittleren Zustand schwingen – es liegt folglich zunächst keine Turbulenz vor. Schwieriger wird es dann, wenn durch die Strömung eine Bewegung und damit auch Turbulenz erzeugt wird. Denn die turbulente, schallerzeugende hydrodynamische Bewegung muss in irgendeiner Form als Quellterm in die Schallgleichungen eingehen. Auf genaue Ansätze wird an dieser Stelle nicht eingegangen, jedoch zeigt sich, dass Hydrodynamik und Hydroakustik nicht strikt voneinander trennbar sind. Poindexter et al. (2011) zeigen zum Beispiel in ihrer messtechnischen Untersuchung, dass es durch den ausgesendeten Ultraschallimpuls unterhalb des ADV-Emitters zu einer leichten Strömung von 2 bis 3 cm/s (*Acoustic Streaming*) kommt. Auch die zahlreichen mit Fischen durchgeführten Versuche mit einem Dipol-Reiz zeigen, dass leichte Strömungen im Nahfeld der Schallquelle durch das Seitenlinienorgan erkannt werden. Ansätze und Limitationen zur Implementierung strömungsakustischer Ansätze in die quelloffene Software OpenFOAM beschreiben weiterhin Stein und Pelz (2022).

Die Berücksichtigung der Hydroakustik wurde zwar in stark vereinfachten Untersuchungen im stehenden Wasser im Rahmen von Untersuchungen zum Gehör der Fische durchgeführt, jedoch gibt es bezüglich der Wirkung von künstlichem Schall bzw. Lärm auf Fische weiterhin Forschungsbedarf, wie Popper und Hawkins (2018) verdeutlichen. Womöglich ist auch dies hinsichtlich der Lärmentwicklung von Turbinen ein weiterer zu berücksichtigender Aspekt.

Weitere verwandte Gebiete betrachten außerdem die durch elektrische und magnetische Felder (z.B. Magnetohydrodynamik, MHD) induzierten Strömungen. Ein bekanntes Beispiel ist auch die Ablenkung eines Wasserstrahls in einem elektrischen Feld. Die Auswirkung in großen Flüssen wird hier jedoch gegenüber anderen Kräften als untergeordnet eingestuft. Numerische Simulationen zum elektrischen Feld an elektrifizierten Fischschutzrechen wurden zwar von Moldenhauer-Roth et al. (2022) durchgeführt, jedoch scheint dies unabhängig von der Strömung durchgeführt worden zu sein.

Mit fortschreitender technischer Entwicklung werden auch hier voraussichtlich immer komplexere Modelle entwickelt, die eine Vielzahl physikalischer Größen abbilden.

3.5.3 CFD-basierte ethohydraulische Modellierung

Im Gegensatz zur in der vorliegenden Arbeit vorgenommenen Definition, die etwas weiter gefasst ist, wird in der einschlägigen Literatur von einigen Autoren unter ethohydraulischer Modellierung die rein computergestützte Modellierung von Fischverhalten verstanden. Auch hier gibt es bisher einige Ansätze, auf die im Folgenden kurz eingegangen wird.

Im Wesentlichen kann zwischen drei Anwendungsbereichen unterscheiden:

- Habitatmodelle
- Interpretation von CFD-Daten mithilfe ethohydraulischer Signaturen
- Individuen-basierte Modellierung (IBM)

Gemein haben alle, dass ein funktionierendes, numerisches Modell vorliegen muss, dass die Grundlage der weiteren Anwendung darstellt.

Bei Habitatmodellen geht es um die Eignung eines Gewässerabschnitts als Lebensraum (z.B. in Bezug auf Laichplätze) für aquatische Organismen, wobei neben Fischen auch stark auf Makrozoobenthos eingegangen wird. Es werden Habitateignungskriterien aufgestellt, um physikalische und biologische Aspekte mit einem Organismus in Beziehung zu setzen (Jorde und Schneider 2015a). Durch spezielle Indizes können Gewässerabschnitte oder Zonen innerhalb des Gewässers z.B. anhand der Fließgeschwindigkeit und der Wassertiefe, dem Sohlsubstrat, der Wasserqualität und der Temperatur sowie dynamischer Aspekte bewertbar gemacht werden. In der Regel werden als Eingangsdaten die Ergebnisse aus zweidimensionalen numerischen Simulationen verwendet. In bestimmten Grenzen ist jedoch auch ein Einsatz von Messdaten möglich, um Habitate oder auch Wanderkorridore zu identifizieren (Hüsgen und Hartmann 2018). Die Ergebnisse können z.B. in farblichen Karten visualisiert werden. Ein umfangreicher Überblick zum Thema Habitatmodellierung wird in WSWU und DWA (2015) gegeben sowie von Jorde und Schneider (2015b) eine Vielzahl verfügbarer Software aufgelistet. Diese Modelle analysieren folglich sehr allgemein die Lebensbedingungen in einem Gewässer und können in der Größenordnung von Mikrohabitaten (cm bis mehrere m) bis hin zu Makrohabitaten (100 m bis mehrere km) reichen. Weiterführend gibt es noch großräumigere Modellansätze, die zum Beispiel in Abhängigkeit hydrologischer Daten versuchen Aussagen zum Wanderverhalten zu tätigen (Teichert et al. 2020). Da es bei den eben erwähnten Arten der Modellierung nicht unmittelbar um das Fischverhalten an hydraulischen Strukturen geht, auch wenn eine Kopplung möglich ist, ist diese Art der Modellierung in dieser Arbeit von untergeordneter Bedeutung.

Ähnlich den auf Strömungsgrößen basierenden Habitatmodellen können numerische Strömungssimulationen auch direkt im Zusammenhang mit ethohydraulischen Signaturen eingesetzt werden (siehe z.B. **Abbildung 2.19** sowie Gatzweiler et al. 2016), um einen Bezug zum Fischverhalten herzustellen. Auch hier werden Bereiche identifiziert, in denen ein bestimmtes Verhalten zu erwarten ist. Problematisch ist hierbei, dass der Stand des Wissens nicht über Grenzwerte bezüglich der Geschwindigkeit (siehe Abschnitt 2.4.4) hinausgeht. Gerade die Turbulenz steht dabei immer wieder im Fokus, wobei konträre Aussagen zu finden sind. Smith et al. (2014) stellen daher eine Hypothese zur Anziehung und Meidung von Turbulenz auf (*Turbulence Attraction and Avoidance, TAA hypothesis*), in der sie versuchen zu beschreiben, dass Fische die erhöhte Turbulenz an rauen Strukturen zunächst zur Orientierung nutzen. Haben sie dann einen geeigneten Platz gefunden, versuchen sie wiederum die auf sie wirkenden Turbulenzen zu minimieren. Allgemein ist dieses Themengebiet bisher nicht systematisch erforscht

worden. Diese Art der ethohydraulischen Modellierung zielt oft auf die Identifikation von Wanderkorridoren und Leitströmungen an wasserbaulichen Strukturen ab.

Zuletzt kann noch die Individuen-basierte Modellierung genannt werden. Im Gegensatz zu den vorhergehenden Ansätzen, die eher 2D- oder 3D-Bereiche identifizieren, werden hier, wie der Name vermuten lässt, einzelne Individuen modelliert. Erste Ansätze machten bereits DeAngelis und Yeh (1984) und gingen dabei wesentlich auf Kinesen und Taxen ein. Heute scheint die Taxienforschung jedoch etwas aus dem Fokus gerückt zu sein. Speziell ist im Rahmen der IBM das Euler-Lagrange'sche Agentenmodell zu nennen. Die Ergebnisse einer Strömungssimulation stellen dabei den festen eulerschen Rahmen dar, während der Fisch-Agent als einzelner lagrangescher Partikel betrachtet wird, der sich durch das Strömungsfeld bewegt und dessen Identität damit erhalten bleibt (Nestler et al. 2016). Goodwin et al. (2006) beschreiben es als eine virtuelle Realität, in der sich biologische Einheiten realistisch bewegen. Der Fisch wird dabei in der Regel durch ein elliptisches Raumelement (z.B. seinen rezeptives Feld, Goodwin et al. 2006) implementiert und manövriert mithilfe von Verhaltensregeln durch das eulersche Strömungsgitter. Die Verhaltensregeln können sich dabei je nach entwickeltem Modell unterschiedlich gestalten, sie können für den Auf- oder Abstieg entwickelt worden sein und ihre Ausdehnung von wenigen Zentimetern bis hin zu Kilometern variieren, was entsprechend deren Genauigkeit beeinflusst (vgl. Gisen et al. 2022; Haefner und Bowen 2002; Powalla et al. 2022; Tan et al. 2018). Die Verhaltensregeln beziehen sich oft auf Grenzwerte des Betrags und der Richtung der Geschwindigkeit oder auf die Meidung von Objekten. Teilweise werden sogar energetische Aspekte versucht zu berücksichtigen (Castro-Santos und Letcher 2010). Auch hier zeigt sich jedoch, dass die aktuell noch sehr raren ethohydraulischen Signaturen wichtig sind, um sie in den Modellen implementieren zu können.

4 Hybrider ethohydraulischer Versuchsaufbau

*Es ist nicht genug zu wissen -
man muss auch anwenden.
Es ist nicht genug zu wollen -
man muss auch tun.
(Goethe 1749-1832)*

Nachdem ein umfangreicher Blick auf die für ethohydraulische Untersuchungen essentiellen Grundlagen gegeben wurde, werden im folgenden Kapitel im Rahmen neuer Untersuchungen einige Anwendungen vorgestellt. Das Versuchskonzept ist dabei in zweierlei Hinsicht hybrid: Bereits die Verschneidung der Ethologie und der Hydraulik stellt einen hybriden Ansatz dar, indem Methoden zweier Fachdisziplinen kombiniert werden. Des Weiteren findet die Untersuchung sowohl physikalisch im Labor mithilfe verschiedener Messtechnik, als auch numerisch am Computer statt.

Im Folgenden werden die Vorgehensweisen bei der hydraulischen und ethologischen Datenaufzeichnung zunächst getrennt vorgestellt, bevor sie im nächsten Kapitel zusammengeführt werden. Zunächst wird auf die Laboreinrichtung, die Messgeräte, die verschiedenen Versuchsaufbauten sowie die allgemeine Datenanalyse eingegangen. Anschließend wird das numerische Modell vorgestellt und die wesentlichen Punkte der Lebendtierversuche dargelegt.

4.1 Versuchseinrichtung im Labor

Die ethohydraulischen Versuche fanden im wasserbaulichen Forschungslabor der TU Darmstadt statt. Die dort vorhandene insgesamt 40 m lange, 2 m breite und ca. 1,2 m tiefe Laborrinne (nicht kippbar, kein Gefälle) bietet aufgrund ihrer Größe gute Bedingungen, um Randeffekte zu vermeiden und eine gute Überdeckung der Tiere während des Versuchs zu ermöglichen. Über zwei Hochbehälter (einer auf einer Empore innerhalb des Labors und einer auf dem Dach des Nachbargebäudes) und mit einer direkten Zuleitung aus dem Pumpensumpf des Kellerreservoirs kann die Rinne mit einem Durchfluss von bis zu 1.000 l/s beschickt werden. Bei dem

in den Behältern gespeicherten Wasser handelt es sich um Leitungswasser. Nach dem Durchlaufen der Laborrinne wird das Wasser über einen Rücklaufkanal dem Kellerreservoir zugeführt, wo es wiederum entweder direkt in die Laborrinne oder in die Hochbehälter gepumpt wird (**Abbildung 4.1**). Durch Schieber an den Zulaufleitungen kann der Zufluss jeweils manuell gesteuert werden und dessen Betrag über magnetisch-induktive Durchflussmessgeräte geprüft werden. Die Steuerung des Wasserstands findet über ein Schütz am Ende der Rinne statt. Über einen entlang der Längsachse der Rinne verlaufenden Messwagen mit Geräteaufhängung können bereichsweise Koordinaten im kartesischen System über drei Linearmotoren angesteuert werden.

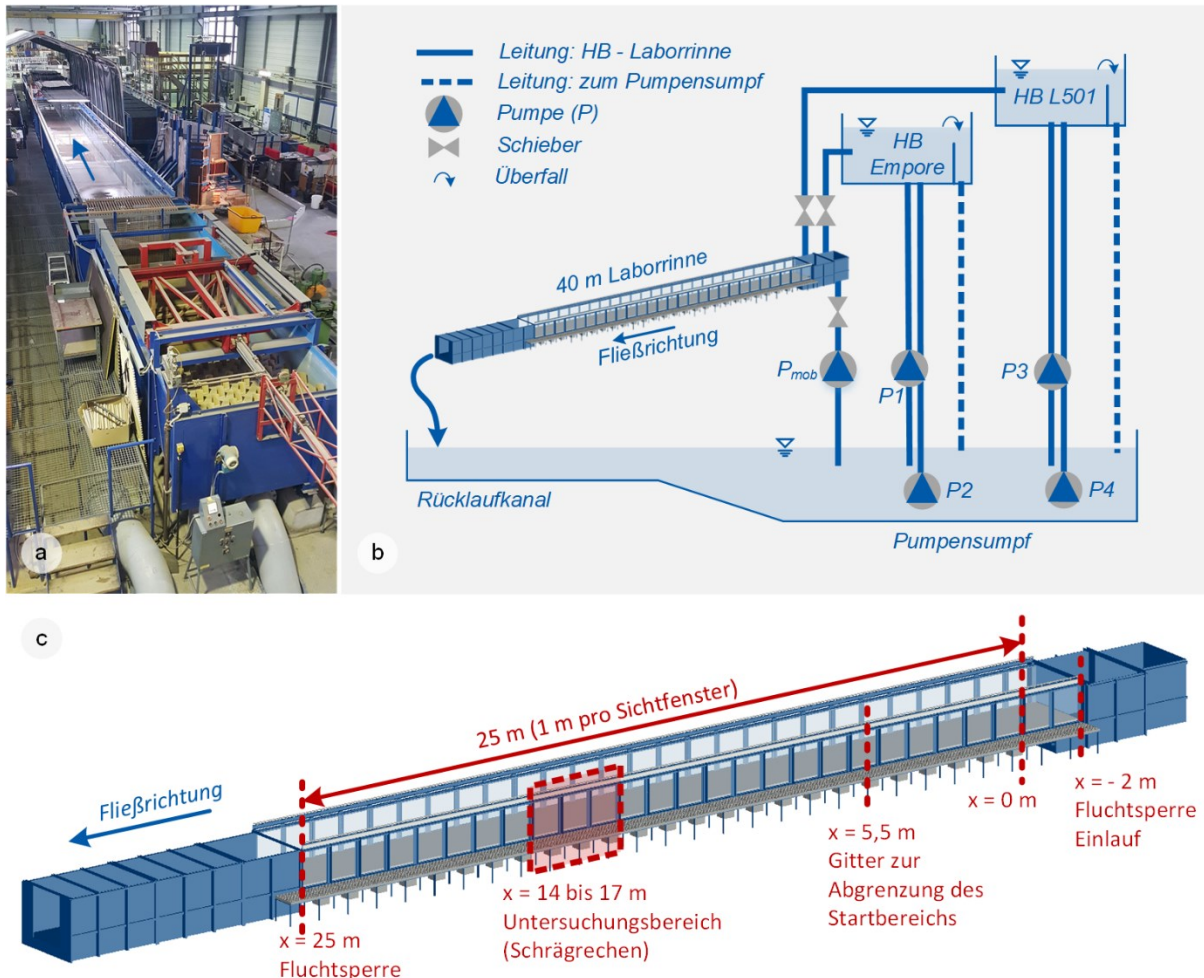


Abbildung 4.1: Versuchseinrichtung im wasserbaulichen Forschungslabor: (a) Blick auf die 40m-Rinne inkl. Zelt zur Abdunkelung; (b) Wasserkreislauf der Laborrinne (HB = Hochbehälter, P_{mob} = mobile Pumpe); (c) Positionierung des Untersuchungsbereichs entlang der x-Koordinaten in Rinnenlängsrichtung

Die Laborrinne besitzt des Weiteren eine spezielle Ausstattung für die Durchführung von Tierversuchen. Dazu gehört bspw. das über dem Untersuchungsbereich angeordnete Zelt mit dimmbaren Tageslichtlampen. Dadurch werden ungünstige Lichtverhältnisse durch einfallende Lichtkegel oder Schlagschatten verhindert, welche das Fischverhalten ggf. beeinflussen könnten. Am Zulauf sowie am Ende der Rinne sind Fluchtsperren aus feinmaschigem Draht oder Kunststoff angeordnet, um ein Schwimmen in den Einlaufbereich oder ein Abdriften in die Rücklaufrinne zu verhindern (**Abbildung 4.1**). Zur Haltung der Tiere während des Versuchszeitraums (meist

nur wenige Tage) befinden sich im hinteren Rinnenbereich drei Langstrombecken mit Abmessungen von je circa 4 m x 1 m x 1 m (**Abbildung 4.2 a und b**). Über Tauchpumpen sind die Becken an den Wasserkreislauf des Labors angeschlossen, sodass dort eine Akklimatisierung an die Wasserqualität und -temperatur möglich ist. Die Belüftung der Becken findet zum einen durch die ständige Durchströmung der Becken und zum anderen durch separate Belüftungspumpen statt. Außerdem wurde ein Not-Belüftungssystem integriert, welches aus einer Druckluftflasche mit Magnetventil besteht. Es ist an den Stromkreislauf des Wasserbaulabors angeschlossen und öffnet bei Spannungsabfall im Netz automatisch, sodass die Luft in die Becken entlassen wird. Durch Trennwände können die Langstrombecken in mehrere Kompartimente unterteilt werden, sodass einzelne Versuchsgruppen und/oder Fischarten getrennt voneinander gehalten werden können. Um die Tiere beim Umsetzen vom annähernd strömungsfreien Haltungsbekken in die Laborrinne vor dem Versuch zunächst an die Strömungssituation zu gewöhnen, wurde unterstromig der Fluchtsperre am Einlauf der Laborrinne ein zweites herausnehmbares Gitter platziert, welches den Startbereich abgrenzt (**Abbildung 4.2 c**).

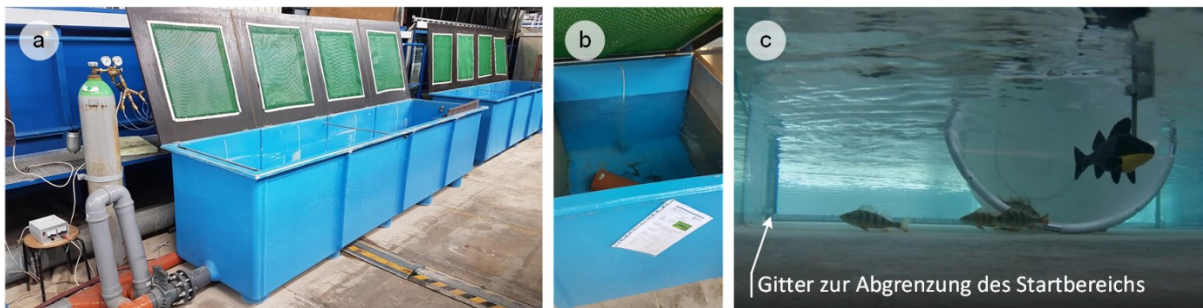


Abbildung 4.2: Tierversuchseinrichtungen: (a) Langstrombecken mit Notbelüftungssystem; (b) Einteilung eines Kompartiments mit außen angebrachter Information über Haltung und Versuchseinsatz; (c) Einsetzen von Flussbarschen in den durch ein Gitter abgegrenzten Startbereich zur Gewöhnung der Tiere an die Strömung

Das Versuchssetup wurde im Rahmen des von der Deutschen Bundesstiftung Umwelt geförderten Projektes „MeMo Fischabstieg“ (Az. 33867/01) eingesetzt. Der Fokus von MeMo lag auf dem kleinräumigen Verhalten von Fischen vor Schrägrechen mit horizontaler Stabausrichtung, die üblicherweise zum Fischschutz vor Turbineneinläufen angeordnet werden. Für die Setups wurden jeweils Feinrechen mit zwei unterschiedlichen Schrägstellungen zur Anströmung (55° und 30°; **Abbildung 4.3**) eingebaut. Zur Zuordnung ethologischer und hydraulischer Daten wurde auf der Rinnensohle ein quadratisches Raster (alphabetische Zeilen und numerische Reihen, **Abbildung 4.3**) angezeichnet, welches durch eindeutige Koordinaten des Rinnensystems beschrieben werden kann. Detaillierte Einzelheiten zur Setupwahl sind im Abschlussbericht zum Projekt MeMo dargestellt (Bensing et al. 2022a). Die Rohdaten aus dem Projekt wurden neben weiteren Daten zur tiefergehenden Analyse in dieser Arbeit verwendet. Die Wahl des Setups spielt hier eher eine untergeordnete Rolle, während der Fokus dieser Arbeit auf der neuen Messtechnik, den Analysemöglichkeiten und dem Post-Processing im ethohydraulischen Kontext liegt – der ethohydraulischen Modellierung.

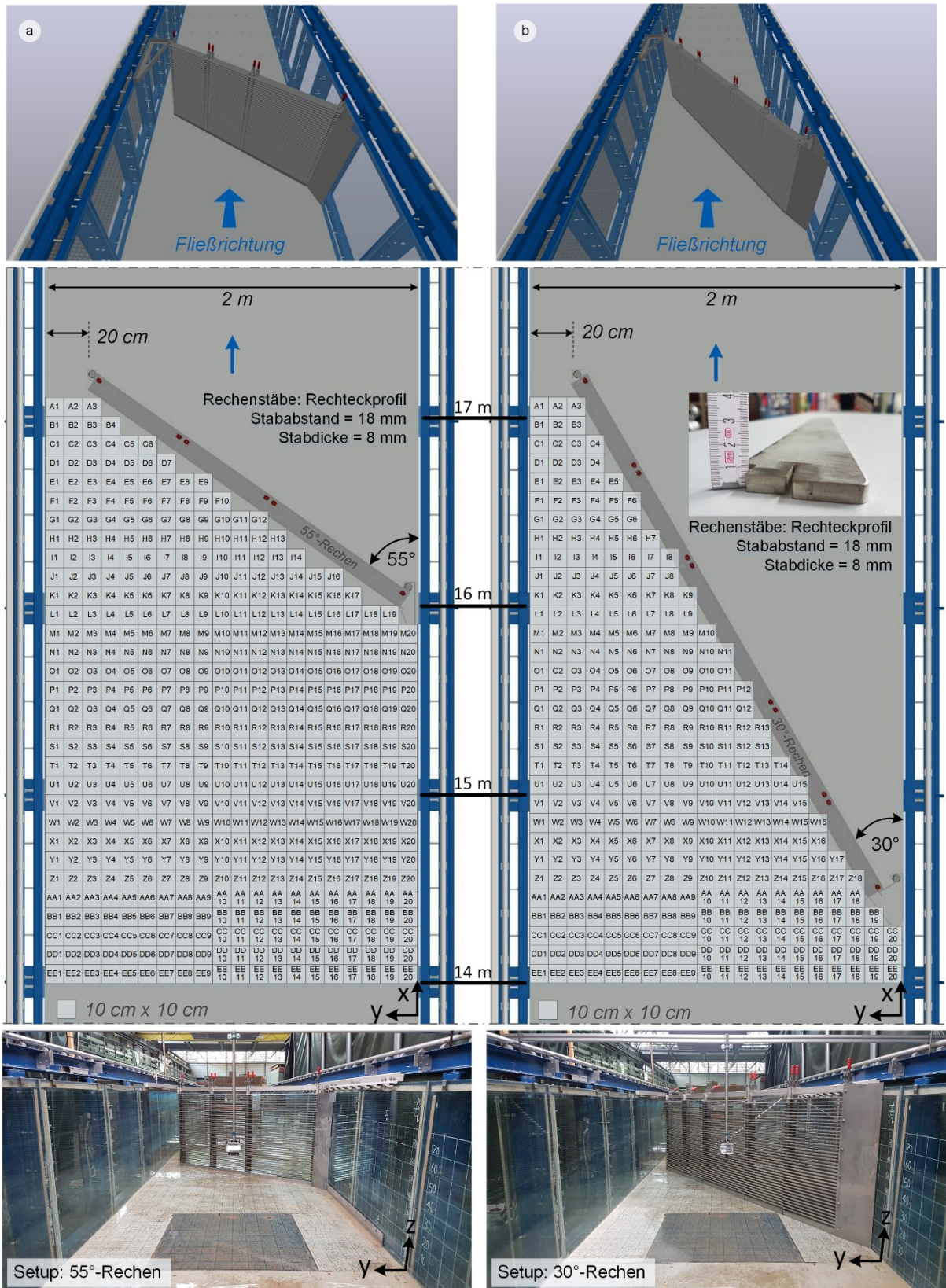


Abbildung 4.3: Versuchsaufbau mit Schrägrechen im Winkel von 55° (a) und 30° (b) zur Anströmung sowie Abbildung des gewählten Koordinatensystems: entwickeltes digitales 3D-Modell des Versuchs (oben); Untersuchungsraaster in der Draufsicht (Mitte) und das reale Modell im Labor ohne Wasser (unten). Die Rechenstäbe besitzen eine Dicke von 8 mm sowie einen Abstand von 18 mm zueinander (lichte Weite). Die x-Koordinatenwerte zur Verortung entlang der Rinnenlängsachse sind mittig angetragen.

4.2 Experimentelle Strömungsmessung

Die experimentelle Untersuchung des Strömungsgebietes fand mit einem **Acoustic Doppler Velocimeter** (ADV) und einer neuartigen fischförmigen Messsonde, der sogenannten **Fischsinnsonde** (FSS), statt. Beide Geräte werden in den folgenden Unterkapiteln hinsichtlich ihrer Einzeleigenschaften noch genauer erläutert. Die mit den Messgeräten aufgezeichneten Daten dienen zum einen dazu, ein begleitendes hydrodynamisch-numerisches Modell der Setups zu kalibrieren bzw. zu validieren und zum anderen eine Verschneidung mit ethologischen Aufzeichnungen zu ermöglichen. Mithilfe der FSS wurde versucht, einen besseren Einblick in die mögliche sensorische Welt eines Fisches zu erlangen.

Mit beiden Messgeräten werden punktuelle Daten im Strömungsraum erfasst. Zusätzlich wurden die Messgeräte synchronisiert, um eine zeitgleiche Datenausgabe der Zeitreihen zu ermöglichen. Da das ADV mit einer Frequenz von 25 Hz und die FSS mit einer Frequenz von 50 Hz Werte ausgeben (Abtastrate), liegen für jeden Geschwindigkeitswert des ADV je zwei Werte für verschiedene Parameter der FSS vor. Des Weiteren wurde der Wasserstand mit einem Ultraschall-Distanzsensor (UDS, mic+130/IU/TC, Microsonic, Deutschland) aufgezeichnet. Dieser misst den Abstand zur Wasseroberfläche (als Phasengrenze) über das Laufzeitprinzip, d.h. mithilfe der Ausbreitungsgeschwindigkeit des Ultraschalls in Luft und der Zeit, zwischen Aussenden und Eintreffen des reflektierten Pulses.

4.2.1 Acoustic Doppler Velocimeter

Das ADV gehört zu den im Wasserbau etablierten Messgeräten, welche die Rückstreuung akustischer Signale an Grenzflächen sowie den Dopplereffekt nutzen, um auf die Strömungsgeschwindigkeit zu schließen. Die Schallwandlung funktioniert dabei piezoelektrisch. Es wird bei der Messung davon ausgegangen, dass sich im Wasser gelöste Stoffe und mittransportierte Partikel und Luftblasen mit der Geschwindigkeit des Wassers selbst konvektiv fortbewegen – es wird folglich nicht direkt die Geschwindigkeit des Wassers gemessen, sondern die der darin transportierten Stoffe. Aufgrund des Messprinzips ist nach der Prüfung bei der Herstellung keine Kalibrierung mehr notwendig (Lemmin und Rolland 1997; Nortek AS 2018). Da das ADV auch in Deutschland weit verbreitet im Einsatz ist, wird im Folgenden etwas genauer auf wesentliche Grundlagen eingegangen, da ein Verständnis zum Messgerät für die Aufnahme belastbarer Daten sehr wichtig ist.

Das hier verwendete bistatische ADV (Vectrino Standard, Nortek AS, Norwegen) besitzt einen mittig platzierten Transmitter und vier radialsymmetrisch angeordnete Empfänger (**Abbildung 4.4**). Für die Messung wird die sogenannte kohärente Puls-zu-Puls Methode (eng. *pulse-to-pulse coherent method*) verwendet (Lhermitte und Serafin 1984; Rusello 2009). Dabei werden kurz hintereinander zwei Ultraschallpulse mit bekanntem Zeitversatz τ_{ADV} ausgesendet. Diese werden an den in einem Messvolumen unterhalb des Transmitters vorhandenen Partikeln rückgestreut und das Signal wieder empfangen. Die Phasenverschiebung wird für jeden Empfänger separat bestimmt und daraus unter Berücksichtigung der Schallgeschwindigkeit die Strömungsgeschwindigkeit in Richtung der Winkelhalbierenden zwischen gesendetem und empfangenen Signal bestimmt (**Abbildung 4.4** und **Abbildung 4.5**, **Gleichung 4.1**; Lane et al. 1998; Nortek AS 2018; Rusello 2009). Daraus ergeben sich vier Geschwindigkeitskomponenten entlang der vier Winkelhalbierenden (v_{B1} , v_{B2} , v_{B3} , v_{B4}), die geräteintern über eine Transformationsmatrix in

kartesische Koordinaten (v_x, v_y, v_z) umgerechnet werden können. Aus zwei gegenüberliegenden Empfängern werden jeweils zwei Geschwindigkeitskomponenten bestimmt (x-z-Ebene und y-z-Ebene), sodass eine redundante Bestimmung der Komponente in z-Richtung erfolgt (v_{z1}, v_{z2}).

$$v_{B,i} = \frac{c}{4\pi f_S} \frac{d\varphi_i}{dt} \quad 4.1$$

mit $v_{B,i}$ = Strömungsgeschwindigkeit in Richtung der Winkelhalbierenden zwischen Sender und Empfänger (B = Beam; i = 1 bis 4) [m/s]
 c = Schallgeschwindigkeit im Wasser (abhängig von: Salzgehalt, Temperatur) [m/s]
 f_S = Sendefrequenz (beim verwendeten Vectrino 10 MHz) [Hz]
 t = Zeit (die Änderung der Zeit dt entspricht dabei dem Zeitversatz τ_{ADV}) [s]
 φ_i = Phasenwinkel der Schwingungen der Signale i [°]

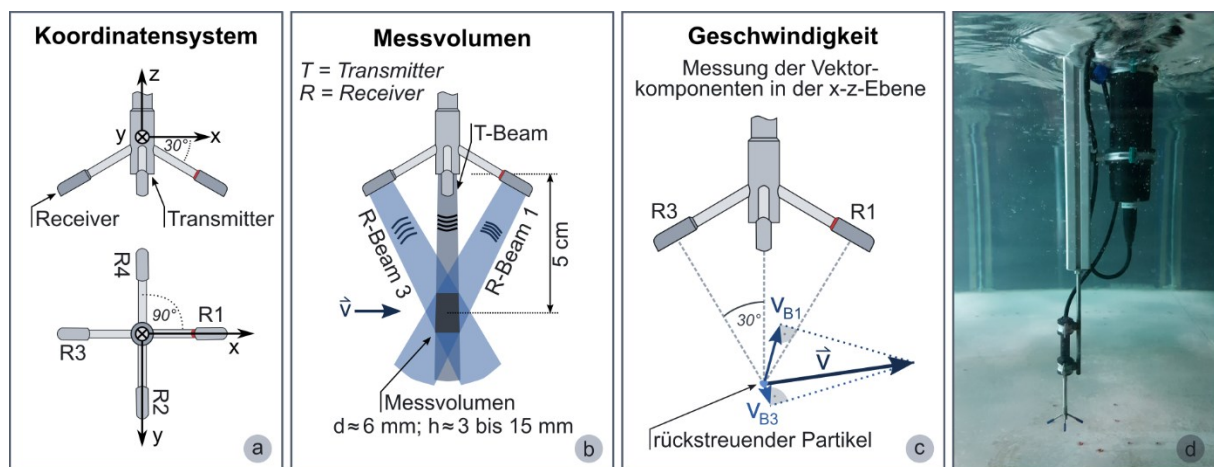


Abbildung 4.4: Einsatz des ADVs in der Ausführung als „downward looking Probe“ mit roter Markierung als Indikator für die x-Richtung: (a) Koordinatensystem für die interne Transformation der Geschwindigkeitskomponenten; (b) Messvolumen unterhalb des Transmitters und beispielhafte Darstellung der empfangenen Beams 1 und 3 (analog für Beam 2 und 4 senkrecht zur Bildebene); (c) Gemessene Geschwindigkeitskomponenten v_{B1} und v_{B3} zur Berechnung von v_x und v_{z1} (analog für v_{B2} und v_{B4} senkrecht zur Bildebene, aus denen v_y und v_{z2} bestimmt werden); durch die zweifache Dopplerverschiebung verläuft die gemessene Geschwindigkeit in Richtung der Winkelhalbierenden zwischen Transmitter und Receiver im Winkel von 15° zur Lotrechten; (d) Einsatz des Vectrinos im wasserbaulichen Forschungslabor der TU Darmstadt (Zeichnungen in Anlehnung an Doroudian et al. 2010; Lohrmann et al. 1995; Nortek AS 2017)

Der Mittelpunkt des zylindrischen Messvolumens befindet sich ca. 5 cm unterhalb des Transmitters. Das Messvolumen selbst besitzt entsprechend den Dimensionen des Transmitters und dem Öffnungswinkel des ausgesendeten Schallstahls (Beam) einen Durchmesser von ca. 6 mm sowie eine je nach Geräteeinstellung variierbare Höhe zwischen 3 und 15 mm (Nortek AS 2018). Die Höhe des Kontrollvolumens ist unter anderem von der Pulsdauer, den Dimensionen der Empfänger und dem Zeitfenster des Empfangs abhängig (Aberle et al. 2017). Die Begrenzung der Signalaufnahme auf einen bestimmten Messbereich wird im Englischen auch als „gating“ bezeichnet (Lemmin und Rolland 1997). Da das unmittelbare, akustische Nahfeld des Transmitters sehr komplex und nur das physikalische Fernfeld eindeutig zu analysieren ist, ist die Einhaltung eines Mindestabstandes zwischen Transmitter und Messvolumen notwendig (Ma et al. 1987). Durch den Abstand ergibt sich außerdem der große Vorteil einer berührungslosen Messung. Aufgrund der unterschiedlichen Impedanz verschiedener Materialien muss das Gerät

immer eingetaucht sein, wodurch es dennoch zu einer gewissen Beeinflussung der Strömung kommt. Über das Messvolumen hinweg findet dann eine Mittelung der aufgezeichneten Werte statt, sodass diese Form der Messung meist als Punktmessung bezeichnet wird.

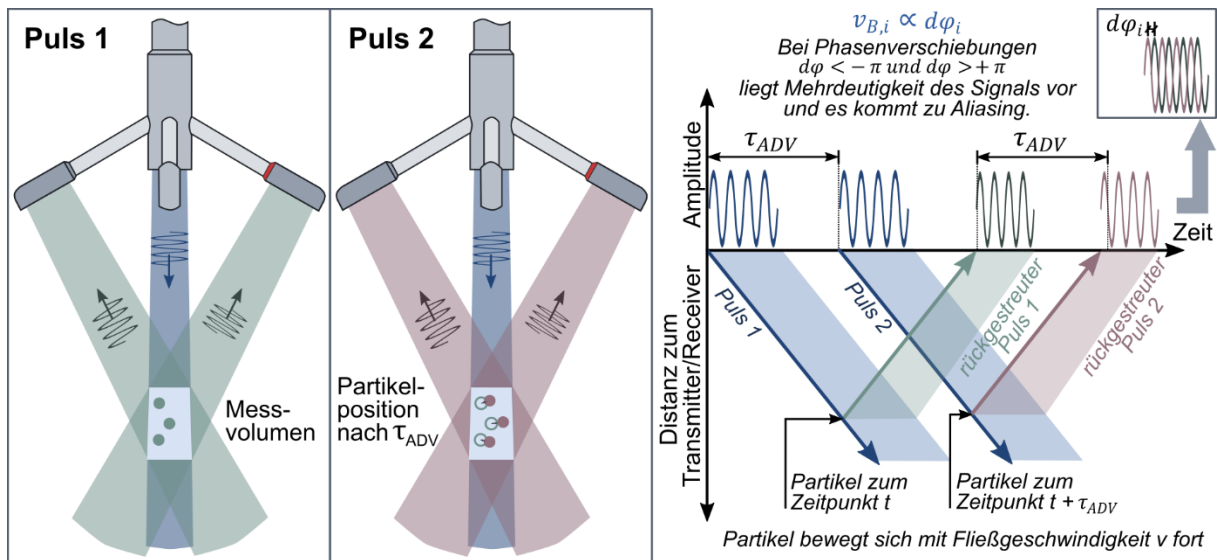


Abbildung 4.5: Vereinfachtes Prinzip der Bestimmung der Geschwindigkeit in Richtung der Winkelhalbierenden zwischen Transmitter und Receiver auf Basis der Phasenverschiebung zwischen den beiden empfangenen Pulsen. Linker Teil: Darstellung der 2D-Ebene (zwei Receiver); Rechter Teil: Darstellung der Pulse und Ermittlung der Phasenverschiebung für nur einen Receiver (stark verändert, aber in Anlehnung an Zippel et al. 2021)

Die Größe des Messvolumens ist vor allem für die Analyse der turbulenten Eigenschaften der Strömung relevant, denn Turbulenz liegt stets in unterschiedlichen Skalen vor – von den großen energieeintragenden Wirbeln, die sich immer weiter zersetzen, bis hin zur Dissipation der Wirbel durch die Viskosität in den kleinsten Skalen (siehe „Kolmogorov Kaskade“ in Abschnitt 3.2.4). Durch das Messvolumen können jedoch nur jene Größenskalen aufgelöst werden, die größer als das Volumen selbst sind. Mit der räumlichen Skala geht ebenfalls eine zeitliche Skala einher, die durch die Zeitreihe des Messgerätes abgedeckt wird. Die Abtastrate des verwendeten ADV ist mit 25 Hz (25 Werte pro Sekunde) im Vergleich mit anderen Messgeräten bereits hoch. Dabei muss berücksichtigt werden, dass nach dem Nyquist-Shannon-Abtasttheorem die Messfrequenz mindestens doppelt so groß sein muss, wie die Frequenz des Signals, das erfasst werden soll (Tucker und Varosi 1995). Mit der gegebenen Messfrequenz liegen die kleinsten eindeutig auflösbaren Wirbelfrequenzen folglich im Bereich von 12,5 Hz (Nyquist-Frequenz). Die Genauigkeit der gemessenen Wirbelgrößen hängt jedoch ebenso von den transportierten Partikeln ab. Sind die Partikel beispielsweise zu schwer bzw. träge und können den kleinskaligen Schwankungen der Strömung nicht schnell genug folgen, wird das Wirbelspektrum im hochfrequenten Bereich abgeschnitten (Cut-off Frequenz bei zu großen Sedimentpartikeln, Mei 1996). Zusätzlich ist zu berücksichtigen, dass durch die Mittelung über das Messvolumen auch eine Mittelung des dort vorhandenen Geschwindigkeitsverlaufs stattfindet. Dies kann gerade im Nahbereich zu Oberflächen, wo große Gradienten vorliegen, zu Ungenauigkeiten führen (McLelland und Nicholas 2000).

Die Messungen gehen außerdem stets mit Dopplerrauschen einher, was unterschiedliche Ursachen haben kann (z.B. elektronische Weiterverarbeitung des Signals, Mittelung der Signale im

Messvolumen, akustische Signale anderer Quellen). Auch mit höherer Abtastrate oder kleinerem Messvolumen (weniger rückstreuende Partikel) steigt das Dopplerrauschen an, während jedoch die turbulenten Größen genauer aufgelöst werden (Kazemi et al. 2021; Pedocchi und García 2012). Somit muss eine Abwägung bezüglich der Genauigkeit der Daten sowie der zeitlichen und räumlichen Auflösung der Turbulenz stattfinden. Doroudian et al. (2010) befanden in ihren Untersuchungen eine Grenze von nahe 50 Hz als gut. Das Rauschen macht sich im Energiespektrum durch ein Abflachen im höheren Frequenzbereich bemerkbar, vorrangig im Bereich der Annäherung an die Nyquist-Frequenz (z.B. Dombroski und Crimaldi 2007; Lohrmann et al. 1995). Zusätzlich kann es aber bei einer Spektralanalyse auch zum Aliasing der hohen Rausch-Frequenz in den niedrigeren Frequenzbereich unterhalb der Nyquist-Frequenz kommen (Lane et al. 1998).

Neben der Verunreinigung der Messdaten durch Dopplerrauschen ergibt sich eine zweite Schwierigkeit für die Datenaufbereitung durch Ausreißer, die meist als „Spikes“ (zeigen sich als „Spitzen“ in der Zeitreihe) bezeichnet werden. Auch diese können unterschiedliche Ursachen haben. Eine Ursache ist Aliasing aufgrund der Messmethode, denn bei kohärenten Puls-Systemen kann es zur Mehrdeutigkeit in der Phasenverschiebung kommen. Ist die Geschwindigkeit der Partikel so groß, dass die Phasenverschiebung zwischen den beiden mit Zeitversatz τ_{ADV} gesendeten und reflektierten Pulsen $d\varphi$ außerhalb einer vollen Periode ($-\pi$ bis $+\pi$) liegt, wird der gemessene Wert in den möglichen Phasenraum verschoben, sodass daraus ein falscher Winkel bzw. eine falsche Phasenverschiebung resultiert und folglich eine falsche Geschwindigkeit ermittelt wird (**Abbildung 4.5**). Dies wird auch als „Phase Wrapping“ bezeichnet (Rusello 2009). Je nach Geschwindigkeit sollte daher der zeitliche Versatz der Pulse τ_{ADV} , der oft auch durch seinen Kehrwert als Pulsfrequenz f_{PRF} (eng. *pulse repetition frequency*) beschrieben wird, angepasst werden. Beim Vectrino geschieht dies durch den NVR-Wert (eng. *nominal velocity range*), der für verschiedene Geschwindigkeitsbereiche vordefiniert ist. Die prinzipielle Berechnung des oberen Grenzwertes erfolgt nach **Gleichung 4.2**.

$$v_{B,max} = \frac{c}{4 f_S \tau_{ADV}} = \frac{c f_{PRF}}{4 f_S} \quad 4.2$$

mit $v_{B,max}$ = Maximale und ohne Aliasing messbare Strömungsgeschwindigkeit in Richtung der Winkelhalbierenden zwischen Sender und Empfänger [m/s]
 τ_{ADV} = Zeitversatz zwischen zwei gesendeten Ultraschallpulsen [s]
 f_{PRF} = Pulsfrequenz (PRF = pulse repetition frequency) [Hz]

Als grobe Abschätzung schreiben Lane et al. (1998), dass die zusätzliche durch das Rauschen in die Messergebnisse eingehende Varianz proportional zum quadrierten Kehrwert des Zeitversatzes τ_{ADV}^{-2} sowie zur Anzahl der zeitlich gemittelten Pulse-Paare in jedem Messwert ist. Um den Einfluss des Rauschens folglich so gering wie möglich und die Messungen damit so genau wie möglich zu halten, sollte der Zeitversatz möglichst groß sein, ohne jedoch Aliasing zu verursachen. Auch ist die Messung sehr geringer Phasenverschiebungen (hohe Pulsfrequenz bzw. großer Zeitversatz und sehr geringe Geschwindigkeit) ungenauer. Neben den Spikes, die durch Aliasing entstehen, gibt es bei schlechten Umgebungsbedingungen auch zufällig auftretende Spikes. Die Anzahl der zufälligen Spikes erhöht sich dabei, wenn das Messvolumen zu klein ist, oder dieses zu wenige rückstreuende Partikel enthält (Doroudian et al. 2010; Niu 2021). Auch beim Abstand zu Oberflächen müssen je nach eingestellter Pulsfrequenz bestimmte Abstände gemieden werden (sog. Weak Spots), in denen sich von der jeweiligen Oberfläche rückgestreute

Signale mit den Messsignalen ungünstig überlagern und es ebenfalls zu Spikes kommen kann. Zu vermeidende Abstände können für das Vectrino in Abhängigkeit des NVR-Wertes entsprechend in Nortek AS (2018) nachgelesen werden.

Des Weiteren können die Daten auch durch sogenanntes Acoustic Streaming beeinflusst werden (Poindexter et al. 2011). Dies ist vor allem bei sehr geringen Strömungsgeschwindigkeiten relevant und zeigt sich in Form einer leichten Strömung, die maßgeblich in paralleler Richtung zur Schallausbreitung verläuft. In Laborstudien wurden sogar Geschwindigkeiten von bis zu 2 cm/s in einem Abstand von 6 bis 9 cm unterhalb des Transmitters gemessen, wodurch die eigentliche Strömung innerhalb des Messvolumens leicht beeinflusst werden kann.

Um eine erste Beurteilung der Güte der Daten während der Messung zu ermöglichen, werden vom Gerät zusätzlich der SNR-Wert (eng. *signal to noise ratio*) sowie ein Korrelationswert ausgegeben. Der SNR-Wert gibt an, wie stark das Signal des ausgesendeten Pulses gegenüber dem vorhandenen Grundrauschen ist. Letzteres wird immer zu Beginn eines jeden Pulses aufgezeichnet (Nortek AS 2018). Je nach Abtastrate werden unterschiedliche Mindestwerte für eine gute Datenqualität empfohlen (bei 25 Hz meist mindestens 15 dB). Eine zu hohe Pulsfrequenz bzw. ein zu hoher NVR-Wert, ebenso wie zu wenige Partikel im Messvolumen, können das Signal-Rausch-Verhältnis negativ beeinflussen. Der zweite Güteparameter – die Korrelation – gibt den Zusammenhang der beiden kurz hintereinander empfangenen Signale an und besitzt einen Wertebereich zwischen 0 (keine Korrelation) und 100 % (identische Signale). Teilweise werden Mindestwerte definiert, um vertrauenswürdige Daten zu erhalten, so gibt Nortek AS (2018) beispielsweise einen Wert von 70 % und McLelland und Nicholas (2000) 60 % an. Dennoch wird immer wieder erwähnt, dass es auch bei niedriger Korrelation vertrauenswürdige Geschwindigkeitsdaten geben kann und ein niedriger Wert der Korrelation selbst nicht mit dem Auftreten von Spikes korreliert (z.B. Cea et al. 2007; Doroudian et al. 2010; Rusello 2009; Wahl 2000). Dies kann vor allem bei sehr turbulenter Strömung auftreten, wenn die momentanen Geschwindigkeiten stark schwanken. Rusello (2009) betont ebenfalls, dass von einer Generalisierung des Wertes von 70 %, der sich für den Einsatz beim Korrelations-Grenzwertfilter gefestigt zu haben scheint, abgesehen werden sollte. Stattdessen sollten die Messdaten genau analysiert werden und je nach Zielsetzung der Untersuchung ein geeignetes Filterverfahren gewählt werden. Weiterhin ist stets zu berücksichtigen, dass die Güte-Angaben für die einzelnen Schallstrahlen gelten und nicht für die berechneten Geschwindigkeitskomponenten. Folglich werden Spikes, die in einem Schallstrahl (Beam) entstehen, bei der Transformation auf kartesische Koordinaten, auf mehrere Komponenten projiziert.

Es wird nun deutlich, dass eine geeignete Konfiguration des Messgeräts ebenso wie die genaue Betrachtung und Analyse der Daten für gute Ergebnisse essentiell sind. Da das Dopplerrauschen bezüglich der Geschwindigkeitsdaten unkorreliert, zufällig und normalverteilt ist (meist als weißes Rauschen beschrieben), beeinflusst es den Mittelwert der Geschwindigkeiten bei ausreichend langer Messreihe nicht (Lohrmann et al. 1995; Pedocchi und García 2012). Jedoch erzeugt es einen zusätzlichen Varianzterm, der den eigentlichen Messungen aufaddiert wird und die turbulenten Schwankungsgrößen (z.B. Reynolds-Schubspannungen und turbulente kinetische Energie) beeinflusst. Dennoch konnten Voulgaris und Trowbridge (1998) für die mittlere Geschwindigkeit sowie die Reynolds-Schubspannungen eine Genauigkeit von 1 % erzielen, gehen jedoch auch auf die Schwierigkeit bei der Beschreibung höherer Momente ein. Auch die Spikes verzerren die Ergebnisse bei der Beschreibung der Strömung anhand der Messdaten. Cea

et al. (2007) beschreiben aber, dass auch die Spikes bei ausreichend langer Messreihe ebenfalls zufällig verteilt seien⁴⁶. Diese Aussage wird jedoch kritisch gesehen. In den letzten Jahrzehnten wurden viele verschiedene Methoden zum Denoising (Rauschreduzierung: Biron et al. 1995; Durgesh et al. 2014; Hejazi et al. 2016; Huang et al. 2018; Huang et al. 2020; Hurther und Lemmin 2001; Lane et al. 1998; Nikora und Goring 1998; Richard et al. 2013; Roget et al. 2007), Dealiasing (Franca und Lemmin 2006) und Despiking (Spikeentfernung, Cea et al. 2007; Goring und Nikora 2002; Islam und Zhu 2013; Parsheh et al. 2010; Razaz und Kawanisi 2011) entwickelt. Das reine Dealiasing wird jedoch eher seltener durchgeführt, weil die durch Aliasing entstehenden, fehlerhaften Daten meist im Despiking bereits entfernt werden. Eine umfassende Gegenüberstellung verschiedener Methoden bieten Cea et al. (2007), Goring und Nikora (2002), Jesson et al. (2013), Köse (2013) und Schnellbach (2022). Wird im Rahmen der Auswertung die Zeitreihe genauer untersucht, müssen fehlerhafte Daten zusätzlich noch ersetzt werden. Auch hier gibt es verschiedenste Ersetzungsmethoden, die Anwendung finden (z.B. durch den letzten „guten“ Wert, den Mittelwert, den Median, eine Vielpunktlinie, Interpolation). Wichtig ist es vor allem den Ersetzungswert so zu wählen, dass er die statistischen Eigenschaften der Zeitreihe wiedergibt.

Für die Wahl der Methode zur Datenaufbereitung gibt es bisher keine eindeutige Handlungsanweisung. In ihren Untersuchungen schreiben Cea et al. (2007) das sich die mittlere kinetische Energie bei der Anwendung verschiedener Despiking-Methoden kaum verändert und dass alle untersuchten Verfahren sehr ähnliche Ergebnisse liefern. Auch wenn je nach Verfahren eine unterschiedliche Anzahl an Spikes identifiziert wurde, sei kein Verfahren dem anderen wirklich überlegen. Dies zeigt deutlich, dass für die Analyse sowohl Erfahrung im Umgang mit dem Messgerät und den Daten als auch Verständnis zum Messprinzip und den strömungstechnischen Grundlagen relevant ist. Viele Methoden sind bei sehr großen Datenmengen zu aufwendig anzuwenden, sind schwer nachzuvollziehen – teils auch mangels ausreichender Erläuterungen in den Veröffentlichungen – und sind oft auch nicht als leicht verwendbarer Code oder sogar Software mit Benutzeroberfläche (GUI – General User Interface) gegeben. Dadurch sind zur zielführenden Anwendung vieler Verfahren eine sehr aufwendige Einarbeitung sowie Programmierkenntnisse notwendig. Im Rahmen der meisten Projekte ist dies jedoch nicht leistbar. Aus diesem Grund wurde sich auch in dieser Arbeit auf die Anwendung der Software WinADV⁴⁷ (Version 2.031, Wahl 2000) beschränkt, welche vielfach verwendet und für gut befunden wurde. Angewendet wurde die Phase-Space-Thresholding-Methode (PST) nach Goring und Nikora (2002) verändert nach Wahl (2003). In zukünftigen Untersuchungen ist es dennoch sinnvoll auch weitere Verfahren zur Datenbereinigung genauer zu testen, wie beispielsweise das Python-basierte Modul von Agarwal et al. (2021), und diese ggf. weiterzuentwickeln.

⁴⁶ Hier ist es wichtig zu erwähnen, dass dies nicht auf die resultierende Geschwindigkeit zu beziehen ist, da zu deren Berechnung ein Quadrieren der Komponenten notwendig ist, sodass die Spikes in jedem Fall positiv wären.

⁴⁷ Die Software wurde ursprünglich vom U.S. Bureau of Reclamation (USBR) entwickelt und wurde dann in Kooperation von USBR sowie den Geräteherstellern SonTek und Nortek weiterentwickelt.

4.2.2 Fischsinnsonde

In bisher publizierten ethohydraulischen Untersuchungen wurden vorrangig die zeitgemittelte Geschwindigkeit sowie teilweise deren zeitliche Fluktuation genauer betrachtet. Aus Kapitel 2 wird jedoch deutlich, dass der Fisch wesentlich mehr Parameter multimodal wahrnehmen kann. Aus diesem Grund wurde an der Tallinn University of Technology (TalTech) eine fischförmige Messsonde weiterentwickelt, die neben dem Druck auch weitere Parameter wie das Magnetfeld, die Linearbeschleunigung und die Winkelgeschwindigkeit aufzeichnen kann (Vorgängerarbeiten an der TalTech z.B. El Daou et al. 2011; Fuentes-Pérez 2019). Da diese Parameter von lebenden Fischen nicht rein durch das mechanosensorische Seitenlinienorgan, sondern auch durch den vestibulären Apparat oder den Magnetsinn wahrgenommen werden, wird die Messsonde als Fischsinnsonde (FSS; eng. *fish sensory sonde*) bezeichnet (**Abbildung 4.6**) und nicht wie andere bisher entwickelte Sonden als künstliche Seitenlinie (ALL, LLP; siehe Abschnitt 3.4.2). Des Weiteren ist bei dieser Art von Sonde die Beeinflussung der Strömung durch das Messgerät selbst wichtig, die bei Strömungsmessungen grundsätzlich eher unerwünscht ist.

Der fischförmige Messkörper wird gezielt in der Strömung platziert, um die Wahrnehmung eines realen Fisches besser anzunähern sowie die Wechselwirkung zwischen Fischkörper und Strömung in den Untersuchungen zu berücksichtigen. Zu diesem Zweck wurden neun unterschiedlich große FSS in Form von acht verschiedenen Spezies entwickelt (**Abbildung 4.6**, **Abbildung 4.7** und **Tabelle 4.1**).

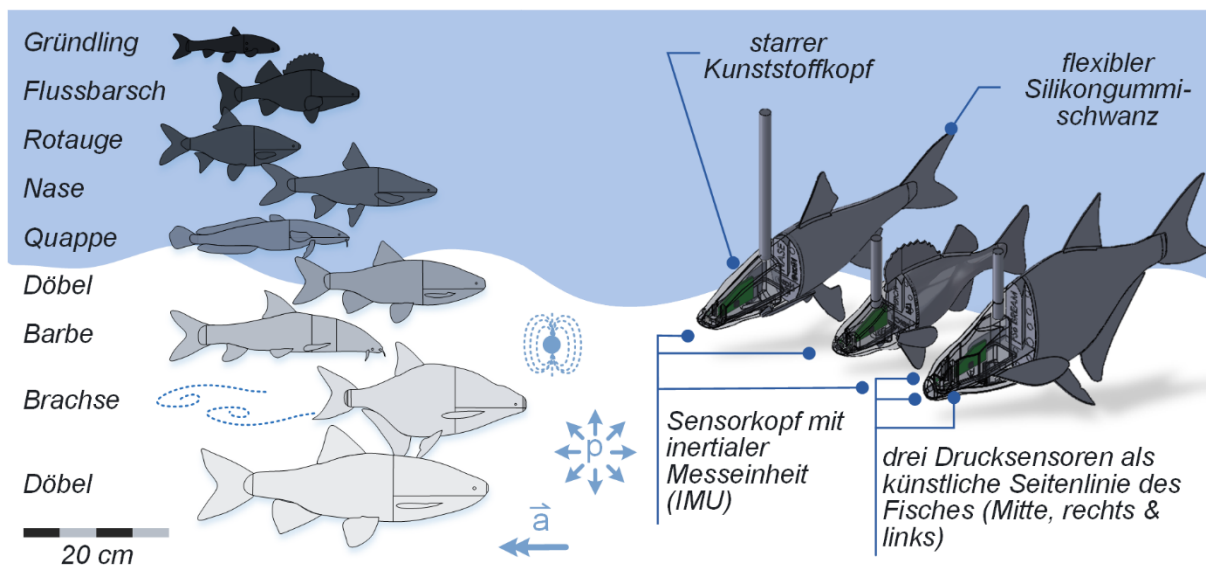











Abbildung 4.6: Arten- und Größenspektrum der neun an der TalTech entwickelten Fischsinnsonden (links) und beispielhafte 3D-Modelle mit Erläuterungen zum Aufbau und der Sensorik (rechts, in Anlehnung an Lehmann et al. 2021b)

Die Fischkörper für die FSS wurden von den 3D-Künstlern Panka J. Singh (CGTrader) und Sebastian Dosch (Dosch Designs) entworfen. Jedem Künstler wurde dafür der lateinische Name der Fischart, ein Portfolio an Bildern und die charakteristischen Abmessungen zur Verfügung gestellt. Anschließend wurde sichergestellt, dass die Körper der einzelnen Fischarten die richtigen Dimensionen aufweisen, bevor sie letztendlich in ein finales Modell überführt wurden. Der Kopf der FSS wurde so gestaltet, dass die Sensorelektronik, das Netzkabel und das Kabel zur Datenübertragung sowie das Halterungsrohr integriert werden konnten. Gefertigt wurde der

Kopf additiv und die flexible Schwanzflosse (bis zu 2/3 des Körpers) aus Silikon gegossen. Letztere soll dazu dienen die biomechanischen Eigenschaften des Fisches nachzuahmen und Wirbelablösungen im hinteren Bereich des Körpers gezielt abzufedern, um Vibrationen der Sonde zu reduzieren.

Tabelle 4.1: Auflistung der Dimensionen sowie der Frontansicht der verschiedenen FSS

FSS ID	Spezies <i>Lat. Name</i>	Front- ansicht	Totallänge [cm]	Höhe [cm]	Breite [cm]
FSS 1	Quappe <i>Lota lota</i>		25	4.25	4.25
FSS 2	Gründling <i>Gobio gobio</i>		15	2.70	1.95
FSS 3	Barbe <i>Barbus barbus</i>		30	5.70	3.60
FSS 4	Nase <i>Chondrostoma nasus</i>		25	5.50	3.00
FSS 5	Döbel <i>Squalius cephalus</i>		40	9.60	6.00
FSS 5.2	Döbel <i>Squalius cephalus</i>		25	6.00	3.75
FSS 6	Brachse <i>Abramus brama</i>		30	10.20	3.00
FSS 7	Flussbarsch <i>Perca fluviatilis</i>		20	5.80	3.20
FSS 8	Rotaugen <i>Rutilus rutilus</i>		20	6.00	2.80

Zur verbauten Sensorik gehören entsprechend **Abbildung 4.6** und **Tabelle 4.2** drei Drucksensoren (mittig/center, rechts und links) und eine inertielle Messeinheit (IMU). Für die neuen FSS wurde eine verbesserte Inertielle Messeinheit (Bosch BMX160) verwendet, die eine höhere Genauigkeit und Sensitivität des Magnetometers aufweist. Weitere Parameter, die von der Sonde ausgegeben werden können, sind in **Tabelle 4.2** gelistet. In der vorliegenden Arbeit wird jedoch vor allem auf die Drucksensoren fokussiert. Die in der Tabelle genannte „ADV-Sync-Zeit“ (Spalte 3) wird zur Überprüfung der Synchronisation von FSS und ADV ausgegeben und schreibt immer nur dann fortlaufend Zeitschritte in die Datei, wenn die Geräte synchron laufen. Die FSS kann sowohl über ein Kabel per USB, als auch mit externer Stromzufuhr (Powerbank) über Bluetooth mit dem PC verbunden werden. Letzteres bietet vor allem im Freiland Einsatz Vorteile. Über einen Terminal Emulator (z.B. Tera Term) können die erzeugten Messdaten in einer Frequenz von 50 Hz ausgelesen und zur weiteren Verarbeitung in eine Text-Datei geschrieben werden.

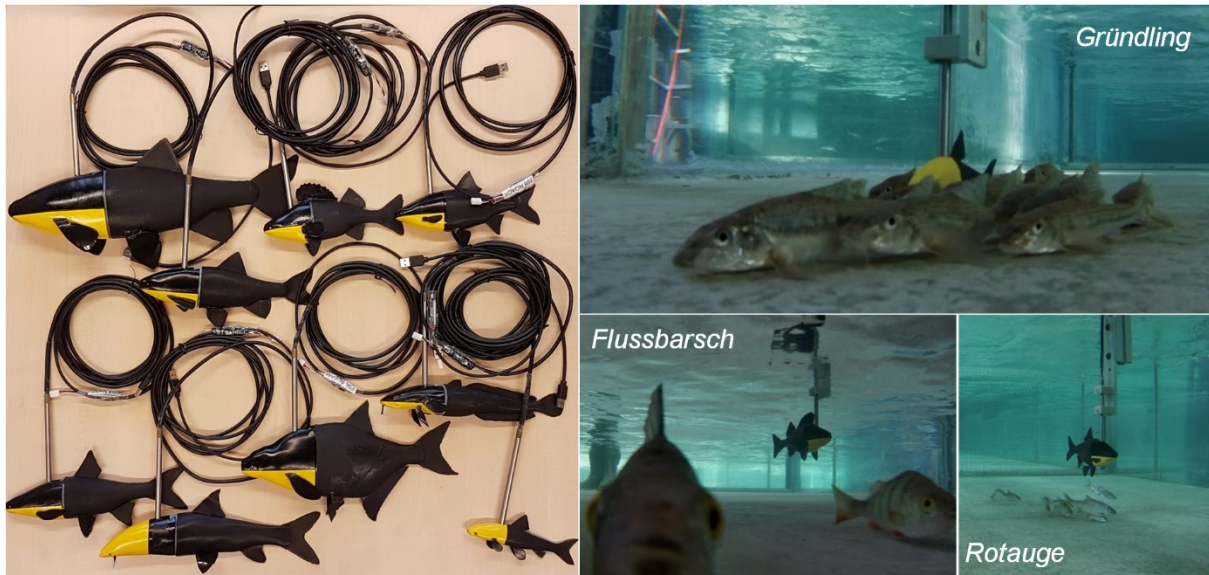
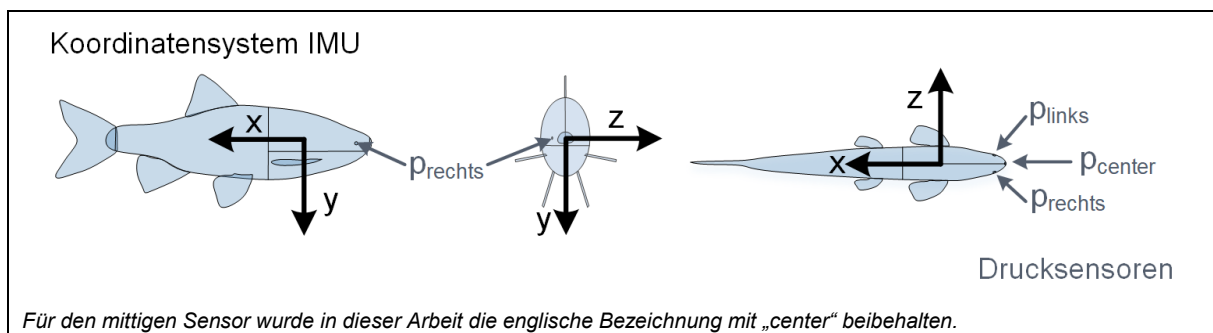


Abbildung 4.7: Neun verschiedene FSS im Überblick (links) sowie Gründling-, Flussbarsch- und Rotaugen-FSS mit ihrem zugehörigen realen Fisch-Pendant kurz vor dem Start der ethohydraulischen Tests (rechts)

Tabelle 4.2: Ausgabeparameter der FSS, Bezeichnung der Drucksensoren und zugehöriges Koordinatensystem der inertialen Messeinheit (IMU)

Spalte 1	Spalte 2	Spalte 3	Spalte 4	Spalte 5	Spalte 6
Time [s]	Fisch ID [-]	ADV Sync-Zeit [s]	Druck Sensor rechts [hPa]	Temperatur Sensor rechts [°C]	Druck Sensor links [hPa]
Spalte 7	Spalte 8	Spalte 9	Spalte 10	Spalte 11	Spalte 12
Temperatur Sensor links [°C]	Druck Sensor Mitte [hPa]	Temperatur Sensor Mitte [°C]	Beschleunigung in x-Richtung [m/s ²]	Beschleunigung in y-Richtung [m/s ²]	Beschleunigung in z-Richtung [m/s ²]
Spalte 13	Spalte 14	Spalte 15	Spalte 16	Spalte 17	Spalte 18
Winkelgeschwindigkeit in x-Richtung [deg/s]	Winkelgeschwindigkeit in y-Richtung [deg/s]	Winkelgeschwindigkeit in z-Richtung [deg/s]	Magnetische Flussdichte in x-Richtung [mT]	Magnetische Flussdichte in y-Richtung [mT]	Magnetische Flussdichte in z-Richtung [mT]



Die Platzierung der drei Drucksensoren im vorderen Bereich der Sonde basiert auf der Bedeutung des „Gesichtssinns“ – wie beispielsweise Dykgraaf (1933) ihn bezeichnet – für den Fisch. Wie auch beim Menschen konzentriert sich eine Vielzahl unterschiedlicher Sinnesorgane im Bereich des Gesichts bzw. Kopfes. Das Seitenlinienorgan eines Fisches weist ebenfalls vor allem im Kopfbereich zahlreiche Verästelungen sowie eine hohe Dichte an Neuromasten auf (siehe Abschnitt 2.2.1), weshalb er gerade dort hochsensibel ist. Sind visuelle Reize ausgeschaltet (z.B. nachts), agiert der Fisch unter anderem anhand von Strömungsinformationen, die ihm das Seitenlinienorgan liefert. Die Anordnung der seitlichen Drucksensoren (links und rechts) basiert außerdem auf den Analysen von Ristroph et al. (2015). Die Arbeit zeigt, dass der Verlauf des Druckkoeffizienten entlang des Fischkörpers bei symmetrischer Umströmung des Körpers bei 5 % der Körperlänge einen Nulldurchgang besitzt und damit an dieser Stelle bei symmetrischer Anströmung ungefähr dem hydrostatischen Druck entspricht. Der dritte Drucksensor sitzt mittig an der Nase (center).

Für die Sensorik (Drucksensoren und IMU) wurden erprobte Komponenten verschiedener Hersteller verwendet. Die piezoresistiven Drucksensoren stellen elektromechanische Druckwandler dar, welche die induzierten Verformungen in elektrische Signale umwandeln. Es wird folglich die Proportionalität zwischen dem wirkenden Druck und der mechanischen Spannung im piezoresistiven Material genutzt. Bei der Dehnung oder Stauchung des Materials ändert sich die elektrische Leitfähigkeit und damit dessen Widerstand, was wiederum direkt elektrisch abgegriffen und in einen Druck umgerechnet werden kann. Der Sensorchip selbst befindet sich in einer gelgefüllten Messzelle, die (wasser-)dicht verschlossen ist. Durch eine dünne Membran kann der Außendruck über das Gel als Übertragungsmedium auf den Sensorchip weitergegeben werden und dessen Dehnung oder Stauchung verursachen (Boyn 2019; TE connectivity 2022).

Wird nun die Zusammensetzung der Druckanteile in verschiedener Literatur betrachtet, zeigt sich eine nicht ganz eindeutige Definition. Aus diesem Grund wird an dieser Stelle kurz beschrieben, wie der Druckbegriff im Rahmen dieser Arbeit genutzt wird. Hierbei wird den Erläuterungen von Herwig (2004) eindeutig beigepllichtet. Außerdem wird sich hier nur auf offene Systeme, also bspw. nicht auf Kolbendruck, bezogen.

Grundsätzlich ist der Druck eine skalare, nicht gerichtete Größe und wirkt nach allen Seiten gleich (Normalspannung und negatives Drittel der Spur des Spannungstensors, siehe **Gleichung 3.24**). In einem Fluid gibt es nur den einen thermodynamischen bzw. strömungsmechanischen Druck p (Herwig 2004). Oertel (2017) beschreibt den Druck sehr anschaulich als jenen, den ein mit dem Fluid mitbewegtes Druckmessgerät anzeigen würde. Gibt es nun keine Bewegung, besteht er rein aus einem statischen Anteil in einem ruhenden System. **Gleichung 4.3** zeigt die Zusammensetzung des statischen Drucks aus dem Atmosphärendruck⁴⁸, der in offenen Systemen überall gleichermaßen wirkt und daher oft unberücksichtigt bleibt, und dem hydrostatischen Anteil. Letzterer entspricht dem Schweredruck eines ruhenden Fluids, also dem Druck der anstehenden Wassersäule, und steigt mit der Wassertiefe linear an. Liegt eine Strömung vor, stellt sich der Zusammenhang komplexer dar. Wird ein Körper in die Strömung gehalten, erfährt dieser im Vergleich zur ungestörten Strömung im Staupunkt einen zusätzlichen Druck. Dieser sogenannte Staudruck resultiert aus der Umwandlung der in der Strömung vorliegenden kinetischen Energie in potentielle: durch das Abbremsen des Fluids am Körper erfährt

⁴⁸ Genaugenommen ist natürlich auch der Atmosphärendruck keine statische Größe, sondern unterliegt aufgrund der Bewegungen der Luftmassen gewissen Schwankungen.

dieser einen erhöhten Druck und die Geschwindigkeit des Fluids wird am Körper null. Dieser Bewegungsanteil offenbart sich folglich ausschließlich dann als Druck, wenn er durch den Körper zum Erliegen gebracht wurde. Somit ist die verwendete Bezeichnung des dynamischen Drucks (**Gleichung 4.5**) in einer ungestörten Strömung irreführend. Es ist vielmehr der kinetische Energieanteil oder wie Herwig (2004) es beschreibt, das „Maß für die Veränderung des Druckes p aufgrund von Geschwindigkeiten $v \neq 0$ “. Denn bei Betrachtung der Bernoulli-Gleichung entlang einer Stromröhre nimmt der Anteil des strömungsmechanischen Drucks p gegenläufig zum dynamischen Druck zu und ab. Strömungsmechanischer⁴⁹ und dynamischer Druck ergeben zusammen den Gesamtdruck (**Gleichung 4.5**). Da der dynamische Druck jedoch keinen Druck im physikalischen Sinne darstellt, ist es auch der Gesamtdruck nicht⁵⁰. Um dies zu kennzeichnen, wurden die Größen hier mit einem Sternchen versehen (siehe auch **Abbildung 4.8**).

Des Weiteren wird in verschiedenen Anwendungen auch der modifizierte Druck p_{mod} , definiert als Differenzdruck nach **Gleichung 4.4**, verwendet (in OpenFOAM z.B. als p_{rgh}). Da der statische Druck vergleichsweise groß ist, sind strömungsbedingte Fluktuationen oft nicht leicht zu identifizieren. Durch die Berechnung des modifizierten Drucks kann der ausschließlich als Folge der Strömung resultierende Druckanteil bestimmt werden (Herwig 2016). Das statische Feld dient dabei als eine Art „Bezugsfeld/-niveau“ (Herwig 2004).

$$\underbrace{p_{st}}_{\text{statischer Druck}} = \underbrace{\rho g z}_{\text{hydrostatischer Druck}} + \underbrace{p_{atm}}_{\text{Atmosphärendruck}} \quad 4.3$$

$$\underbrace{p_{mod}}_{\text{modifizierter Druck}} = \underbrace{p}_{\text{strömungsmechanischer Druck}} - \underbrace{p_{st}}_{\text{statischer Druck}} \quad 4.4$$

$$\underbrace{p_{ges}^*}_{\text{Gesamtdruck}} = \underbrace{p}_{\text{strömungsmechanischer Druck}} + \underbrace{p_{dyn}^*}_{\text{dynamischer Druck}} = p + \underbrace{\frac{1}{2} \rho v_i^2}_{\text{dynamischer Druck}} \quad 4.5$$

mit	p_{st}	= (hydro- und aero-) statischer Druck im ruhenden System	[Pa]
	p_{atm}	= Atmosphärendruck $\approx 1 \text{ bar} = 101.325 \text{ Pa} = 1.013,25 \text{ hPa}$ bzw. $mbar$	[Pa]
	p	= thermodynamischer/strömungsmechanischer Druck	[Pa]
	p_{mod}	= modifizierter Druck als reine Folge der Strömung	[Pa]
	v_i	= Geschwindigkeit	[m/s]
	ρ	= Dichte von Wasser ($\approx 1.000 \text{ kg/m}^3$)	[kg/m ³]
	g	= Erdbeschleunigung ($\approx 9,81 \text{ m/s}^2$)	[m/s ²]
	z	= Wassertiefe / Distanz zur Wasseroberfläche	[m]
	p_{dyn}^*	= „dynamischer Druck“, „Maß für die Veränderung des Drucks p “	[Pa]
	p_{ges}^*	= „Gesamtdruck“	[Pa]

In der Fachliteratur bleibt im Gesamtdruck der statische Druck oft von vornherein unberücksichtigt, sodass anstatt des strömungsmechanischen der modifizierte Druck in **Gleichung 4.5**

⁴⁹ In einem Großteil der Fachliteratur wird anstatt der hier verwendeten Bezeichnung des „thermodynamischen/strömungsmechanischen Drucks“ die Bezeichnung des „statischen Drucks“ verwendet, da er zusammen mit dem dynamischen Anteil den Gesamtdruck bildet. Dies ist jedoch ebenso irreführend wie die Bezeichnung des dynamischen Drucks. In dieser Arbeit wird der „statische Druck“ somit nur als Bezeichnung für das zugehörige statische Feld eines Systems verwendet. (siehe auch Herwig 2004)

⁵⁰ Einzige Ausnahme ist, wenn die Geschwindigkeit null wird und der dynamische Anteil wegfällt. Dann entspricht der Gesamtdruck nämlich dem strömungsmechanischen Druck – dies ist im Staupunkt der Fall.

zu finden ist. Dies ist jedoch nicht immer gleich offensichtlich, wenn keine genaue Definition der verwendeten Größen vorhanden ist. Ein Grund dafür mag sein, dass der Gesamtdruck vorrangig in der Aerodynamik, z.B. bei der Umströmung eines Tragflügels, verwendet wird. Dabei wird der allseitig angreifende Atmosphärendruck nicht berücksichtigt und da die Dichte von Luft sehr gering ist, ist auch der zusätzliche aerostatische Druckanteil – oder um es besser auszudrücken, die aerostatischen Schwankungen des Atmosphärendrucks entlang der Oberfläche des umströmten Körpers – vernachlässigbar klein.

Um auf die FSS zurückzukommen: Welcher Druck wird damit nun gemessen? In der Messtechnik wird in der Regel zwischen Absolut-, Relativ- und Differenzdrucksensoren unterschieden. Der Absolutdruck bezieht sich auf ein absolutes Vakuum, der Relativdruck auf den Atmosphärendruck als Referenzniveau und der Differenzdruck betrachtet die Druckdifferenz zwischen zwei Punkten im Raum. In der FSS sind Absolutdrucksensoren verbaut, weshalb den obigen Beschreibungen folgend der strömungsmechanische Druck aufgezeichnet wird. Hierbei kommt ein entscheidender Punkt zum Tragen, auf den oben bereits eingegangen wurde: der Fischkörper in der Strömung. Die obige Erläuterung zum Gesamtdruck kann hieran anschaulich gezeigt werden:

An einem Punkt i in der Strömung liegt ohne und mit Sonde der „theoretische Gesamtdruck“ $p_{ges,i}^*$ vor. Der entscheidende Unterschied ist jedoch: während sich mit ortsfester Sonde im Punkt i ein echter Druck ausbildet ($v = 0$ und $p_{ges,i}^* = p_{ges,i} = p_i$), ergibt sich bei ungestörter Betrachtung der Strömung nur ein theoretischer Gesamtdruck, wie oben beschrieben ($v \neq 0$ und $p_{ges,i}^* = p_i + p_{dyn}^*$). Der eigentliche strömungsmechanische Druck in der Strömung ist folglich in zweitem Fall geringer (**Abbildung 4.8**) und könnte gemessen werden, indem die Sonde genau mit der Strömungsgeschwindigkeit mitbewegt wird. Im ersten Fall wird der dynamische Anteil durch die Verzögerung der Strömung aufgrund des Körpers in den messbaren strömungsmechanischen Druck p_i überführt.

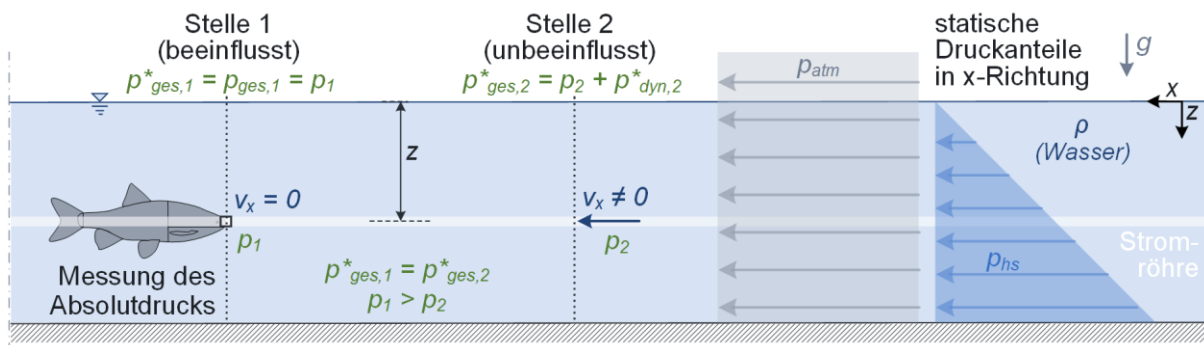


Abbildung 4.8: Vereinfachte eindimensionale Darstellung (in x -Richtung) einzelner Druckanteile entlang einer Stromröhre (Atmosphärendruck nicht maßstäblich); Veranschaulichung des Gesamtdrucks als strömungsmechanischer Druck bei der FSS-Messung in der Stromröhre an Stelle 1 und des theoretischen Gesamtdrucks in der Stromröhre an Stelle 2

Aus den Erläuterungen und **Abbildung 4.8** wird ersichtlich, dass bei der Messung mit der FSS der statische und der strömungsbedingte, modifizierte Druck nicht unmittelbar voneinander getrennt werden können. Aus Abschnitt 2.2.1 ist bekannt, dass ein Fisch mit seiner mechanosensorischen Seitenlinie einen Differenzdruck misst und damit Änderungen des Drucks wahrnimmt. Dadurch wird der statische Anteil weitestgehend eliminiert, was eine für den Fisch hilfreiche Entwicklung der Natur darstellt. Denn aufgrund lokaler Schwankungen des Erdschwerefelds, der Temperaturabhängigkeit der Dichte und des Druckanstiegs mit der Tiefe, kann der

statische Anteil mehr oder weniger starken Schwankungen unterliegen. Die FSS besitzt zwar gegenüber einem Fisch nur drei Absolutdrucksensoren, dennoch konnten auch dort verschiedene Konstellationen der Differenzdrücke sowie Parameter zur Beschreibung turbulenter Druckschwankungen getestet werden. Hier stellte sich vor allem der Differenzdruck zwischen linkem und rechtem Sensor als zielführender Parameter heraus (Bensing et al. 2022a). Dennoch ist es zielführend in zukünftigen Weiterentwicklungen der FSS seitlich mehrere Sensoren anzubringen, um die Fischwahrnehmung noch besser nachahmen zu können.

Für die weitere Betrachtung ist auch der Druckverlauf innerhalb der Grenzschicht relevant, welche sich um den Fischkörper herum ausbildet. Goulet (2010) zeigt dabei in ihrer Dissertation analytisch, dass der Druck am Rand der Grenzschicht dem Druck unmittelbar am Fischkörper entspricht, was auch der Grenzschichttheorie entspricht (Siekmann 2000). Während die Geschwindigkeit aufgrund der Haftbedingung am Körper bis auf null reduziert wird, kann also der Druckverlauf als annähernd konstant betrachtet werden. Der mittels FSS aufgezeichnete Druck gibt damit die Information der Strömung außerhalb der Grenzschicht wieder.

Der Einfluss des leichten Versatzes zwischen Drucksensor und Oberfläche der Sonde, wird im Rahmen der Untersuchung nicht berücksichtigt. Rayle, JR. (1949) geht in seiner Arbeit im Zusammenhang mit der Messung des hydrostatischen Drucks genauer darauf ein und beschreibt die Beeinflussung als einen Impulsaustausch zwischen der parallel zur Wand verlaufenden Strömung und dem stehenden Wasser in den Öffnungen, wodurch sich ein gewölbter Stromlinienverlauf beim Überströmen der Öffnung ausbildet. Da dabei eine Strömung senkrecht zur Wandung erzeugt wird, kommt es zu einer leichten Erhöhung des gemessenen Druckes. Da die Öffnungen im vorliegenden Fall sehr klein sind und die Messung des Absolutdrucks (also einschließlich Strömungsdruck) durchgeführt wird, ist der genannte Einfluss, der in Abhängigkeit der Geschwindigkeit bei den drei Drucksensoren weiterhin unterschiedlich ist, nicht explizit trennbar und vernachlässigbar.

Des Weiteren wird an dieser Stelle noch einmal hervorgehoben, dass bei den neu entwickelten Sonden und der vorliegenden Arbeit nicht die Bestimmung der Geschwindigkeit anhand der Druckdaten im Vordergrund steht, wie sie in anderen Arbeiten zu finden ist (z.B. Fuentes-Pérez et al. 2016; Fuentes-Pérez et al. 2018). Wichtig ist die Erarbeitung neuer ethohydraulischer Zusammenhänge zwischen Druckmessungen und dem Fischverhalten sowie Möglichkeiten zu deren zielführenden Interpretation.

Neben den Drucksensoren, enthält die FSS noch wie oben beschrieben eine inertielle Messeinheit. Da die von der IMU gemessenen und ausgegebenen Parameter im Rahmen der Arbeit nicht tiefgehender behandelt werden, wird hier nicht im Detail darauf eingegangen. Diese mikromechanische Einheit (MEMS Technologie), die meist zur unabhängigen Positionsbestimmung und Navigation genutzt wird und bspw. auch in Mobilfunktelefonen verbaut ist, umfasst Beschleunigungs- und Drehratensensoren sowie ein Magnetometer (Böttcher 2020). Die drei Sensor-komponenten sind an einer Leiterplatte und dieser wiederum am Messkörper der FSS fest verbaut. Die Beschleunigungssensoren besitzen winzig kleine, federgelagerte Schwungmassen, die aufgrund der Massenträgheit bei Krafteinwirkung gegenüber ihrer Umgebung zeitverzögert reagieren – ähnlich den Otolithen des Innenohrs (siehe Abschnitt 2.2.2). Wie auch bei den Otolithen (Sacculus, Lagena und Utriculus) gibt es hier für die drei Raumrichtungen je eine Masse. Die Drehratensensoren bestehen ebenfalls aus winzigen Massen in drei Raumrichtungen, die jedoch jeweils in einer definierten Achse vibrieren. Wirkt auf diese sich bewegende Masse eine

Drehbewegung ein, tritt die Corioliskraft auf. Sie steht senkrecht auf dem Geschwindigkeits- und dem Drehvektor und lenkt die Masse aus (Thielman et al. 2002). Folglich wirkt bei den Beschleunigungssensoren die Trägheitskraft und bei den Drehratensensoren die Corioliskraft, welche zur Auslenkung einer Masse führen. Diese Auslenkung wird über das kapazitive Prinzip (Abstände zwischen Kondensatorplatten) ermittelt (Nehrig 2003). Letztendlich basiert das Magnetometer auf dem Hall-Effekt. Durch diesen werden Elektronen eines stromdurchflossenen Leiters in einem stationären Magnetfeld abgelenkt, sodass im Leiter eine Spannung messbar ist (Böttcher 2020). Ähnlich wurde dies bereits in Bezug auf die Wahrnehmung des Magnetfeldes durch Fische erläutert (siehe Abschnitt 2.2.3 und 2.2.4), nur dass sich im hier genannten Fall die Elektronen entlang des stationären Leiters bewegen und im zuvor genannten Fall bewegt sich der leitende Fisch inklusive körpereigener Elektronen durch das Erdmagnetfeld. Die Ladungstrennung und damit die induzierte Spannung wird also durch die Lorentzkraft hervorgerufen, die senkrecht auf dem Geschwindigkeitsvektor der Elektronen und dem Magnetfeld steht und zu ihnen proportional ist. Folglich kann je nach Ausrichtung der Sensoren von der sogenannten Hallspannung auf die magnetische Flussdichte in verschiedenen Raumrichtungen geschlossen werden. In **Abbildung 4.9** ist eine Gegenüberstellung der Sensorik der FSS mit den Sinnesorganen eines echten Fisches zu finden.

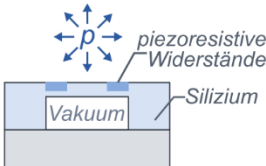
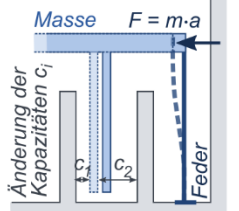
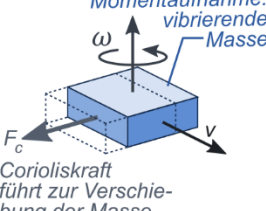
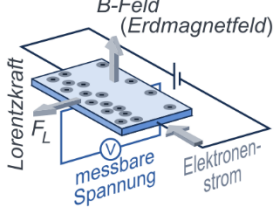
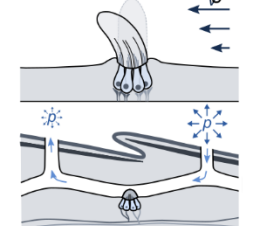
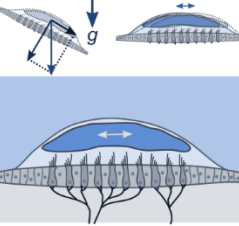
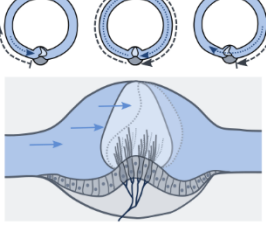
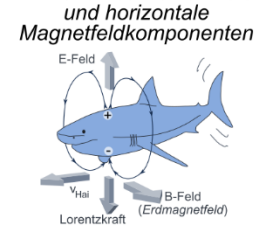
	Absolutdrucksensoren	Beschleunigungssensoren	Drehratensensoren	Magnetometer
Fischsinnessonde MEMS-Technologie	mechanische Spannung im Sensorchip Absolutdruck Bildung des Differenzdruck zwischen zwei Sensoren möglich. 	Auslenkung einer Masse durch Trägheitskraft Linearbeschleunigung in drei Raumrichtungen 	Auslenkung einer Masse durch Corioliskraft Winkelgeschwindigkeiten in drei Achsrichtungen Momentaufnahme: vibrierende Masse 	Hall-Effekt: Spannungsänderung magnetische Flussdichte in drei Raumrichtungen 
	mechanosensorische Seitenlinie Auslenkung der Haarsinneszellen Geschwindigkeit und Druckdifferenz der Außenströmung 	Otolithenorgane Auslenkung der Haarsinneszellen Linearbeschleunigungen, Lage und Schall 	Bogengänge Auslenkung der Haarsinneszellen Drehbeschleunigungen 	Magnetfeldrezeptoren nicht final geklärt, z.B. Elektrosinn oder Magnetit mögliche Parameter z.B. Intensität, Polarität und Inklination sowie vertikale und horizontale Magnetfeldkomponenten 

Abbildung 4.9: Gegenüberstellung der in der FSS verwendeten MEMS-Sensorik (oben mit vereinfachten Funktionsprinzipien; Drucksensoren in Anlehnung an Boyn 2019) und den Sinnesorganen eines Fisches (unten, Erläuterungen in Abschnitt 2.2): der physikalisch adäquate Reiz der Sinneszelle bzw. das Messprinzip der FSS-MEMS-Sensorik sind hellblau hinterlegt und darunter wird der „gemessene“ Parameter genannt. Das vereinfachte Funktionsprinzip der MEMS-Sensoren wurde jeweils nur in einer Raumrichtung dargestellt.

4.3 Versuchs- und Messdurchführung mit Datenanalyse

Nachdem nun auf die allgemeine Versuchseinrichtung im Labor sowie die verwendeten Messinstrumente eingegangen wurde, werden im Folgenden die untersuchten Einzelsetups detaillierter vorgestellt. Dabei wurden unter anderem verschiedene Einsatzmöglichkeiten der FSS betrachtet. Neben stationären und bewegten Strömungsmessungen fand auch ein erster Test im Freiland statt. Zunächst werden die dafür notwendigen hydraulischen Einstellungen vorgestellt und am Ende ein Einblick in die Datenanalyse und -visualisierung gegeben.

4.3.1 Hydraulische Einstellungen

Die hydraulischen Einstellungsmöglichkeiten unterliegen gewissen Limitationen. Rein technisch ist dies sowohl durch die Geometrie der Rinne und des Schützes als auch hydraulisch durch die Leistungsfähigkeit der Pumpen und Rohrsysteme bedingt. Für Versuche mit Tieren ist weiterhin eine ausreichende Wasserüberdeckung für ein möglichst naturnahes Verhalten wichtig (Adam und Lehmann 2011). Da an Wasserkraftanlagen durch den Aufstau meist große Wassertiefen zu erwarten sind, wurden diese auch im Labor möglichst groß gewählt. Gleichzeitig wurde versucht, auch die Geschwindigkeiten der Freilandsituation anzunähern. Obwohl als Empfehlung für die zulässige Anströmgeschwindigkeit von Rechen oft ein Wert von 0,5 m/s angegeben wird (siehe u.a. Dumont et al. 2005; Keuneke und Massmann 2021; Lehmann et al. 2016), wird dieser Wert an realen Rechenanlagen oft überschritten. Daher wurde der obere Grenzwert für die Versuche etwas größer gewählt. Da für eine positiv rheotaktische Ausrichtung der Fische und damit für artspezifische Orientierung an der Strömung zudem häufig ein Grenzwert von 0,1 bis 0,3 m/s genannt wird (siehe u.a. Adam und Lehmann 2011), wurde der Geschwindigkeitsbereich für die Versuche entsprechend **Tabelle 4.3** gewählt. Die gewählten hydraulischen Einstellungen finden in den verschiedenen Versuchssetups der folgenden Kapitel Anwendung, wobei die hier genannten Bezeichnungen (H1, H2, H3) verwendet werden.

Tabelle 4.3: Auflistung der drei verwendeten hydraulischen Setups mit Aufschlüsselung aus welchen Zuflussanteilen sich der Durchfluss jeweils zusammensetzt

Hydraulische Setup Nr.	Durchfluss Q [m ³ /s]	Wassertiefe h [m]	Geschwindigkeit v [m/s]	Re-Zahl [-] Fr-Zahl [-]
H1	Q _{H1,ges} = 0,490 m ³ /s HB Empore = 0,490 m ³ /s	≈ 0,70	0,35 (+/- 0.041)	443.438,91 0,134
H2	Q _{H2,ges} = 0,770 m ³ /s HB Empore = 0,700 m ³ /s HB L501 = 0,070 m ³ /s	≈ 0,75	0,48 (+/- 0.060)	632.967,03 0,177
H3	Q _{H3,ges} = 0,960 m ³ /s HB Empore = 0,700 m ³ /s HB L501 = 0,087 m ³ /s Mobile Pumpe = 0,173 m ³ /s	≈ 0,72	0,63 (+/- 0.065)	811.449,02 0,237

4.3.2 Stationäre Messungen

Die stationären Messungen setzen sich aus den Voranalysen und den Rastermessungen zusammen. Hierbei fand eine kombinierte und zeitlich synchronisierte Messung von ADV (25 Hz) und

FSS (50 Hz) statt. Dabei wurde das Messvolumen des ADV stromaufwärts der FSS auf gleicher Höhe und in einer Achse mit dem mittigen Drucksensor platziert.

Voranalysen

Bei den Voranalysen wurde zunächst der Abstand zwischen ADV und FSS sukzessiv vergrößert, um zum einen den gegenseitigen Einfluss der Messgeräte aufeinander zu prüfen und zum anderen das sich vor dem Fisch ausbildende Geschwindigkeitsprofil zu untersuchen. Da der Geschwindigkeitsgradient mit kleiner werdendem Abstand d zunimmt, wurde innerhalb der ersten 10 cm vor der FSS eine Schrittweite von 1 cm und danach von 10 cm gewählt (**Abbildung 4.10**). Um hier vor allem auch bezüglich turbulenter Schwankungsgrößen eine hohe Genauigkeit zu erzielen, wurde zunächst eine Messdauer von 5 min pro Messpunkt gewählt. Die Messung wurde mit allen neun FSS für das hydraulische Setup H2 durchgeführt, während es für die Setups H1 und H3 nur mit der kleinsten (FSS 2, Gründling), einer mittleren (FSS 4, Nase) und der größten (FSS 5, Döbel) Sonde wiederholt wurde. Die Ausrichtung der Sonden erfolgte dabei immer parallel zur Hauptströmung in x-Richtung der Rinne.

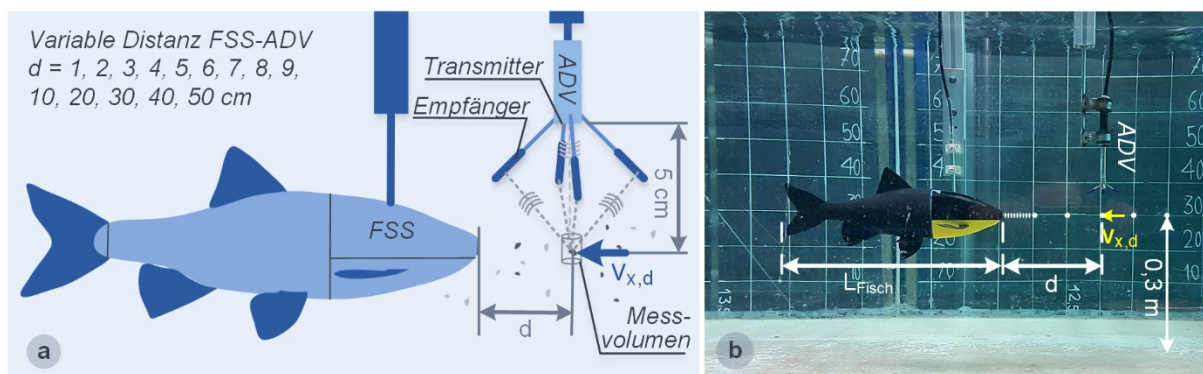


Abbildung 4.10: Voranalyse mit FSS und ADV in variablen Abständen zueinander: Stationäre Messung in einem Querschnitt mittig in der Laborrinne (in Anlehnung an Bensing et al. 2022d)

Rastermessungen

Die Einteilung des Untersuchungsgebietes vor dem Schrägrechen wurde bereits in Abschnitt 4.1 vorgestellt. Aufgrund der großen Anzahl an Messzellen, wurde das Messraster jedoch ausgedünnt (rot markierte Zellen in **Abbildung 4.11**). Ebenso wurde sich auf den Einsatz von drei Fischsonden beschränkt (FSS 2, FSS 8, FSS 5), für die das Messraster aufgrund der unterschiedlichen Größe und damit dem unterschiedlichen Abstand zum Rechen variiert. Bei der Auswahl der Sonden wurde das Verhalten am Rechen aus den Tierversuchen berücksichtigt. Anhand der Ergebnisse der ersten Tierversuche wurde ebenso der Abstand der Messebenen zur Rinnensohle festgelegt, sodass nicht die gesamte Wassersäule bis zur Wasseroberfläche aufgemessen werden musste. Da die Tiere sich vorrangig im sohlnahen Bereich aufhielten und nur gelegentlich in den unteren Bereich einzelner Rechenfelder einschwammen, befindet sich die unterste Messebene (E1) in einer Höhe über der Sohle, in der die Sonden mit ihrer Unterseite gerade nicht die Oberfläche berührten. Die zweite Messebene (E2) verläuft auf Höhe der Oberkante der „Sohlschürze“ als Teil der Stützkonstruktion des Rechens und die dritte Messebene (E3) im Bereich der untersten Rechenstäbe (**Abbildung 4.12**). Aufgrund der Größe der Döbel-Sonde (FSS 5) fallen die unteren beiden Ebenen bei dem Sondentyp zusammen. In den oben beschriebenen Voranalysen zeigte sich, dass eine Messung mit dem ADV in 1 cm Abstand zur FSS möglich

ist. Um die Geschwindigkeit möglichst nahe am Fisch zu messen, wurde dieser minimale Abstand auch für die simultanen Rastermessungen mit beiden Messgeräten gewählt.

Die hydraulischen Bedingungen entsprachen bei den Rastermessungen stets dem hydraulischen Setup H2. Die zunächst angedachten Messungen im hydraulischen Setup H3 wurden verworfen, da einige Fischarten in den ersten Tests in der Laborrinne große Schwierigkeiten hatten, sich in der Strömung zu halten.

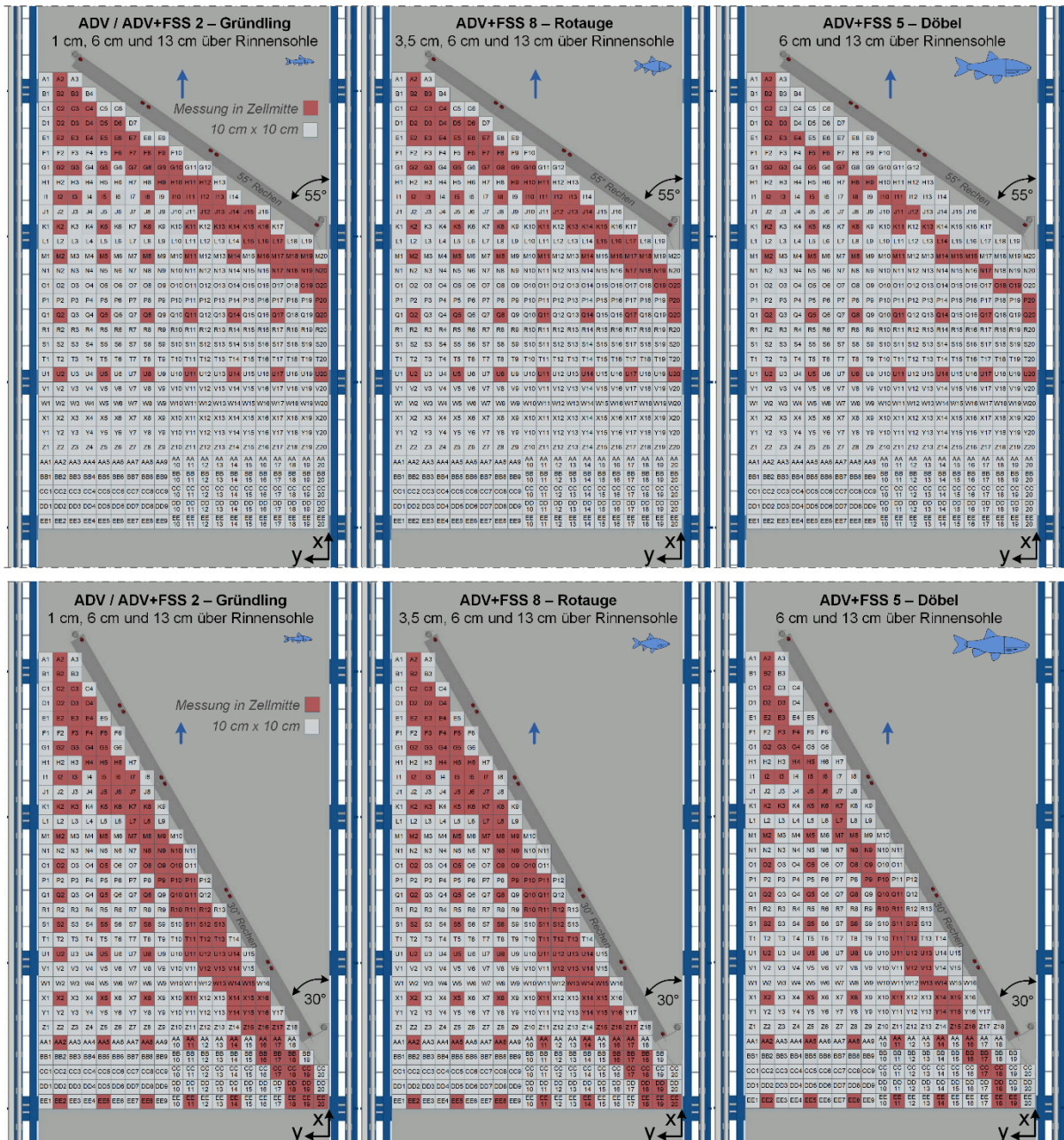


Abbildung 4.11: Messraster für die stationäre Messung mit ADV und FSS beim 55° und 30° Rechen mit drei verschiedenen FSS: Aufgrund der Größe der Sonden ergeben sich unterschiedliche Messraster, die durch die roten Zellen (Messung in Zellmitte) dargestellt werden.

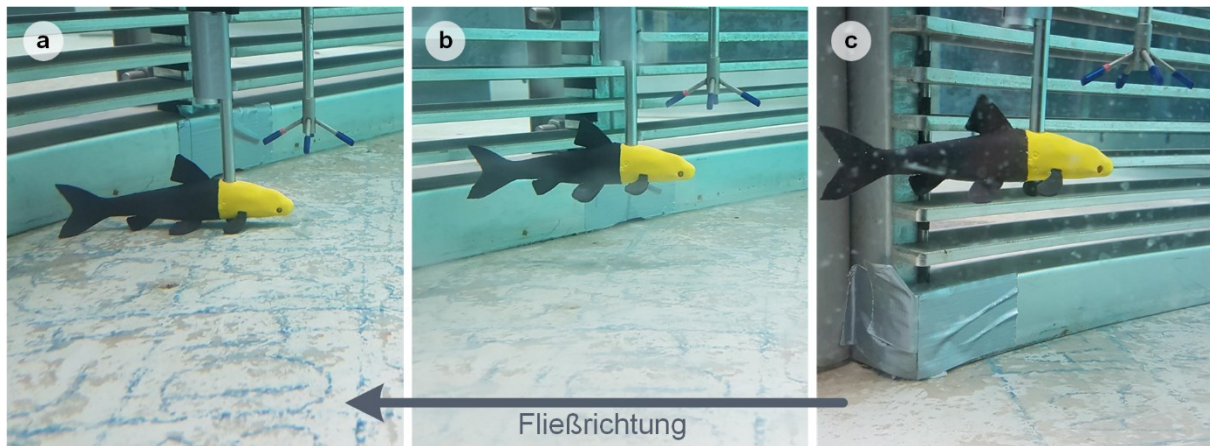


Abbildung 4.12: Messung in drei Ebenen über der Sohle, in der sich die Fische bei den Lebendtierversuchen hauptsächlich aufhielten – hier am Beispiel der Gründling-FSS sowie simultaner Messung mit dem ADV: (a) Minimale Höhe – für FSS 2 bei 1 cm; (b) 6 cm über der Sohle; (c) 13 cm über der Sohle

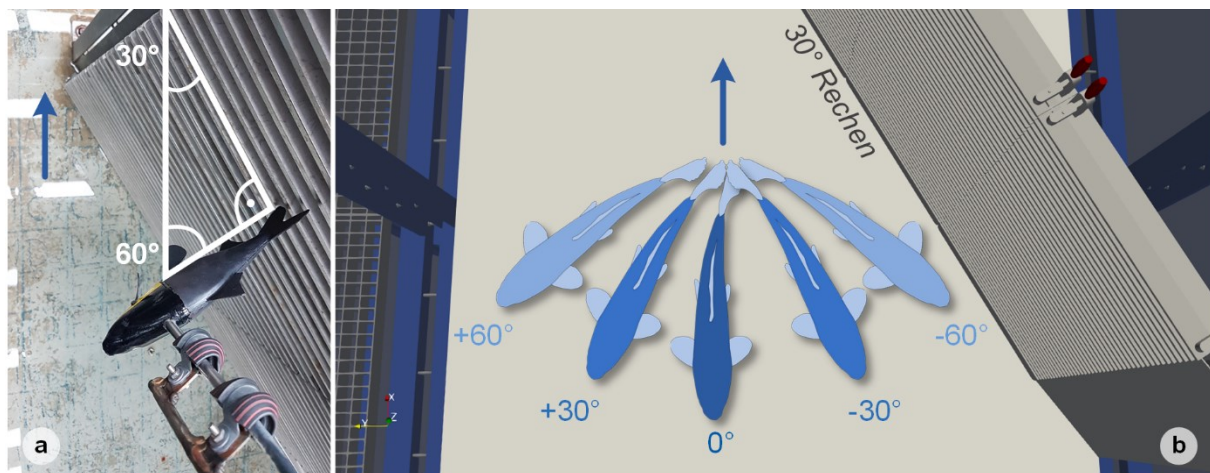


Abbildung 4.13: Rastermessungen mit schräg zur Hauptströmung ausgerichteter Sonde: (a) 60° zur Hauptfließrichtung (definierte x-Achse) ausgerichtete Rotaugen-FSS in der leeren Laborrinne unmittelbar vor Start der Messungen; (b) Ausrichtung der Sonden in Bezug zur Hauptströmung und dem Schräg-rechen (Fischkörper nicht maßstäblich)

Die FSS wurden für die Messungen in Hauptströmungsrichtung, parallel zur Rinnenwand ausgerichtet. Zusätzlich wurden mit der mittelgroßen Rotaugen-Sonde (FSS 8) Messungen am 30° Rechen unter einer Schrägstellung der Sonde zur Hauptströmung von 60° , 30° , -30° und -60° in einem Abstand von 13 cm über der Sohle (E3) durchgeführt (**Abbildung 4.13**).

Die Wahl der Messdauer ist in der Regel stark von der vorliegenden Turbulenz und den zu untersuchenden Parametern abhängig (Aberle et al. 2017; Díaz Lozada et al. 2021). Sie muss daher situationsbedingt gewählt werden, wobei es in der Literatur keine einheitliche Empfehlung gibt. Um die Messdauer hier im praktikablen Rahmen zu halten und dennoch aussagekräftige Daten für turbulente Größen zu erhalten, wurde diese auf 90 Sekunden gesetzt. Da die Strömung in der geraden Laborrinne wenig turbulent ist, erwies sich dies bei der statistischen Betrachtung der Voranalysedaten als ausreichend. Eine Messdauer zwischen 60 und 90 Sekunden scheint sich allgemein in der Fachwelt etabliert zu haben, um einen guten Kompromiss zwischen der Messgenauigkeit und dem zeitlichen Aufwand zu finden. Auch Buffin-Bélangier

und Roy (2005) empfehlen für Grenzschichtmessungen kiesiger Gewässersohlen eine Messdauer von 60 bis 90 Sekunden. Dabei analysieren sie außerdem eine Vielzahl von Untersuchungen aus denen sich eine ebenso große Vielzahl unterschiedlicher Geräteeinstellungen und Messdauern ergibt, weshalb sie auch die Vergleichbarkeit solcher Studien berechtigterweise in Frage stellen. Andere Wissenschaftler empfehlen wiederum eine bestimmte Mindestanzahl an Messwerten für die Untersuchung der Turbulenz, die jedoch sehr groß und für wasserbauliche Anwendungen nicht praktikabel erscheint (z.B. Hinweise von Chanson et al. 2007).

4.3.3 Bewegte Messungen

Zusätzlich zu den stationären Punktmessungen wurde die Sonde im bewegten Einsatz getestet. Durch die Messung mit bewegter (eng. *moving*) FSS kann in kürzerer Zeit ein größeres und auch kontinuierliches Gebiet abgetastet werden. Ein derartiger Einsatz ist folglich effizienter, was gerade im Freilandeinsatz bei wechselnden hydraulischen Bedingungen von Vorteil sein kann. Bewegte Messmethoden sind im Wasserbau beispielsweise aus dem Moving-Boat-Verfahren des ADCPs bekannt. Die bewegten Messungen im Labor fanden ohne ADV statt und die FSS war immer entlang der Hauptströmung ausgerichtet (0°). Die Sonde wurde zum einen zum Vergleich mit den Punktmessungen entlang des Rasters und zum anderen in verschiedenen Abständen und parallelen Bahnen zum Rechen bewegt (**Abbildung 4.14**). Für beide Abläufe wurde der 30° Rechen verwendet sowie das hydraulische Setup H2.

Rastermessung mit bewegter FSS

Bei der Bewegung der FSS 8 (Rotaugen-Sonde) entlang des Messrasters wurde der Linearmotor des Messwagens verwendet, der eine unabhängige Bewegung in den drei kartesischen Koordinatenrichtungen ermöglicht. Aufgrund der begrenzten Reichweite des Linearmotors konnte jedoch nicht die komplette Länge der Messebene vor dem Rechen abgedeckt werden (**Abbildung 4.14 a**). Auch unmittelbar vor dem Rechen musste etwas Abstand gelassen werden, um eine Kollision der FSS mit dem Rechen zu vermeiden.

Zur Auswertung kann anhand der von der FSS aufgezeichneten Zeit und der bekannten Strecke, über die sie bewegt wurde, die Bewegungsgeschwindigkeit bei annähernd gleichförmiger Bewegung mithilfe folgender Gleichung (4.6) bestimmt werden:

$$v_{FSS} = \frac{s}{\Delta t} = \frac{s}{t_{max} - t_{min}} \quad 4.6$$

mit v_{FSS} = Bewegungsgeschwindigkeit der FSS [m/s]
 s = innerhalb des Zeitintervalls Δt zurückgelegte Gesamtstrecke [m]
 Δt = Differenz aus Endzeit t_{max} und Startzeit t_{min} der Bewegung [s]

Bei bekannter Bewegungsgeschwindigkeit kann dann wiederum von der zeitlichen auf eine räumliche Skala umgerechnet werden:

$$s_i = v_{FSS} \cdot (t_i - t_{min}) \quad 4.7$$

mit s_i = zurückgelegte Strecke zum Zeitpunkt t_i [m]
 t_i = fortlaufende Zeit während der Bewegung [s]
 t_{min} = Startzeit der Bewegung [s]

Zur Gegenüberstellung mit den stationären Rastermessungen wurden die Messwerte, die sich innerhalb einer 10 cm Zelle befanden, auf dem diskreten Gitter gemittelt.

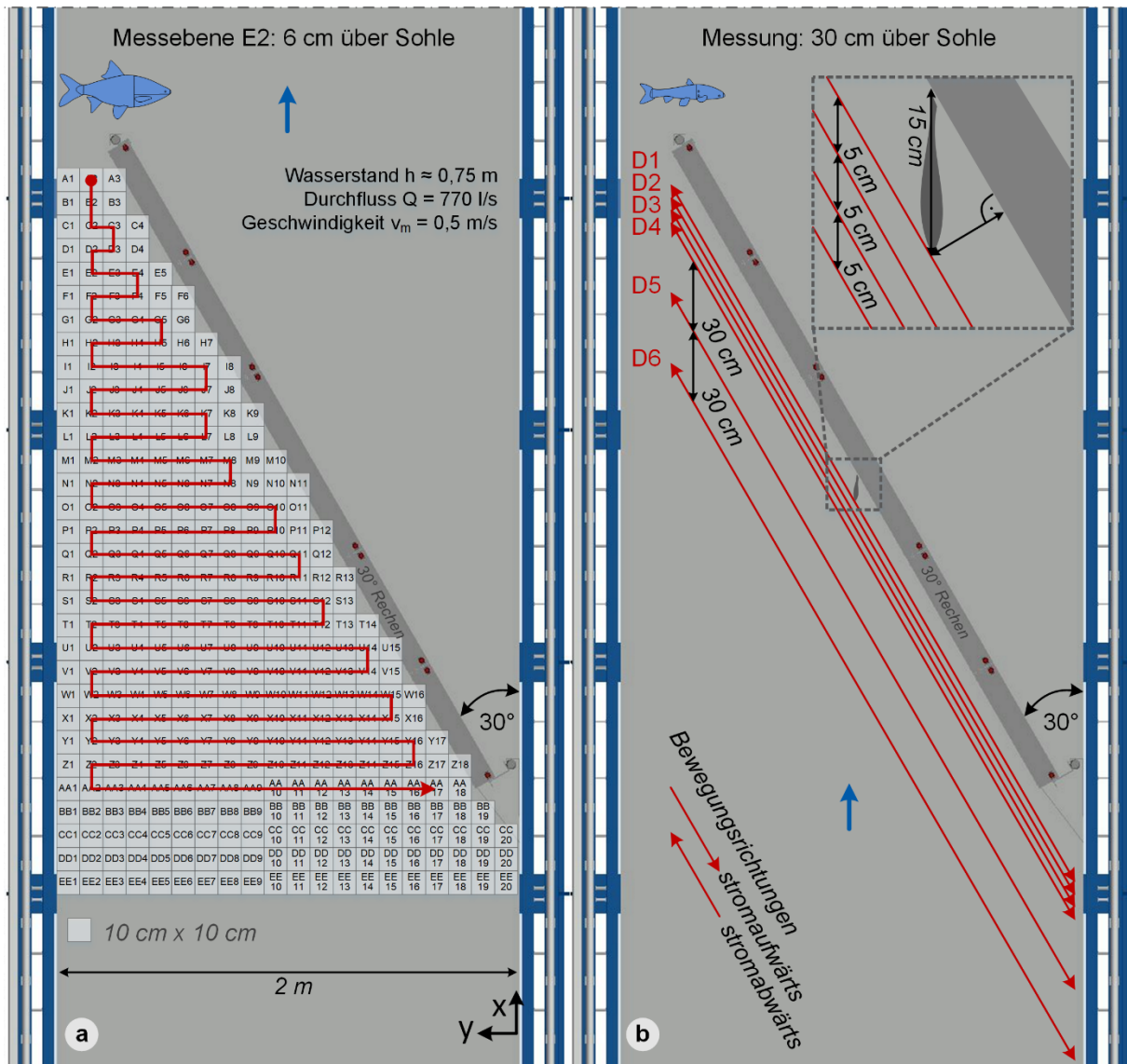


Abbildung 4.14: Setups mit bewegter FSS entlang der roten Pfade: (a) Messwagengesteuerte Bewegung der FSS 8 entlang des definierten Messrasters (die Reichweite des Messwagens konnte nicht das gesamte Feld abdecken); (b) Manuelle Bewegung der FSS 2 in parallelen Bahnen zum Rechen

FSS-Bewegung parallel zum Rechen

Bei der Messung parallel zum Rechen wurde die FSS an einer Profilsystemkonstruktion über seitlich laufende Rollen händisch gezogen (**Abbildung 4.15**). Jede Messung wurde fünf Mal in jede Richtung (stromauf- und stromabwärts) wiederholt, wobei versucht wurde, die Sonde mit einer gleichförmigen Geschwindigkeit zu ziehen. Bei der ersten Messung fand die Bewegung zusätzlich in verschiedenen Geschwindigkeiten statt, um deren Einfluss zu analysieren. Aus konstruktiven Gründen wurde ein Abstand von 30 cm über der Sohle gewählt. Zum Einsatz kam die Gründling-Sonde (FSS 2), da sie die kleinste Sonde ist und damit der Abstand zwischen den verbauten Sensoren und dem Rechen minimal gewählt werden kann. Auch hier konnte wie oben erläutert entsprechend der Gleichungen 4.6 und 4.7 vorgegangen und die zeitliche Skala in eine räumlich umgerechnet werden. Anders als zuvor beschrieben, fand jedoch eine eher

kontinuierliche Darstellung und Analyse der Daten statt. Zukünftig kann noch untersucht werden, inwieweit die Sensorik des IMU zur Positionsbestimmung unterstützend eingesetzt werden kann.

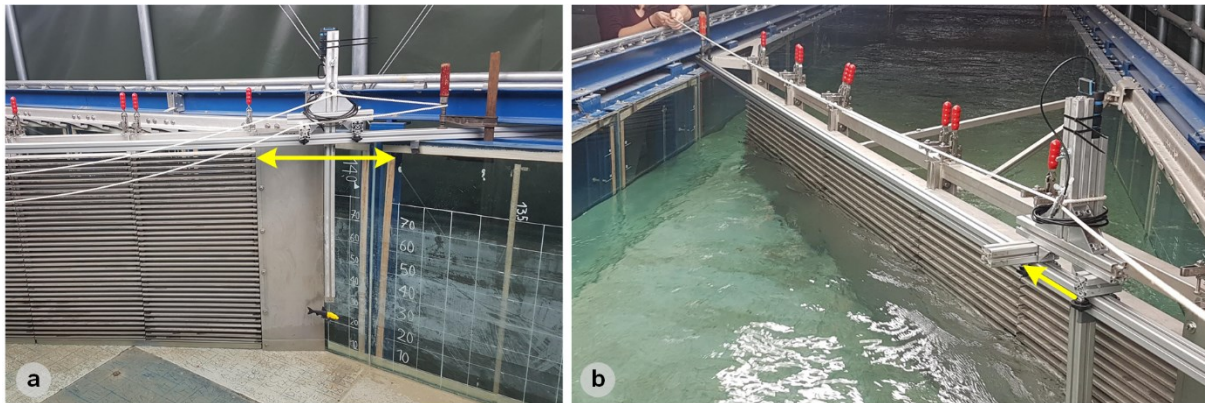


Abbildung 4.15: Einfache Konstruktion zur Bewegung der FSS 2 entlang des Schrägrechens: Mithilfe eines Seils wird die Profilkonstruktion einschließlich der daran befestigten Sonde langsam entlang des Rechens bewegt: (a) Vor der Messung in der trockenen Laborrinne in 30 cm Abstand über der Sohle; (b) Versuchsdurchführung mit gefüllter Laborrinne

4.3.4 Freilandmessung

Zusätzlich zu den Labormessungen fand am 09.03.2022 ein erster Feldtest an der Wasserkraftanlage (WKA) Auer Kotten an der Wupper bei Solingen statt. Ausgewählte Kraftwerksdaten sind in **Tabelle 4.4** zusammengestellt. Der Standort wurde aufgrund der guten, vorhandenen Datenlage gewählt, da dort bereits HDX-Messungen zum Fischmonitoring und ergänzende hydrodynamisch-numerische Simulationen durchgeführt wurden. Detaillierte Informationen dazu sind unter anderem in Adam et al. (2019b) und Lehmann et al. (2016) zu finden.

Tabelle 4.4: Kraftwerksdaten zur WKA Auer Kotten nach Adam et al. (2019b)

Bauwerksbestandteil	Kennwert
Ausbaudurchfluss	14 m ³ /s
Turbinenleistung	340 kW
Anzahl Turbinen	1
Schrägrechen	
Lichte Weite der horizontalen Stäbe	12 mm (Fische sollen an Passage gehindert werden)
Breite	26,25 m
Winkel der Anströmung	30°
Smoltbypass	<i>über dem Turbinenzulauf mit Treibgutschutz</i>
Lichte Weite der horizontalen Stäbe	35 mm (Fische sollen diesen Bypass passieren)
Breite	12 m
Höhe	0,6 m

Der nächstgelegene Pegel (Pegel Glüder/Wupper) befindet sich circa zwei Kilometer flussaufwärts der WKA Auer Kotten. Dort lag zum Zeitpunkt der Messung laut HYGON (2022) ein mittlerer Wasserstand von 48,41 cm und ein Abfluss von 7,39 m³/s vor. Dieser liegt zwischen dem mittleren Niedrigwasserabfluss MNQ von 5,73 m³/s und dem Mittelwasserabfluss von

13,59 m³/s (ELWAS-WEB 2022), weshalb auch der Abfluss durch das Kraftwerk und die dortigen Strömungsgeschwindigkeiten sehr gering waren, was auch an der glatten Wasseroberfläche in **Abbildung 4.16 d** zu erkennen ist. Der Kraftwerksdurchfluss selbst ist für den Messtag unbekannt. Die Konstruktion zur Aufhängung der Messgeräte setzt auf die Laufschiene des Rechenreinigers auf und ist durch Rollen verschiebbar. Über ein vertikal verschiebbares Aluprofil kann die FSS dann ins Wasser eingetaucht werden (**Abbildung 4.16 b bis e**).

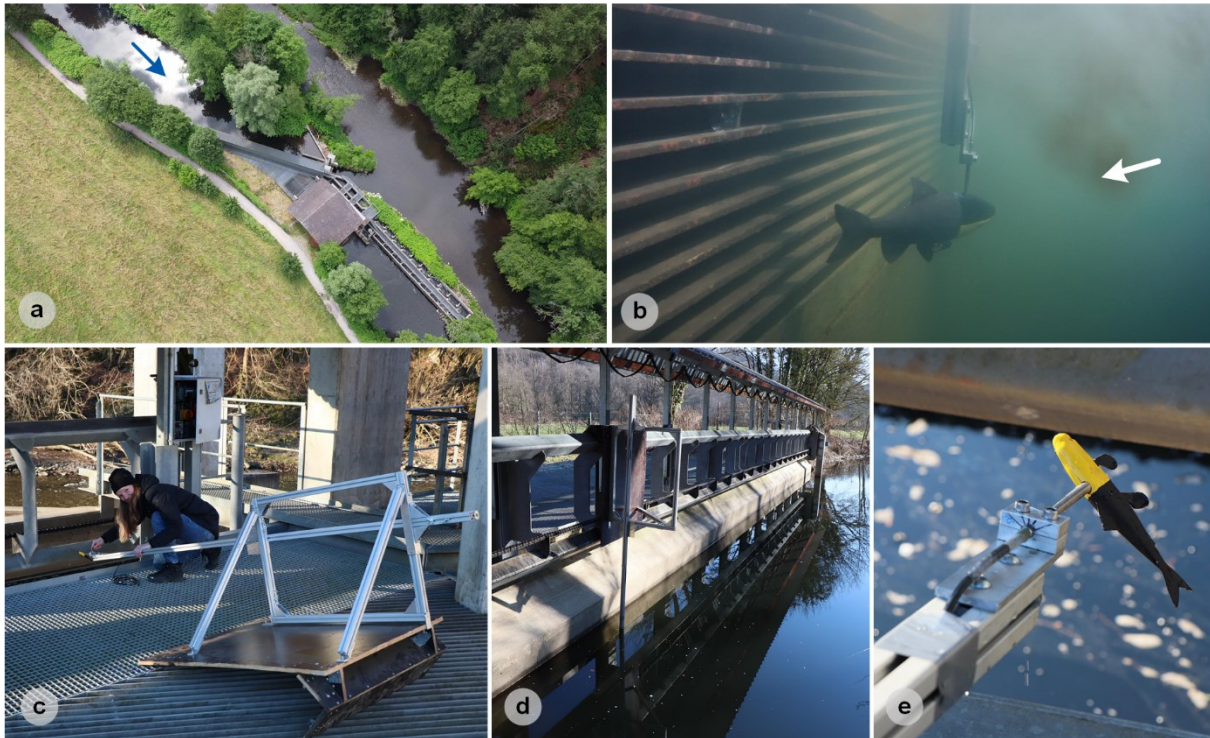


Abbildung 4.16: Freilandensatz an der WKA Auer Kotten: a) Drohnenaufnahme des Kraftwerks, des Kraftwerkskanals und des Mutterbetts; b) Unterwasseraufnahme beim Einsatz der FSS; c) Vorbereitung der Messungen; d) Anbringung der Messgeräteaufhängung auf der Laufschiene des Rechenreinigers; e) Nahaufnahme der FSS vor dem Messeinsatz mit Ausrichtung in Hauptströmungsrichtung im 30° Winkel zum Fischschutzrechen (Fotos: B. Lehmann; Aufnahmetag: a) 28.06.2021; b) bis e) 09.03.2022)

Die Messungen mit drei verschiedenen FSS, die auch im Labor zum Einsatz kamen, wurden unmittelbar vor dem Smoltbypass durchgeführt. Die Sensoren befanden sich ca. 70 cm unter der Wasseroberfläche. Der Abstand des Profilsystems vom Rechen/Smoltbypass betrug ca. 30 cm, sodass sich aufgrund der verschiedenen Fischlängen die folgenden senkrechten Abstände zwischen Nasenspitze der FSS und Rechen ergaben: FSS2: 33,5 cm; FSS5: 37 cm; FSS8: 34,5 cm (**Abbildung 4.17**). Die Messdauer betrug bei den stationären Messungen stets drei Minuten. Bei der bewegten Messung (Moving FSS) wurde die jeweilige FSS langsam entlang der Schiene des Rechenreinigers bewegt. Dies dauerte jeweils rund 90 Sekunden, sodass sich eine Bewegungsgeschwindigkeit über die 8 m lange Strecke von circa 9 cm/s ergab. Aufgrund von vertikalen Streben an der Laufschiene des Rechenreinigers, die an manchen Stellen etwas hervorragten, musste die Aufhängung in regelmäßigen Abständen leicht angehoben werden. Eine Übersicht über die Messpunkte sowie Dimensionen bietet **Abbildung 4.17**.

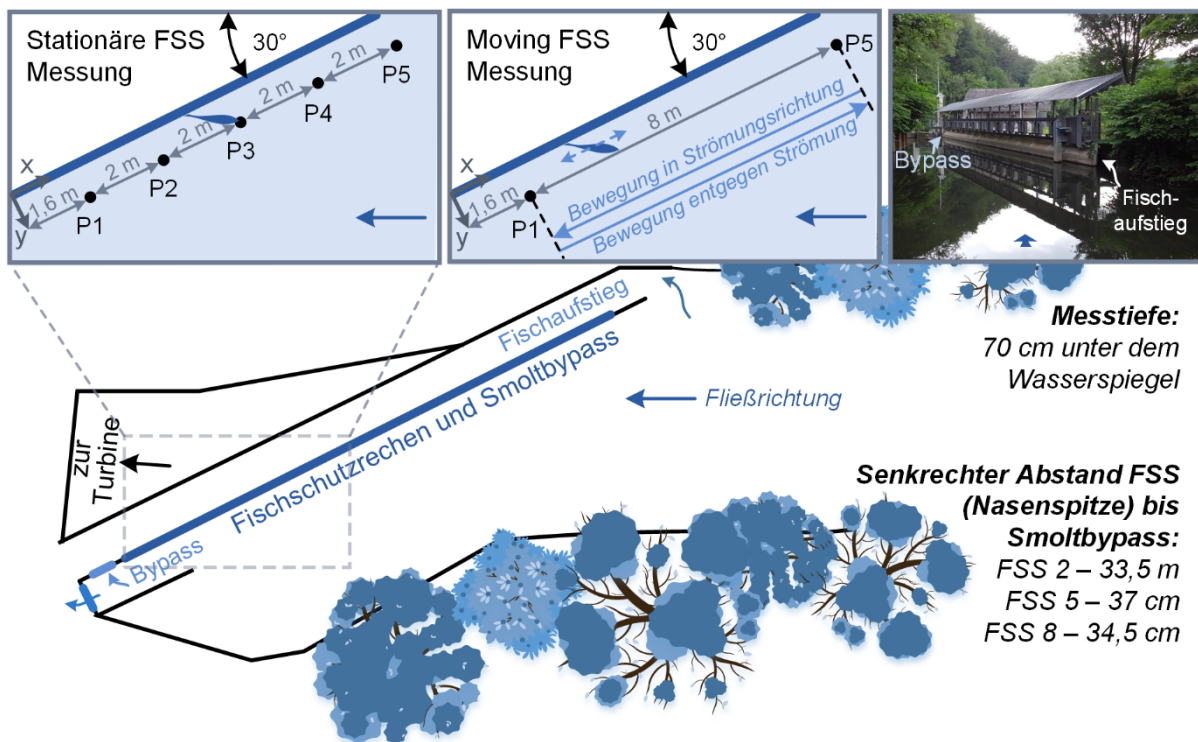


Abbildung 4.17: Details zur Messdurchführung der FSS an der WKA Auer Kotten

Aus diesem Praxiseinsatz konnten Optimierungsansätze für die Weiterentwicklung der FSS sowie Empfehlungen für die Handhabung erarbeitet werden. Wesentliche Erkenntnisse dazu sowie zu den ergänzenden ADCP Messungen sind in Bensing et al. (2022a) zu finden. Weiterhin wird in Abschnitt 5.1.5 auf einzelne Aspekte eingegangen.

4.3.5 Datenanalyse und Visualisierung

Im Rahmen der oben beschriebenen Messungen ergibt sich ein großer Umfang an Messdaten. Gerade bei den Rastermessungen liegen viele räumlich zusammenhängende Messpunkte vor, deren Daten aufbereitet, visualisiert und analysiert werden müssen. Aus diesem Grund wurde für die weitere Datenverarbeitung die frei verfügbare Programmiersprache Python (Version 3.7.11) verwendet. Für die Datenvisualisierung wurden neben der Python-Bibliothek Matplotlib auch die Open Source Software ParaView (Version 5.7.0) genutzt, die ebenfalls auf der Programmiersprache Python basiert.

Für die Datenaufbereitung war zunächst ein einheitliches Koordinatensystem wichtig, auf das entsprechend alle Messdaten transformiert wurden. Hierfür wurde ein Koordinatensystem für die Laborrinne festgelegt, welches den Abbildungen in Abschnitt 4.1 zu entnehmen ist. Der Ursprung befindet sich 2 m hinter dem Zulaufgitter mit Definition der Fließrichtung in x-Richtung. Die vertikale z-Achse startet an der Sohle und zeigt nach oben. Nach der Rechten-Hand-Regel verläuft die y-Achse von der rechten zur linken Rinnenwand bei Blick in Fließrichtung (positive x-Richtung).

Zur effizienten Auswertung der Rastermessungen wurde dann ein Skript erstellt (Abbildung 4.18). Dafür war es notwendig Punktdaten während der Messung entsprechend der Koordina-

ten zu benennen („ADV_x[mm]_y[mm]_z[mm]“ bzw. „FSSX_x[mm]_y[mm]_z[mm]“) und in einen Ordner für das jeweilige Messgerät abzulegen. Durch das Skript werden aus den Zeitreihen der einzelnen, in einem Ordner enthaltenen Dateien (mehrere hundert) neue Parameter berechnet und den Koordinaten zugeordnet.

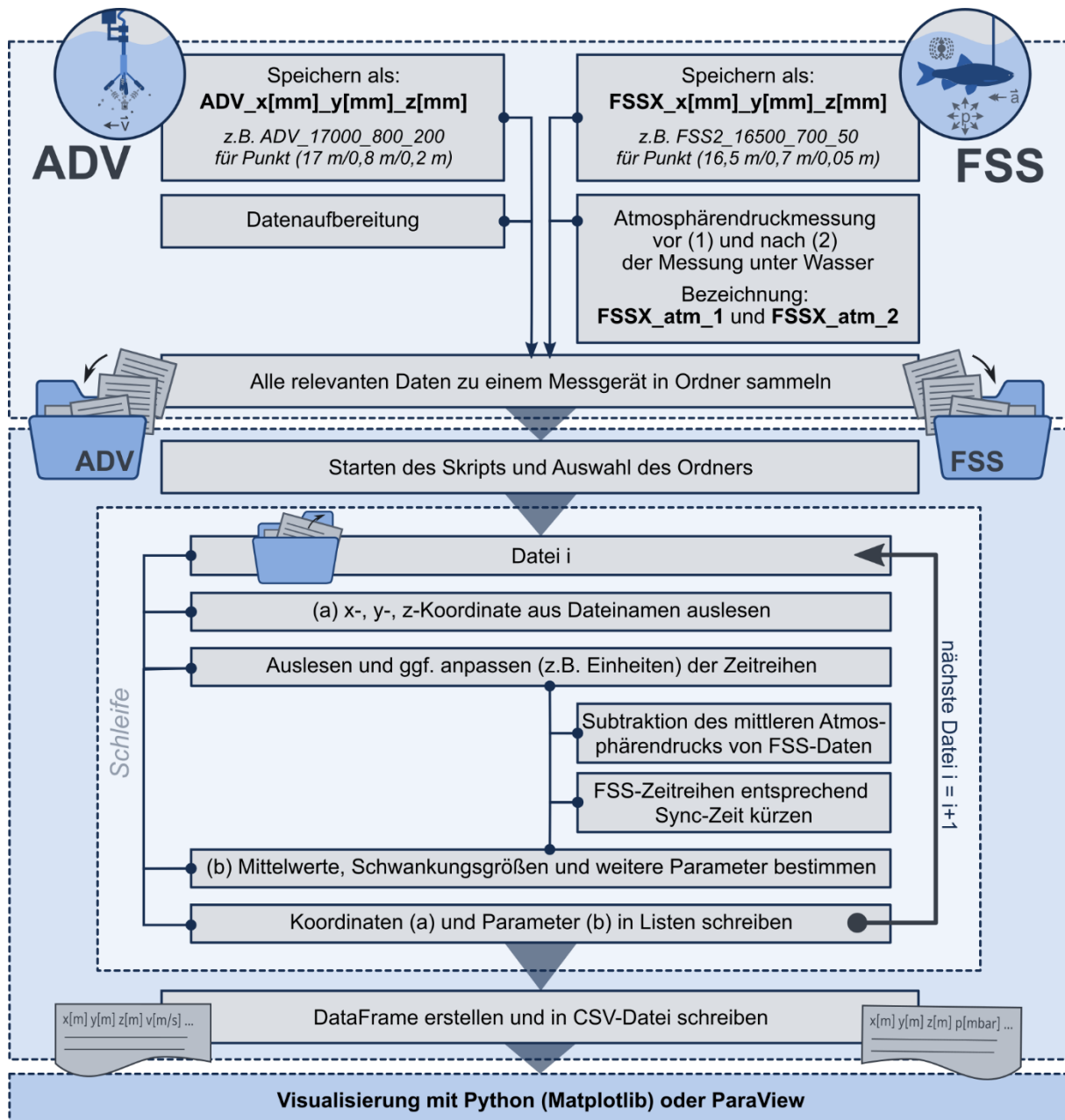


Abbildung 4.18: Vereinfachte Darstellung der Verarbeitung von ADV-(links) und FSS-Messdaten (rechts) mit Darstellung der Überschneidungsbereiche: während der Messung (oben), Verarbeitung der aufgezeichneten Daten (Mitte) und Visualisierung (unten)

Am Ende werden alle berechneten Größen in eine CSV-Datei (Comma-Separated Values bzw. Character-Separated Values) ausgeschrieben, wobei die ersten drei Spalten jeweils die kartesischen Koordinaten der Laborrinne und die weiteren Spalten jeweils die berechneten Parameter enthalten. Die erste (bzw. nullte) Zeile enthält die Kopfzeile mit den Spaltenüberschriften (Header) und jede weitere Zeile enthält die Komma-getrennten Informationen für einen Koordinatenpunkt. Als Dezimaltrennzeichen dient der Punkt. Die CSV-Datei ermöglicht wiederum eine

einfache Visualisierung der Messdaten mit ParaView. Zusätzlich kann das digitale Modell der Laborrinne als STL-Datei (Stereolithographie / Standard Triangle Language) zur anschaulicheren Visualisierung mit eingeladen werden. Dieses Vorgehen ermöglichte eine effiziente Verarbeitung der Daten und eine schnelle Implementierung neuer Parameter durch eine einfache Anpassung des Skriptes. Auf die genaue Berechnung und Analyse einzelner hydraulischer Parameter wird in Kapitel 5 genauer eingegangen.

4.4 Numerische Strömungssimulation

Da die oben beschriebenen Messungen sehr zeitaufwendig sind, beschränken sich die Daten nur auf einen begrenzten Bereich. Um eine räumlich höher aufgelöste Analyse der Strömungsdaten zu ermöglichen, wurden zusätzlich noch dreidimensionale hydrodynamisch-numerische Strömungssimulationen durchgeführt, die anhand der Messdaten kalibriert und validiert wurden (siehe Abschnitt 4.4.2). Zu diesem Zweck wurde die frei verfügbare Software OpenFOAM (Version OpenFOAM-2016, Open Source Field Operation and Manipulation C++ Library) des Entwicklers OpenCFD Ltd verwendet, die in verschiedensten Bereichen der Fluidodynamik Anwendung findet. Die Software bietet kein GUI (Graphical User Interface), sodass die für eine Simulation notwendigen Text-Dateien in einer vorgegebenen Ordnerstruktur organisiert werden müssen. Auch der Aufbau der Text-Dateien unterliegt gewissen Vorgaben und wird in der Programmiersprache C++ verfasst. Da die Software quelloffen ist, wurde sie bereits durch zahlreiche Applikationen und mathematische Modelle erweitert. Die Steuerung der Berechnungen selbst läuft über die Eingabe von Befehlen in einem Linux-Terminal. In der Form als Programm-bibliothek bietet OpenFOAM zwei wesentliche Arten von Programmen (applications), auf die mithilfe des Terminals zugegriffen werden kann: Hilfsprogramme (utilities), die vorrangig Aufgaben der Datenmanipulation ausführen, und Gleichungslöser (solver). Die finalen Simulationsdaten können anschließend aufgrund der verfügbaren Schnittstelle in ParaView visualisiert werden, was die Gegenüberstellung mit den Messdaten vereinfacht. Im Folgenden wird auf den Modellaufbau, die Simulationsdurchführung sowie die Kalibrierung und Validierung des Modells eingegangen.

4.4.1 Modellaufbau und Berechnung

Wie bereits in Kapitel 3 erläutert, werden im Allgemeinen für wasserbauliche Anwendungen sowie im Speziellen auch hier die inkompressiblen Navier-Stokes-Gleichungen als mathematische Modell herangezogen. Diese beinhalten die drei Impulsgleichungen sowie die Kontinuitätsgleichung, welche unter Anwendung der Finite Volumen Methode (FVM) numerisch gelöst werden. Die Energieerhaltung oder eine Betrachtung der Schallausbreitung findet hier keine Berücksichtigung.

Pre-Processing: Geometrie und Gitternetz

Die Grundlage des Modells stellt zunächst die Diskretisierung des Untersuchungsgebietes dar. In OpenFOAM müssen dabei die Gitternetzzenellen an dieses Gebiet angepasst werden. Aufgrund der einfachen Geometrie der Laborrinne (siehe Abschnitt 4.1) konnte die Utility „blockMesh“ verwendet werden, die mithilfe benutzerdefinierter Blöcke ein strukturiertes Gitter mit quader-

förmigen Elementen erstellt. Drei Aspekte der Geometrie bedürfen jedoch besonderer Beachtung: der Zulauf (Inlet), der Schrägrechen und der Auslauf (Outlet). Der Zufluss im Labor erfolgt über verschiedene Rohrleitungen, die etwas tiefer liegen als die eigentliche Rinnensohle. Bereits während der Messungen zeigte sich die dortige große Turbulenzproduktion in einem komplexen Strömungsmuster deutlich. Diese entsteht zum einen durch den hohen Energieeintrag in das kleine Becken und zum anderen durch die Geometrie des Zulaufbereichs selbst, weshalb versucht wurde, diese möglichst ähnlich nachzubilden. Im Rahmen der Masterarbeit von Schäfer (2021) wurden hierzu verschiedene Ansätze getestet, wobei sich die Umsetzung entsprechend **Abbildung 4.19** (hellblaue Fläche entspricht Einstrombereich) im Rahmen der späteren Kalibrierung als beste Lösung erachtet wurde.

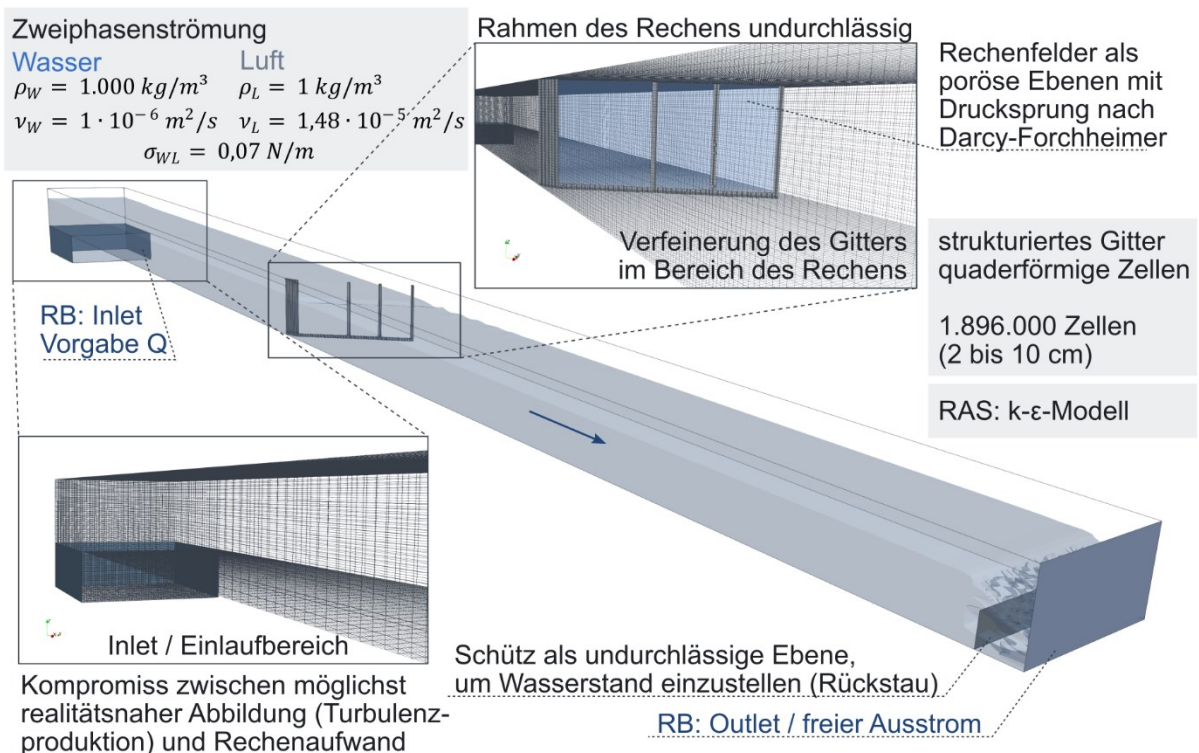


Abbildung 4.19: Wesentliche Grundlagen und Eigenschaften des Modellaufbaus in OpenFOAM (Darstellung in ParaView)

Die relativ einfache Umsetzung ermöglicht damit eine Reduktion der Rechenzeit und liefert trotzdem eine gute Übereinstimmung mit den Messdaten. Als Einstromrandbedingung wurde der Durchfluss definiert. Es zeigte sich in den Simulationen, dass der Einfluss des Zulaufes noch bis zum Rechen reicht. Hier ergibt sich die zweite Herausforderung bei der Modellumsetzung. Die Abbildung der Rechenstäbe selbst würde die Rechenzeit extrem in die Höhe treiben, da die räumliche Auflösung in den Millimeterbereich hineingehen würde. Aus diesem Grund wurde der Rechen als poröse Ebene – ein sogenanntes Baffle – umgesetzt. Da dieser eine Art innere Randbedingung darstellt, verläuft er entlang der Zellflächen und besitzt im strukturierten Gitternetz einen treppenstufenartigen Verlauf. Über die Darcy-Forchheimer-Gleichung kann dort ein Drucksprung festgelegt werden, der dem Rechenverlust entsprechen muss. Die Gleichung enthält zwei Koeffizienten, die vorgegeben und daher anhand der Messdaten kalibriert werden müssen. Da der Rechen kein poröses Medium im eigentlichen Sinne darstellt und die Geschwin-

digkeiten zwischen den Rechenstäben von Turbulenzen geprägt ist, bietet sich der Darcy-Forchheimer-Ansatz an, da hier neben den viskosen auch die turbulenten Druckverluste Berücksichtigung finden. Aus den Messdaten wurde weiterhin ersichtlich, dass der undurchlässige Rahmen des Rechens einen Einfluss auf die Strömung nimmt und damit höchstwahrscheinlich auch einen Einfluss auf das Fischverhalten haben kann. Daher wurden die Strukturen als undurchlässige Bereiche abgebildet. Zu guter Letzt wurde noch der Auslaufrand entsprechend den Laborbedingungen angepasst. Da in OpenFOAM kein Wasserstand als Randbedingung vorgegeben werden kann, wurde auch hier eine undurchlässige Ebene ergänzt (**Abbildung 4.19**). Diese musste ebenfalls in der Kalibrierungsphase in der Höhe angepasst werden, um die gewünschte Wassertiefe in der Rinne zu erzeugen.

Die Rinne ist nach oben offen und die äußeren Berandungen sind als glatte Wände (wall) ohne Rauheit definiert, sodass lediglich die Haftbedingung (no-slip) an den Rändern vorlag. Da die freie Oberfläche hier abgebildet werden soll, ist die Integration der Eigenschaften beider Fluide (Wasser und Luft) notwendig. Die Richtung der Erdbeschleunigung entspricht der negativen z-Richtung und als Turbulenzmodell wurde das zu den Reynolds Averaged Simulations (RAS) zählende k- ϵ -Modell gewählt, welches in OpenFOAM nach den Ansätzen von Launder und Spalding (1974) sowie Tahry (1983) implementiert ist.

Um den späteren Rechenlauf zu beschleunigen, wurden Anfangsbedingungen vorgegeben. Zum einen wurde bereits ein Wasserkörper vordefiniert, sodass die Laborrinne nicht erst sehr rechenintensiv während des Processing mit Wasser gefüllt werden muss. Zum anderen wurde bereits eine mittlere Geschwindigkeit des Wasserkörpers vorgegeben, die dem Endzustand angenähert ist.

Processing/Solving

Zur Lösung des hier untersuchten Strömungsproblems wurde der Solver interFoam verwendet. Dieser findet beim Vorliegen zweier inkompressibler, isothermischer (daher keine Berücksichtigung der Energiegleichung) und sich nicht mischender Fluide Einsatz. Die Phasengrenze wird über den VOF-Ansatz (Volume of Fluid) bestimmt (Hirt und Nichols 1981). Dabei wird eine zusätzliche Transportgleichung für den Phasenanteil α gelöst. Im Modell wurde dafür der Wasseranteil gewählt, während folglich der Term $(1 - \alpha)$ dem Luftanteil in einer Zelle entspricht. Die Dichte setzt sich in halbgefüllten Zellen aus einer anteilig berechneten Mischung der Dichte von Wasser und Luft zusammen.

Zur parallelen Benutzung mehrerer Rechenkerne wird das Strömungsgebiet vor der Berechnung in mehrere Bereiche unterteilt und die Simulationsergebnisse werden während der Berechnung zwischen den Kernen übergeben. Für die numerischen Lösungsverfahren wurden Standardverfahren beibehalten, die sich bereits in ähnlichen Modellberechnungen bewährt haben und auf die hier nicht weiter im Detail eingegangen wird.

Post-Processing: OpenFOAM und ParaView

Für das Post-Processing bietet OpenFOAM die Möglichkeit für das Strömungsgebiet zusätzliche Parameter aus den vorhandenen Simulationsdaten zu berechnen. Zur Visualisierung der Ergebnisse wurde, wie bereits erwähnt, stets ParaView verwendet.

4.4.2 Kalibriertes und validiertes Modell

Eine Sensitivitätsanalyse sowie Kalibrierung und Validierung fand im Rahmen der Arbeit von Schäfer (2021) statt. Dabei wurden vor allem die Modellierung des Einlaufbereichs, die Porosität des Rechens bzw. der vorhandene Drucksprung und der Rückstau durch das Schütz untersucht. Die Kalibrierung und Validierung fand mithilfe zweier im Labor im Rahmen der Arbeit erhobenen, unabhängigen Datensätzen ($Q_{\text{kali}} = 0,770 \text{ m}^3/\text{s}$ und $Q_{\text{vali}} = 0,960 \text{ m}^3/\text{s}$) für den 55° Rechen statt. Daher konnte das kalibrierte und validierte Modell auf den 30° Rechen angewendet werden. Bei der Gegenüberstellung der Simulationsergebnisse mit den im Rahmen der vorliegenden Arbeit erhobenen Messdaten entsprechend des oben beschriebenen Rasters (Abschnitt 4.3.2) zeigten sich dabei sehr gute Übereinstimmungen (beispielhaft in **Abbildung 4.20** bis **Abbildung 4.23** für die Ebene E2 und in Anhang A.2 für alle Ebenen).

Im Rahmen der Kalibrierung zeigte sich deutlich, dass der Einlaufbereich einen enormen Einfluss auf die Strömungssituation am Rechen nimmt. In der Anströmung ergibt sich dabei eine leichte Sekundärströmung (zwei gegenläufige Walzen mit horizontaler Achse in Längsrichtung der Rinne), die zu einer leicht abgesenkten Geschwindigkeit in der Mitte der Rinne führt. Durch die vereinfachte, jedoch der Laborsituation angenäherte Abbildung des Einlaufbereiches im Modell zeigt sich eine sehr gute Übereinstimmung der Geschwindigkeitssignaturen vor dem Rechen zwischen den ausgewerteten ADV-Messungen und der Simulation. Da sowohl die Messungen als auch die numerischen Verfahren von Unsicherheiten geprägt sind, lassen die Ergebnisse die Behauptung einer guten Annäherung an den unbekanntem „wahren“ Wert zu.

Die Darstellungen zur turbulenten kinetischen Energie weichen etwas stärker voneinander ab, zeigen aber grundsätzlich ein ähnliches Muster sowie ähnliche Wertebereiche (**Abbildung 4.22** und **Abbildung 4.23**). Die etwas höheren Werte der Messung können zum einen auf Ungenauigkeiten bei der Messdurchführung (z.B. auch Vibrationen des Messgerätes) sowie auf das Messprinzip selbst (siehe Abschnitt 4.2.1) zurückzuführen sein. Aufgrund der Modellierung der Turbulenz mithilfe des k - ϵ -Modells zur Schließung der RANS-Gleichungen kann es auch hier zu Abweichungen kommen. Zu berücksichtigen ist ebenfalls, dass die ADV-Messungen in einzelnen Punkten eines sehr groben Rasters (**Abbildung 4.11**) vorgenommen wurden. Auch wenn bereits darauf geachtet wurde, das Messraster in Bereichen größerer Gradienten nahe dem Rechen zu verfeinern, beträgt der Abstand der Messpunkte dort trotzdem mindestens 10 cm. Demgegenüber liegen in der Simulation Zellgrößen bis zu einem minimalen Wert von 2 cm vor dem Rechen vor. Folglich ist eine abschließende Bewertung darüber, welche Daten der Wahrheit näherkommen, nicht möglich. Dennoch ist die Übereinstimmung zwischen Messung und Simulation trotz der Vereinfachungen beachtlich, sodass für die weiteren Betrachtungen in Kapitel 5 beide Datensätze Anwendung finden.

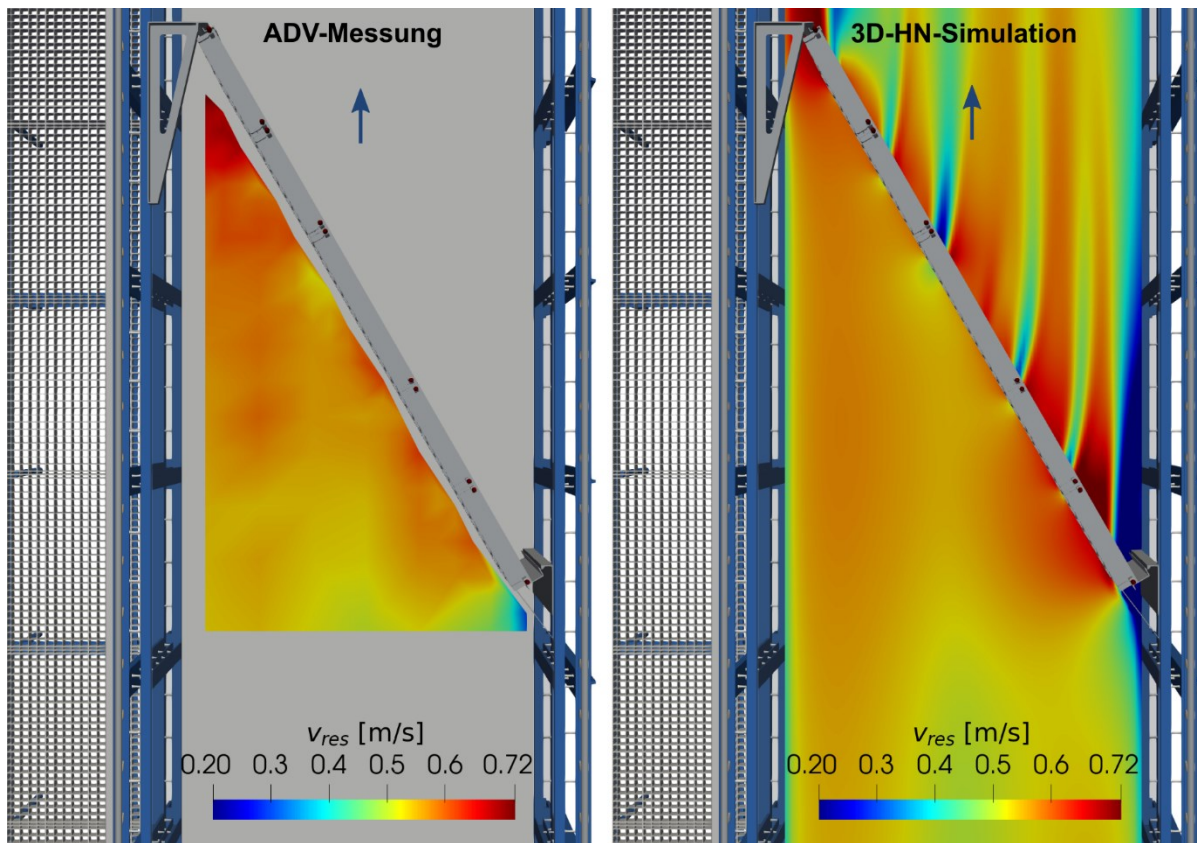


Abbildung 4.20: Gegenüberstellung der resultierenden Geschwindigkeit bzw. des Betrags der Geschwindigkeit von ADV-Rastermessung (links) und 3D-HN-Simulation (rechts); 30° Rechen bei hydraulischem Setup H2 und Betrachtung der Ebene E3 (13 cm über der Sohle der Laborrinne)

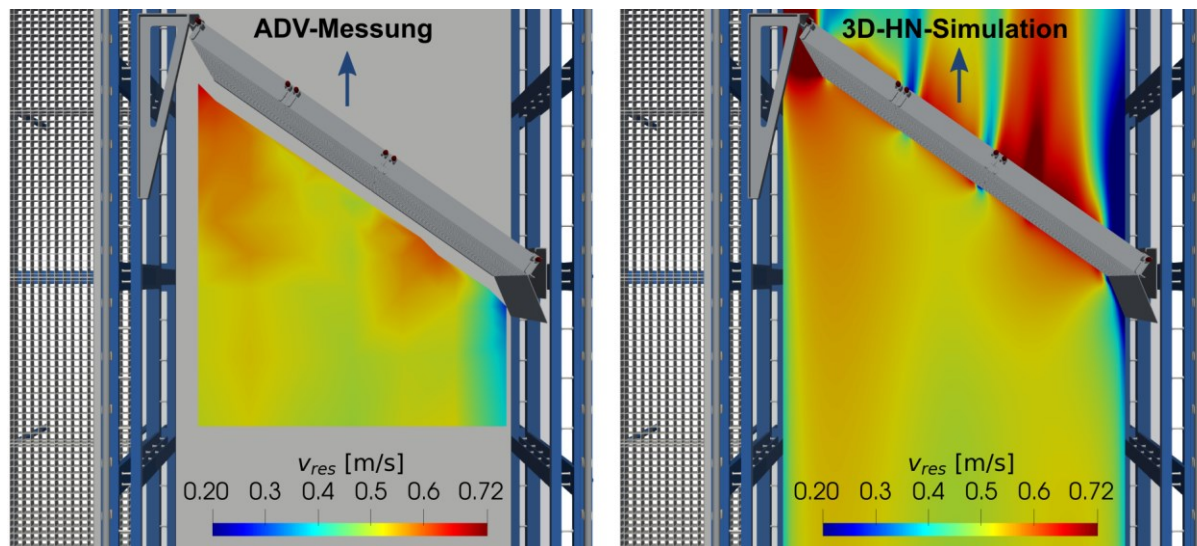


Abbildung 4.21: Gegenüberstellung der resultierenden Geschwindigkeit bzw. des Betrags der Geschwindigkeit von ADV-Rastermessung (links) und 3D-HN-Simulation (rechts); 55° Rechen bei hydraulischem Setup H2 und Betrachtung der Ebene E3 (13 cm über der Sohle der Laborrinne)

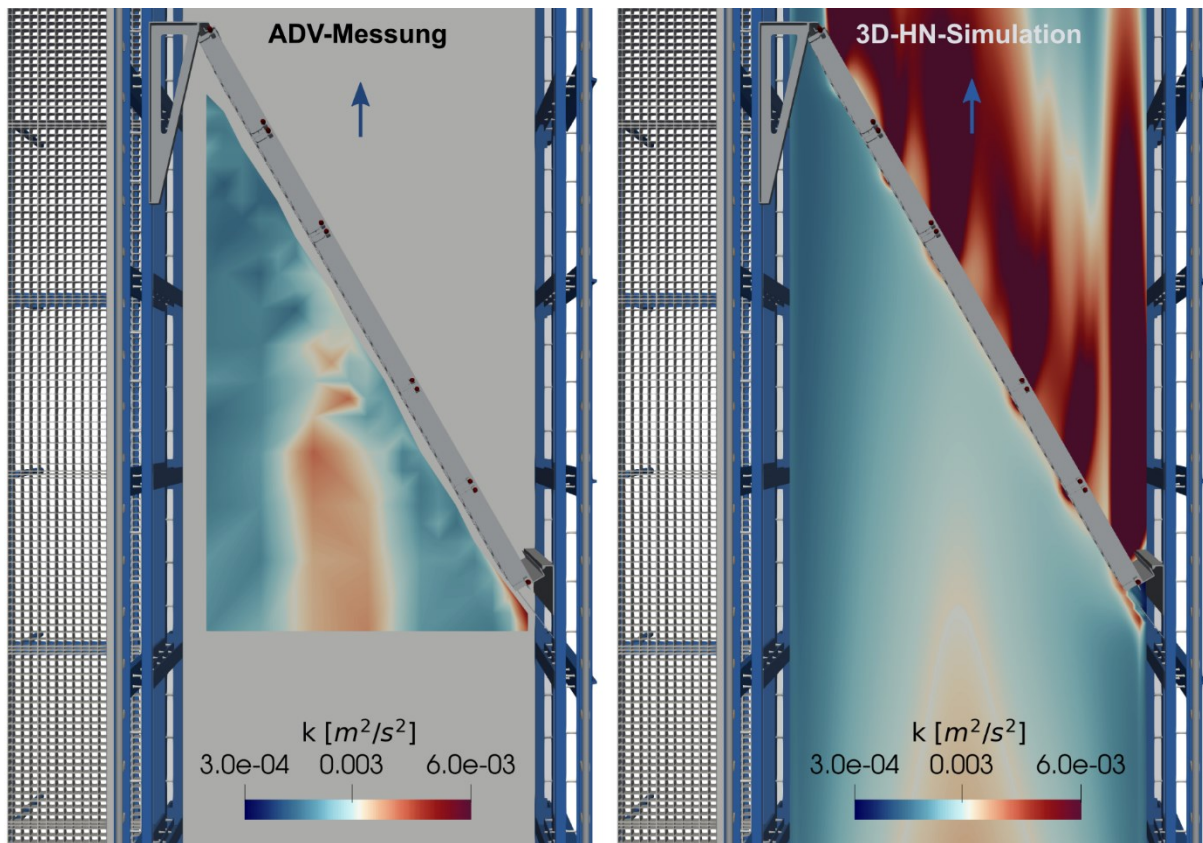


Abbildung 4.22: Gegenüberstellung der turbulenten kinetischen Energie k von ADV-Rastermessung (links) und 3D-HN-Simulation (rechts); 30° Rechen bei hydraulischem Setup H2 und Betrachtung der Ebene E3 (13 cm über der Sohle der Laborrinne)

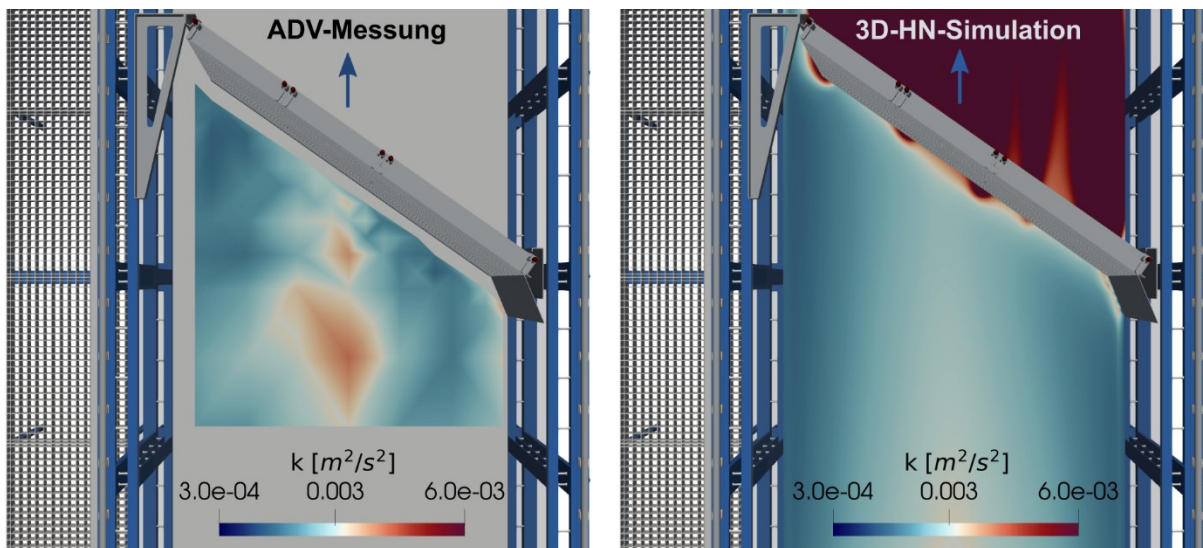


Abbildung 4.23: Gegenüberstellung der turbulenten kinetischen Energie k von ADV-Rastermessung (links) und 3D-HN-Simulation (rechts); 55° Rechen bei hydraulischem Setup H2 und Betrachtung der Ebene E3 (13 cm über der Sohle der Laborrinne)

4.5 Lebendtierversuche

Den letzten Baustein der ethohydraulischen Untersuchungen bilden die Lebendtierversuche im Labor. Diese sollen dazu beitragen ein reproduzierbares Verhalten extrahieren und mit den hydraulischen Untersuchungen gegenüberstellen zu können, um dann daraus ethohydraulische Signaturen entwickeln zu können. Diese können wiederum in der Praxis genutzt werden, um Tiere an Anlagen gezielt zu Ab- und Aufstiegseinrichtungen zu leiten. In dieser Arbeit liegt der Fokus aber hauptsächlich auf der Weiterentwicklung der Methoden. Bei Fischbeobachtungen ist das geschulte Auge eines Biologen unerlässlich, jedoch können die Erkenntnisse durch objektivere Analyseverfahren sinnvoll ergänzt werden.

Lebendtierversuche sind sehr zeitaufwendig und bedürfen einer umfangreichen Planung. Einen allgemeinen Überblick über die wesentlichen Schritte bietet **Abbildung 4.24**. Die Antragstellung kann dabei viel Zeit in Anspruch nehmen und sollte frühzeitig angegangen werden. Da es keinen festen Standard für die Durchführung der Lebendtierversuche gibt, ist eine Vergleichbarkeit verschiedener Studien meist nicht möglich. Bereits die Versuchszeit mit einer Testgruppe kann dabei zwischen einigen Minuten und einem oder gar mehreren Tagen variieren. Auch die Temperatur im Labor kann entsprechend der Laboreinrichtung stark schwanken, besitzt jedoch einen großen Einfluss auf den Stoffwechsel und die Leistungsfähigkeit der Tiere.

Tiefergehende Informationen zur Planung und Durchführung der ethohydraulischen Versuche sowie zum Umgang mit den Tieren und deren Haltung sind u.a. in Adam und Lehmann (2011), Adam et al. (2013) und Böckmann (2020) zu finden.

4.5.1 Versuchsplanung und -durchführung

Für die Versuche mit Fischen wurde die in den vorherigen Abschnitten bereits beschriebene Versuchseinrichtung verwendet. Da die Tiere in ihrer Größe nicht skaliert werden können, ist ein großes geometrisches bzw. hydraulisches Setup wichtig, um den Fischen eine maximale Wasserüberdeckung sowie einen großen Freiraum zur Bewegung zu ermöglichen und damit das Modell der Natursituation entsprechend situativ ähnlich abzubilden. Da der Fokus in ethohydraulischen Studien oft auf diadromen Wanderfischen liegt, wurden in diesem Fall gezielt Fische aus dem bisher weniger untersuchten potamodromen Artenspektrum eingesetzt. Zwar führen diese keine obligatorischen Wanderungen zwischen Süß- und Salzwasser durch, jedoch sind auch sie innerhalb ihres Lebenszyklus auf Wanderungen zwischen verschiedenen teilweise weit auseinanderliegenden funktionellen Lebensräumen angewiesen (z.B. Nahrungssuche, Reproduktion, Aufwuchs, jahreszeitliche Habitate).

Für die Versuche sowie zur Haltung der Fische im Labor mussten zuvor umfangreiche Anträge beim Veterinärdezernat (V54) des Regierungspräsidiums (RP) Darmstadt gestellt werden. Diese beinhalten detaillierte Beschreibungen zum Vorgehen beim Fang, den Versuchen sowie dem Umgang mit den Tieren. Haltungseinrichtungen müssen durch technische Zeichnungen dargestellt und das Vorgehen bei der Prüfung der Wasserqualität und dem Wohlergehen der Tiere dargelegt werden.

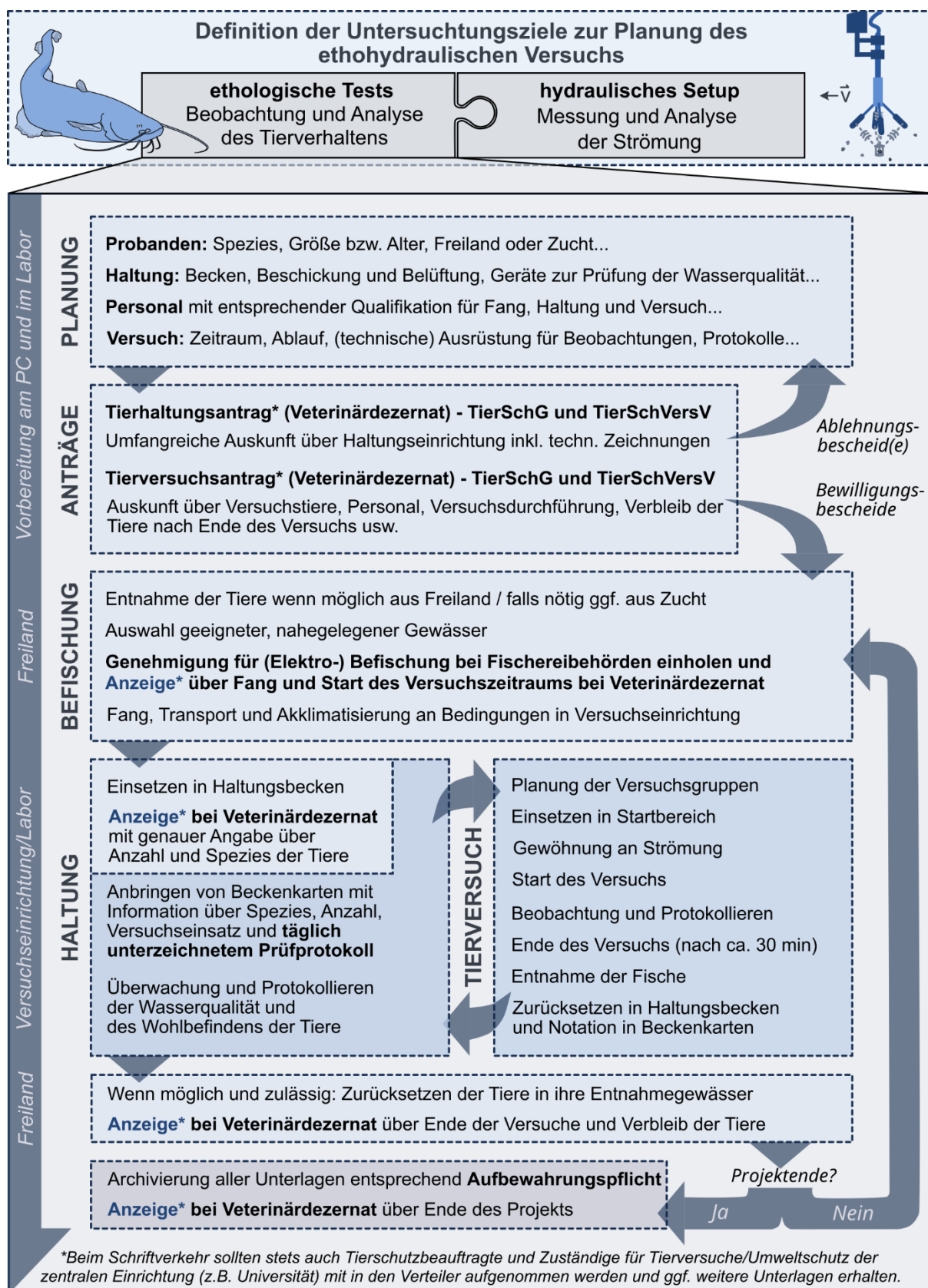


Abbildung 4.24: Wesentliche Punkte bei der Vorbereitung und der Durchführung der Lebendtierversuche (ohne Anspruch auf Vollständigkeit)

Auch die Nennung des zuständigen Versuchsleiters sowie dessen Vertreter mit entsprechender Qualifikation (FELASA B Zertifikat mit Schwerpunkt Fisch) ist erforderlich. Für den Tierversuchsantrag wurde zunächst ein Portfolio potamodromer Fischarten genannt, wobei die letztendlich im Versuch eingesetzten Tierarten und die Anzahl der Tiere zusätzlich durch die nicht vorhersehbaren Ergebnisse der Elektrofischung beschränkt waren (**Tabelle 4.5**).

Neben den erteilten Genehmigungen für die Haltung sowie die Tierversuche (Haltung: 19 c 18 - DA 8/Haltung Wabau / Tierversuch: 19 c 20/15 - DA 8/1011) musste weiterhin vor jeder Elektrofischung die Genehmigung der zuständigen Fischereibehörde (ebenfalls RP Darmstadt) eingeholt werden. Auch wurde Rücksprache mit den örtlichen Fischereiberechtigten gehalten. Zur genauen Bekanntgabe des Starts der Versuche sowie der Benennung der Arten und der Anzahl der Versuchstiere war anschließend eine Anzeige beim RP Darmstadt nötig.



Abbildung 4.25: Eindrücke der Elektrofischung an der Nidda bei Frankfurt-Höchst (links) und an der Kahl bei Alzenau (rechts, Foto: Thomas Kemper); auch Tiere, die nicht für die Versuche geeignet waren, wurden zur allgemeinen Bestandsaufnahme für die Behörden protokolliert.

Die Versuchstiere wurden aus möglichst nahegelegenen Gewässern (**Tabelle 4.5** und **Abbildung 4.25**) entnommen, um die Transportzeit in den belüfteten und mit Flusswasser gefüllten Tanks gering zu halten. Nach der Ankunft am wasserbaulichen Forschungslabor der TU Darmstadt wurde die Temperatur durch stetigen Teilwasserwechsel langsam angepasst, sodass auch eine allmähliche Akklimatisierung der Tiere an die Wasserqualität im Labor stattfand. Die Tiere wurden in die durchströmten und belüfteten Langstrombecken umgesetzt und diese mit Beckenkarten ausgestattet, welche u.a. Informationen zur Herkunft, Art, Anzahl, Genehmigung und dem Versuchseinsatz enthielten. Des Weiteren wurde die tägliche Begutachtung der Tiere dort vermerkt und unterzeichnet sowie in einem separaten Protokoll die täglichen Prüfungen der Wasserqualität aufgezeichnet. Vor dem Start der ersten Versuche konnten sich die Tiere zwei Tage lang an die Verhältnisse im Labor gewöhnen.

Da sich Einzeltiere anders verhalten als ein Schwarm, wurden möglichst Gruppen von mindestens zehn Fischen pro Versuch gebildet (siehe u.a. Beamish 1978; Lemasson et al. 2014). Bei den größeren Tieren war dies aufgrund der wenigen Exemplare, die gehalten werden konnten, nicht möglich. Während meist Einartenschwärme eingesetzt wurden, gab es einzelne Tests auch mit Gemischtartenschwärmen. Eine Auflistung aller Versuche befindet sich in Anhang A.3. Die Benennung ergibt sich dabei durchnummeriert aus der Befischung (erster Fang z.B. F1.1-V1-S30_5), dem Versuchstag bezogen auf die Befischung (z.B. F1.1-V1-S30_5), dem Versuch am jeweiligen Versuchstag (z.B. F1.1-V1-S30_5), dem Schrägrechen Setup (30° Rechen z.B. F1.1-V1-S30_5) und der Geschwindigkeit (0,5 m/s z.B. F1.1-V1-S30_5).

Tabelle 4.5: Übersicht der per Elektrofischerei gefangenen Versuchstiere mit Angaben zur Herkunft und unter Einteilung in zwei verschiedene Größenklassen

Befischungs-termin	Befischungsgewässer	Anzahl	Fischart	Fischlänge [cm]	
11.09.2020	Kahl/Alzenau	52	Döbel	8-20	
		34	Elritze	6-10	
		61	Gründling	9-15	
		39	Schneider	9-10	
23.09.2020	Nidda/Frankfurt-Höchst	8	Barbe		30-50
		7	Döbel		30-40
		4	Flussbarsch	12-20	
		14	Nase		30-50
12.10.2020	Nidda/Frankfurt-Höchst	15	Döbel		40-60
		9	Barbe		20-40
		20	Flussbarsch	15-20	
15.04.2021	Nidda/Frankfurt-Höchst	5	Flussbarsch	12-15	
		39	Rotaugen	10-15	
		2	Döbel	8-20	
		4	Nase	8-20	
		3	Gründling	9-15	
26.04.2021	Kahl/Alzenau	40 + 6	Döbel	12-20	30-40
		94	Gründling	10-15	
		41	Schneider	9-11	

Beispiel für kleine Tiere: Döbel – ca. 15 cm

Beispiel für große Tiere: Döbel – ca. 45 cm



Lateinische Namen: Gründling (*Gobio gobio*), Flussbarsch (*Perca fluviatilis*), Nase (*Chondrostoma nasus*), Döbel (*Squalius cephalus*), Elritze (*Phoxinus phoxinus*), Schneider (*Alburnoides bipunctatus*), Barbe (*Barbus barbus*), Rotaugen (*Rutilus rutilus*)

Für den Versuch wurden die Tiere aus den Haltungsbecken entnommen und in mit etwas Wasser gefüllten Transportwannen in den Startbereich der Laborrinne eingesetzt (**Abbildung 4.2 c**). Dort konnten sie sich zunächst an die Strömung gewöhnen, bevor der eigentliche Versuch startete. Durch das Anheben des Absperrgitters konnten die Tiere den Startbereich verlassen und mit der Strömung in Richtung des Versuchsereichs schwimmen. Das Verhalten sowie detaillierte Bewegungen der Fische im Bereich des Rechens, direkt am Rechen und am Bypass

wurden protokolliert und videotecnisch dokumentiert. Nach dem jeweils halbstündigen Versuch wurde die Strömung abgestellt, der Wasserstand damit abgesenkt und die Tiere wieder aus der Laborrinne entnommen.

Eine Versuchsreihe dauerte einschließlich Befischung, Eingewöhnung und Versuche meist ungefähr eine Woche an. Im Anschluss wurden die Fische nach Abstimmung mit den Fischereibehörden in ihre Entnahmegewässer zurückgesetzt.

4.5.2 Protokolle, Aufnahmen und Auswertung

Während der je 30-minütigen Versuchszeit eines ethohydraulischen Tests wurde ein ad-libitum Protokoll geführt, um auffällige Verhaltensweisen und Reaktionen der Tiere festzuhalten. Diese Beschreibungen sind einfach gehalten und zeitlich gelistet. Unterstützend liegen außerdem Foto- sowie Videoaufzeichnungen vor. Aus den Erfahrungen wird deutlich, dass eine reine Analyse der Videoaufzeichnungen kein Gesamtbild der Situation widerspiegelt und daher Beobachtungen der Situationen während des Versuchs unerlässlich sind.

Der Untersuchungsbereich wurde während erster Vorversuche zunächst mit drei Kameras von der Seite und dann ergänzend mit drei Unterwasserkameras (Crosstour CT9500) von schräg oben aufgezeichnet (**Abbildung 4.26**). In den Folgeversuchen wurde dann die Anzahl der Kameras reduziert und sich auf die Perspektiven beschränkt, die für die Fragestellung die wesentlichen Informationen lieferten und das größte zusammenhängende Sichtfeld abbildeten. Die Findung der richtigen Kamerapositionen stellt in der Vorplanung einen iterativen Prozess dar, um untersuchungsrelevante Situationen aus dem richtigen Blickwinkel erfassen und analysieren zu können. Als besonders aufschlussreich erwiesen sich die Aufnahmen, die schräg von oben fast die gesamte Rechenfläche, dazu den Bypass-Bereich und das intensiv genutzte Rechenvorfeld erfassten. Zusätzlich wurden einzelne Videos mit der Intel® RealSense™ D455 Tiefenkamera aufgezeichnet, um deren Einsatz im Rahmen ethohydraulischer Analysen zu testen.

Wie bereits in Abschnitt 2.5.2 erwähnt wurde, gibt es bisher kein ausgereiftes Trackingsystem, um aus Videoaufzeichnungen Fischtrajektorien in guter Qualität extrahieren zu können. Meist sind diese nur zweidimensional und basieren auf einer Bildanalyse – z.B. auf dem Kontrast zwischen Fischkörper und Hintergrund. Trackingdaten können jedoch eine objektive Auswertung der Fischbewegung unterstützen und sind daher eine gute Ergänzung zu Sichtbeobachtungen. Aus diesem Grund fand durch das Ingenieurbüro SJE (Ecohydraulic Engineering GmbH) eine vereinfachte zweidimensionale Auswertung der Videos mit der quelloffenen Software Kinovea (Programmiersprache C#) in drei Schritten statt:

- (1) *Rektifizierung (Entzerrung) der Videos*: Entfernung von Verzerrungen (geometrische Abbildungsfehler) aus einem Bild, welche durch das Kamerasystem sowie den veränderten Brechungsindex unter Wasser entstehen. Dadurch wird ein einheitlicher Abbildungsmaßstab erzeugt.
- (2) *Georeferenzierung*: Zuweisung raumbezogener Koordinaten zu Punkten im Video mithilfe des zweidimensionalen 10 cm x 10 cm Gitters auf der Rinnensohle (siehe Abschnitt 4.1).

- (3) *Tracken durch manuelles Markieren*: Setzen einer linearen Verbindung zwischen Fischkopf und Schwanzspitze, sodass neben der Position auch die Ausrichtung des Fisches aufgezeichnet werden kann und Export der Koordinaten (drei Koordinaten pro Sekunde, 3 Hz).

Da die Software Kinovea bereits über ein großes Portfolio an verschiedenen Bildbearbeitungsoptionen verfügt, konnten die meisten Bearbeitungsschritte damit durchgeführt werden. Die Exportfunktion wurde von Dr.-Ing. Ianina Kopecki (SJE) im Quellcode ergänzt. Kalibrierungskoeffizienten für die Verzeichnung des Bildes wurden mithilfe der Software Agisoft Lens (Agisoft) definiert. Dafür wurde zuvor ein Schachbrettmuster unter Wasser aus vielen verschiedenen Positionen und Perspektiven fotografiert. Die resultierenden Koeffizienten konnten dann in Kinovea eingelesen werden. Für die Georeferenzierung und die anschließende Koordinatenausgabe wurde zusätzlich ein Bezug des lokalen Rasters in Kinovea zum globalen Koordinatensystem der Laborrinne hergestellt.

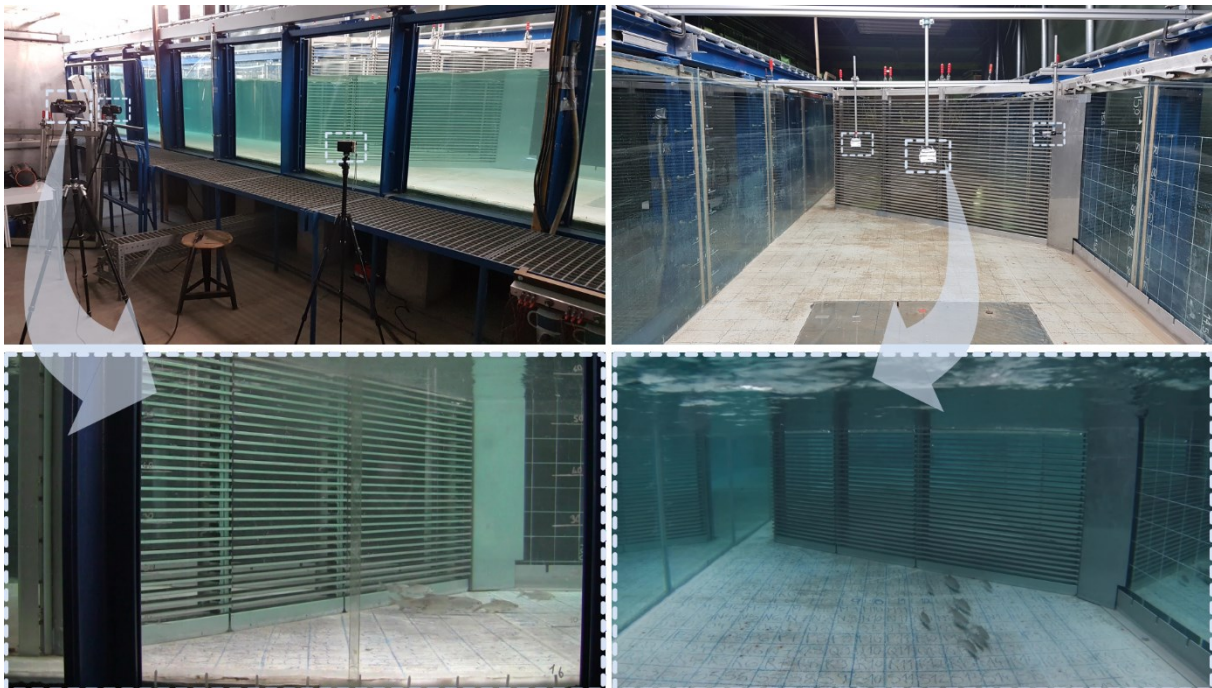


Abbildung 4.26: Verwendete Kamerasysteme: Seitlich der Rinne im Beobachtungsbereich positionierte Kameras (links) und Unterwasserkameras (rechts) mit darunter angeordneten Eindrücken einzelner Aufzeichnungen

4.6 Zusammenfassung der Versuchsdaten

Insgesamt ergibt sich ein hybrider und transdisziplinärer Untersuchungsansatz mit großem Messumfang, der in **Tabelle 4.6** noch einmal übersichtlich dargestellt wurde. Neben den Messungen, die ergänzend mit einer neuartigen, fischförmigen Sonde durchgeführt wurden, liegen außerdem Daten zur dreidimensionalen, numerischen Analyse sowie Lebewesenbeobachtungen vor. Diese großen Datenmengen werden in den folgenden Kapiteln im Detail analysiert.

Tabelle 4.6: Übersicht zu den durchgeführten Messungen

Test	Messgeräte/ Abstand FSS-ADV	hydr. Setup / Ebenen bzw. Abstand Sohle	Rechen	Ausrichtung FSS zur x- Achse	Anzahl Mess- punkte / Messdauer pro Punkt
Voranalyse	FSS2, FSS4, FSS5 Abstand FSS-ADV: 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 20, 30, 40, 50 cm	H1 / 30 cm	ohne Rechen	0°	42 / 5 min
	Alle 9 FSS ADV Abstand FSS-ADV: s.o.	H2 / 30 cm			124 / 5 min
	FSS2, FSS4, FSS5 Abstand FSS-ADV: s.o.	H3 / 30 cm			42 / 5 min
Stationäre Raster- messung, FSS in x-Richtung (0°)	FSS2, FSS8, FSS5 ADV, UDS Abstand FSS-ADV: 1 cm	H2 / E1, E2, E3	55° 30°	0°	602*/ 1,5 min 966**/ 1,5 min
	ADV*** ohne FSS	H2 / E1, E2, E3	55° 30°	-	255 / 1,5 min 354 / 1,5 min
Stationäre Raster- messung, FSS schräg	FSS8 ohne ADV	H2 / E3	30°	+60°, +30°, -30°, -60°	456 / 1,5 min
Moving FSS paral- lel zum Rechen	FSS2 ohne ADV	H2 / 30 cm	30°	0°	keine Punkt- messung
Moving FSS in Ebene vor dem Rechen	FSS8 ohne ADV	H2 / 6 cm	30°	0°	keine Punkt- messung
<p>* 602 Punkte: FSS2 – 255; FSS8 – 237; FSS5 – 110</p> <p>** 966 Punkte: FSS2 – 354; FSS8 – 342; FSS5 – 270</p> <p>*** Daten konnten zur Validierung des numerischen Modells verwendet werden, sodass für diese Strömungssituationen auch räumlich höher aufgelöste Modellergebnisse vorliegen. Das numerische Modell wurde zuvor anhand des hydraulischen Setups H3 kalibriert (Schäfer 2021).</p>					

5 Datenanalyse und -interpretation

Thus the study of the processes by which information is obtained (sensory ecology) is an important part of biology, and this is increasingly recognized as the development of electronic technology leads us to think about information as we design devices that respond to their environment.

(Dusenbery 2001)

Im folgenden Kapitel findet unter Nutzung der erhobenen Daten (Kapitel 4) eine Zusammenführung sowohl fischbiologischer als auch hydromechanischer Grundlagen (Kapitel 2 und 3) statt. Dabei werden zum einen neu erarbeitete, aus der Nutzung der Fischeinmesssonde (FSS) resultierende, Erkenntnisse vorgestellt und zum anderen wird eine kritische Diskussion einiger bisher untersuchter hydromechanischer Metriken geführt. Dadurch soll ein besseres Verständnis für die Parameter selbst sowie deren Nutzung in Bezug auf eine mögliche Fischwahrnehmung erlangt werden.

Das grundsätzliche Verständnis für die Berechnungsansätze der Strömungsmechanik wurde in Kapitel 3 bereits vermittelt, sodass bei den folgenden Erläuterungen daran angeknüpft wird. Die Basis vieler Analysen bildete bisher fast ausschließlich die Strömungsgeschwindigkeit, die eine zentrale Rolle in der Strömungsmechanik spielt. Obwohl aus der Geschwindigkeit einige weitere Parameter abgeleitet werden können, ist jedoch der meist untersuchte Parameter im ethohydraulischen Kontext deren zeitgemittelter Wert. Aufgrund der Turbulenz unterliegen Geschwindigkeiten stets Schwankungen, deren Zusammenhang mit dem Verhalten aquatischer Lebewesen bisher nur unzureichend untersucht worden ist. Die FSS hingegen erfasst Drücke und deren Schwankungen und es gilt zu klären, ob sich damit womöglich bessere Bezüge zum Verhalten der Lebewesen herstellen lassen.

Im folgenden Abschnitt wird zunächst auf die rein messtechnische Betrachtung der verwendeten Fischeinmesssonde eingegangen und es werden erste, fischbezogene Interpretationsansätze

aufgezeigt. Dafür werden Druck- und Geschwindigkeitsmessungen gegenübergestellt und Besonderheiten der Druckmessung herausgearbeitet.

Sodann werden konkrete Möglichkeiten zur Analyse des Fischverhaltens herausgearbeitet. Dabei werden neue Ansätze vorgestellt, an die in zukünftigen Untersuchungen angeknüpft werden kann. Hierbei spielt vor allem eine gezielte Operationalisierung von Parametern zur Verhaltensbeschreibung eine Rolle.

Die ethohydraulische Methodik wird vollumfänglich in nur wenigen Studien angewendet. Oft findet eine rein hydromechanische Betrachtung und nur eine theoretische Verknüpfung mit der ethologischen Komponente ohne Lebendtierversuche statt. Auch muss klar hervorgehoben werden, dass die Stichproben der im Rahmen dieser Arbeit durchgeführten ethologischen Versuche sowie die mit einem Teil der Videos durchgeführten Trackinganalysen zu gering sind, um an dieser Stelle alle Aussagen zu den neuen, reproduzierbaren ethohydraulischen Signaturen validieren zu können. Der Schwerpunkt liegt eher in der Weiterentwicklung ethohydraulischer Methoden zur Modellierung und deren möglicher zukünftiger Anwendung.

Im Allgemeinen sollte stets eine Unterscheidung zwischen dem Verhalten beim Fischaufstieg und dem Verhalten beim Fischabstieg vorgenommen werden. Wie in Abschnitt 2.3.3 dargelegt, wandern Fische aus unterschiedlichen Anlässen zu verschiedenen Zeiten und zudem art- und altersspezifisch, weshalb auch ihr Verhalten entsprechend variiert. Bisher gibt es jedoch zum Fischabstieg nur wenige gesicherte Verhaltenskenntnisse (z.B. Lehmann et al. 2016). Die im Rahmen dieser Arbeit durchgeführten ethologischen Untersuchungen beziehen sich daher thematisch auf den Fischabstieg. Trotzdem sind die herausgearbeiteten Empfehlungen zu den methodischen Ansätzen allgemein gehalten und können bei Untersuchungen sowohl für den Fischab- als auch den Fischaufstieg zum Einsatz kommen.

5.1 Messtechnische Analyse

In den folgenden Analysen werden die Messdaten der in Abschnitt 4.2.1 und 4.2.2 vorgestellten Instrumente genauer betrachtet. Die Besonderheit liegt darin, dass in bisherigen Untersuchungen noch keine umfangreicheren, synchronisierten Messungen von Geschwindigkeit und Druck in der hier dargestellten Form und räumlichen Auflösung publiziert wurden. Folglich werden hier vorrangig der Einsatz der neuartigen Fischeinmesssonde (FSS), die Möglichkeiten der Auswertung sowie Ansätze der fischbiologischen Interpretation diskutiert.

5.1.1 Orts-Zeit-Korrelationen der ADV- und FSS-Daten

Der Staudruck spielt für die Messung mit der FSS eine große Rolle, da die kinetische Energie (hier die Strömungsgeschwindigkeit) durch den Widerstand beim senkrechten Auftreffen auf eine feste Oberfläche in potentielle Energie (hier der Druck) umgewandelt wird (siehe Erläuterungen in Abschnitt 3.2.7 und 4.2.2). Der Fischkörper wird in dieser Arbeit daher als eine Art „Geschwindigkeits-Druck-Wandler“ beschrieben, was im Folgenden noch näher ausgeführt wird.

Diese Energieumwandlung verläuft nicht sprunghaft, sondern kontinuierlich und der Verlauf kann messtechnisch erfasst werden (**Abbildung 5.1 a**). Im Rahmen der Voranalyse konnten die Geschwindigkeitsprofile stromauf der getesteten Sonden ausgearbeitet werden. Die Ergebnisse

sind in Bensing et al. (2022d) sowie die wesentlichen Abbildungen in Anhang A.4 in deutscher Übersetzung zu finden. Es konnte für den getesteten Geschwindigkeitsbereich sowie das vorliegende Größenspektrum der Sonden eine Gleichung (als Korrekturfunktion für ungestörte Geschwindigkeitsfelder) aufgestellt werden, die den Geschwindigkeitsverlauf vor dem Fisch in Abhängigkeit von der Fischlänge sowie der ungestörten Geschwindigkeit (Messung mit dem ADV, Acoustic Doppler Velocimeter, ohne FSS) beschreibt (**Abbildung 5.1 c**):

$$\frac{\overline{v_{x,d}}}{\overline{v_{x,\infty}}} = 1 - \frac{L_F}{158 \cdot d} \quad 5.1$$

- mit $\overline{v_{x,d}}$ = gemittelte, gestörte Geschwindigkeit vor dem Fisch in x-Richtung bzw. in Richtung der Längsachse des Fisches [m/s]
 $\overline{v_{x,\infty}}$ = gemittelte, ungestörte Geschwindigkeit in x-Richtung [m/s]
 L_F = Totallänge des Fisches von Nasenspitze bis Ende der Schwanzflosse [m]
 d = Abstand des betrachteten Messpunktes zur Nasenspitze des Fisches [m]

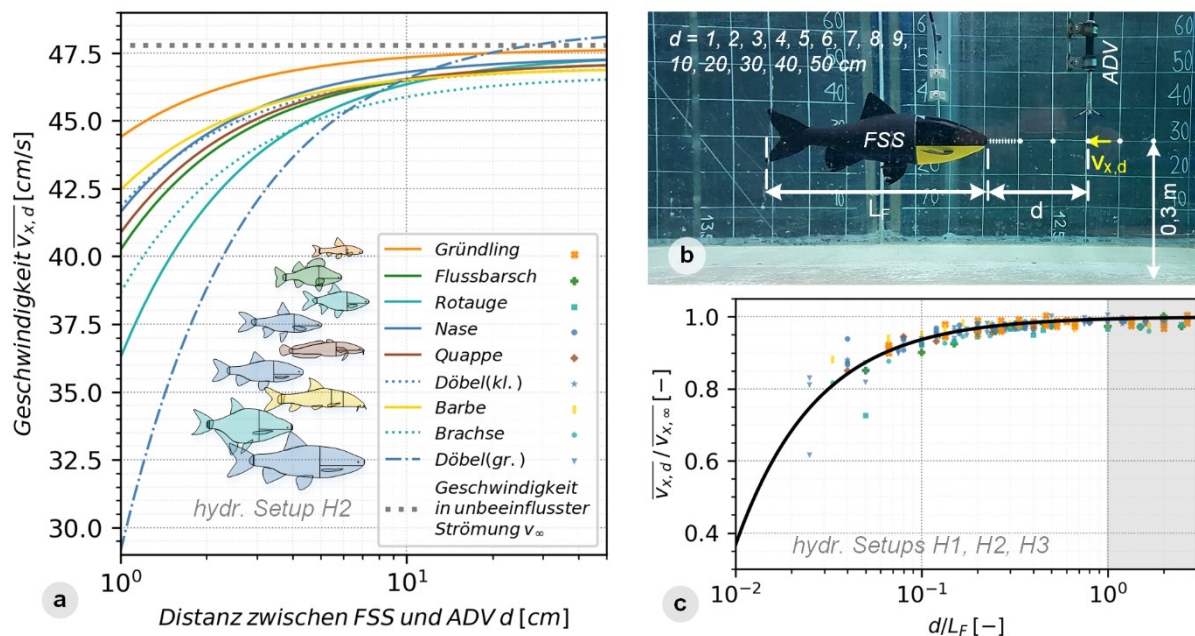


Abbildung 5.1: Geschwindigkeitsreduktion vor der FSS: (a) absoluter Geschwindigkeitsverlauf vor verschiedenen FSS für das hydraulische Setup H2; (b) Darstellung des Setups (siehe auch Abschnitt 4.3.2); (c) normalisiertes Geschwindigkeitsprofil für alle hydraulischen Setups (entsprechend Gleichung 5.1)

Die Gleichung wurde zur Validierung außerdem auf die ungestörten (ohne FSS) stationären Rastermessungen angewendet und der gestörten Rastermessung (mit FSS) gegenübergestellt. Es zeigte sich, dass durch die Anwendung der Gleichung auf die Rastermessungen eine gute Übereinstimmung mit den Messergebnissen vorliegt (siehe Anhang A.4). Auch ein Vergleich mit den Ergebnissen von Stewart et al. (2014) bekräftigte den Verlauf der Korrekturfunktion. Es bestätigt sich deutlich die erwartete Reduktion der Geschwindigkeit mit abnehmendem Abstand zwischen Messvolumen und fischförmiger Sonde.

In der beschriebenen Untersuchung wurde jedoch lediglich die Geschwindigkeit stromaufwärts des Fisches betrachtet, nicht aber die Daten der in den FSS verbauten Drucksensoren. Daher

werden im Folgenden weitere Analysen angestellt, um den Zusammenhang zwischen Geschwindigkeits- und Druckdaten zu betrachten. Zu diesem Zweck wird auf die in Abschnitt 3.2.4 bereits vorgestellten Korrelationsfunktionen zurückgegriffen.

Da mit der FSS und dem ADV sowohl der Druck an der Sonde (drei Sensoren) als auch die Geschwindigkeit (in drei Komponenten) in verschiedenen Abständen zeitsynchron gemessen wurden, können diese Daten auf unterschiedlichste Weise miteinander korreliert werden. Konkret werden dabei (Orts-Zeit-)Kreuzkorrelationsfunktionen betrachtet, da es sich um zwei simultane, jedoch unabhängig voneinander aufgezeichnete Signale handelt, deren zeitliche und räumliche Verschiebung untersucht wird.

Korrelation zwischen dem Druck p_c und der Geschwindigkeitskomponente v_x

Zunächst erfolgt die Gegenüberstellung der Daten des am Kopf der Sonde befindlichen mittleren Drucksensors mit der x-Komponente der Geschwindigkeit, da beide Größen in x-Richtung auf einer Achse liegen. Das wesentliche Prinzip verdeutlicht **Abbildung 5.2**.

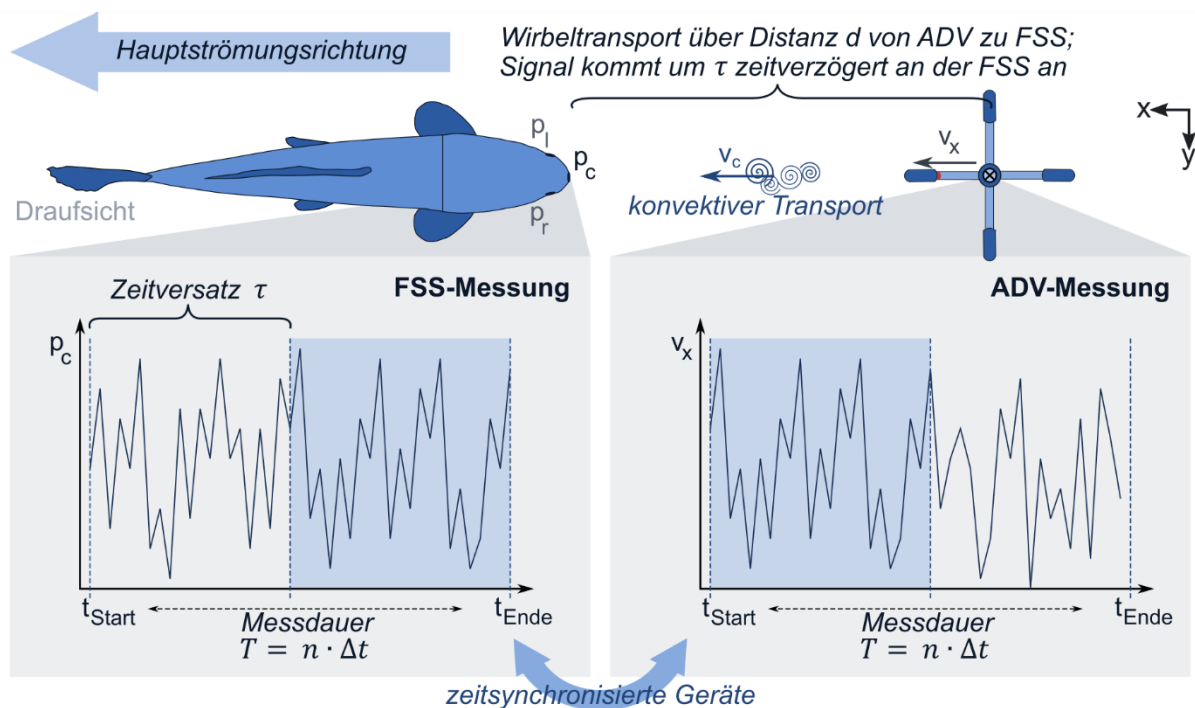


Abbildung 5.2: Konvektiver Signaltransport zwischen ADV und FSS: Die Strömung verläuft hier von rechts nach links, sodass das aus turbulenten Fluktuationen bestehende Signal (gleicher Signalabschnitt blau hinterlegt) zunächst das ADV und um den Zeitversatz τ später die FSS passiert.

Die Abbildung zeigt den konvektiven Wirbeltransport (siehe auch Abschnitt 3.2.4) entlang der Hauptströmung. Das lokale, durch turbulente Fluktuationen geprägte Signal passiert folglich zunächst das ADV und erreicht um einen Zeitversatz τ später die FSS. Dieser Zeitversatz kann mithilfe der Kreuzkorrelationsfunktion bestimmt werden, bei der die Zeitreihen in festen Zeitschritten zueinander verschoben werden und der zugehörige Korrelationskoeffizient r bestimmt wird. Beim Auftreten des globalen Maximums r_{\max} besitzen die Zeitreihen der beiden Messgeräte die beste Übereinstimmung und es wird angenommen, dass das Signal den Zeitversatz $\tau(r_{\max})$ benötigt hat, um den Abstand d zwischen den Messgeräten zurückzulegen. Bei der Anwendung auf die vorliegenden Daten sind die Maxima deutlich zu erkennen, wie **Abbildung 5.3** zeigt. Eine Übersicht der Ergebnisse weiterer FSS ist in Anhang A.5 zu finden.

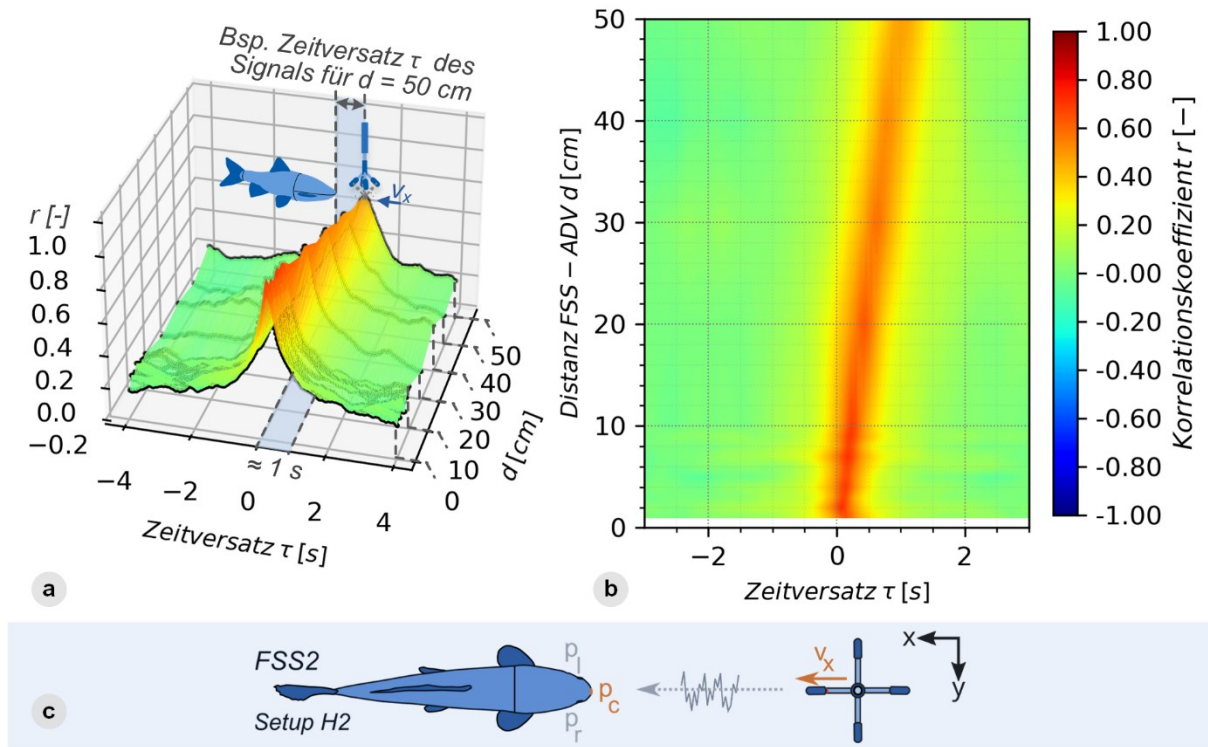


Abbildung 5.3: Kreuzkorrelationen zwischen den ADV-Geschwindigkeitsdaten in x-Richtung (v_x) und den FSS-Druckdaten des mittleren Sensors (p_c) beispielhaft für die Gründling-Sonde (FSS2): (a) dreidimensionale Darstellung der Korrelationen mit Andeutung des Zeitversatzes zwischen ADV und FSS; (b) Konturdarstellung (Draufsicht von (a)); (c) Veranschaulichung der Datengrundlage mit den jeweils korrelierten Parametern in orange-brauner Farbe (wird in den folgenden Abbildungen stets mit dargestellt)

Hierbei fällt die positive Korrelation zwischen den Daten deutlich auf. Aufgrund des angeströmten Fischkörpers findet eine Energieumwandlung statt: die zuvor als „dynamischer Druck“ in der Strömung vorhandene Geschwindigkeit wird am Fischkörper in einen Staudruck, den strömungsmechanischen Druck (siehe Abschnitt 4.2.2 zur Erläuterung der Begriffe), umgewandelt.

Interessant ist, dass trotz der Beeinflussung der Strömung durch den fischförmigen Körper sogar in 50 cm Abstand zur FSS noch Korrelationen in Höhe von 0,5 zu erkennen sind. Entsprechend der Konvention nach Cohen (1988) charakterisieren Korrelationen ab 0,5 bereits einen „starken Zusammenhang“. Somit bleiben bestimmte Strömungsinformationen, die in den turbulenten Fluktuationen enthalten sind, trotz der Energieumwandlung erhalten und mit hoher Wahrscheinlichkeit für den Fisch wahrnehmbar und interpretierbar.

Da der Abstand zwischen den Messgeräten bekannt ist und aus dem Maximum der Korrelationsverläufe der Zeitversatz bestimmt wurde, kann auf die Transportgeschwindigkeit der Wirbel geschlossen werden. Unter der Annahme des Wirbeltransports mit der Hauptströmung kann deren Transportgeschwindigkeit der mittleren Geschwindigkeit in Strömungsrichtung gegenübergestellt werden. In **Abbildung 5.3 a** ist dies bereits beispielhaft erläutert, wobei sich bei einem Abstand $d = 50$ cm und einem Zeitversatz τ von ungefähr einer Sekunde eine über die genannte Strecke gemittelte Transportgeschwindigkeit von 0,5 m/s ergibt. Diese so abgeleitete Pauschalaussage zur Wirbeltransportgeschwindigkeit stimmt damit ungefähr mit der Strömungsgeschwindigkeit des verwendeten Setups H2 (**Tabelle 4.3**) überein.

Der räumlich gemittelte Geschwindigkeitsverlauf wurde sodann für jeden Messpunkt im Abstand d berechnet und den zeitgemittelten Geschwindigkeitsmessungen des ADV in **Abbildung 5.4 b** gegenübergestellt (siehe auch Anhang A.4 für weitere FSS).

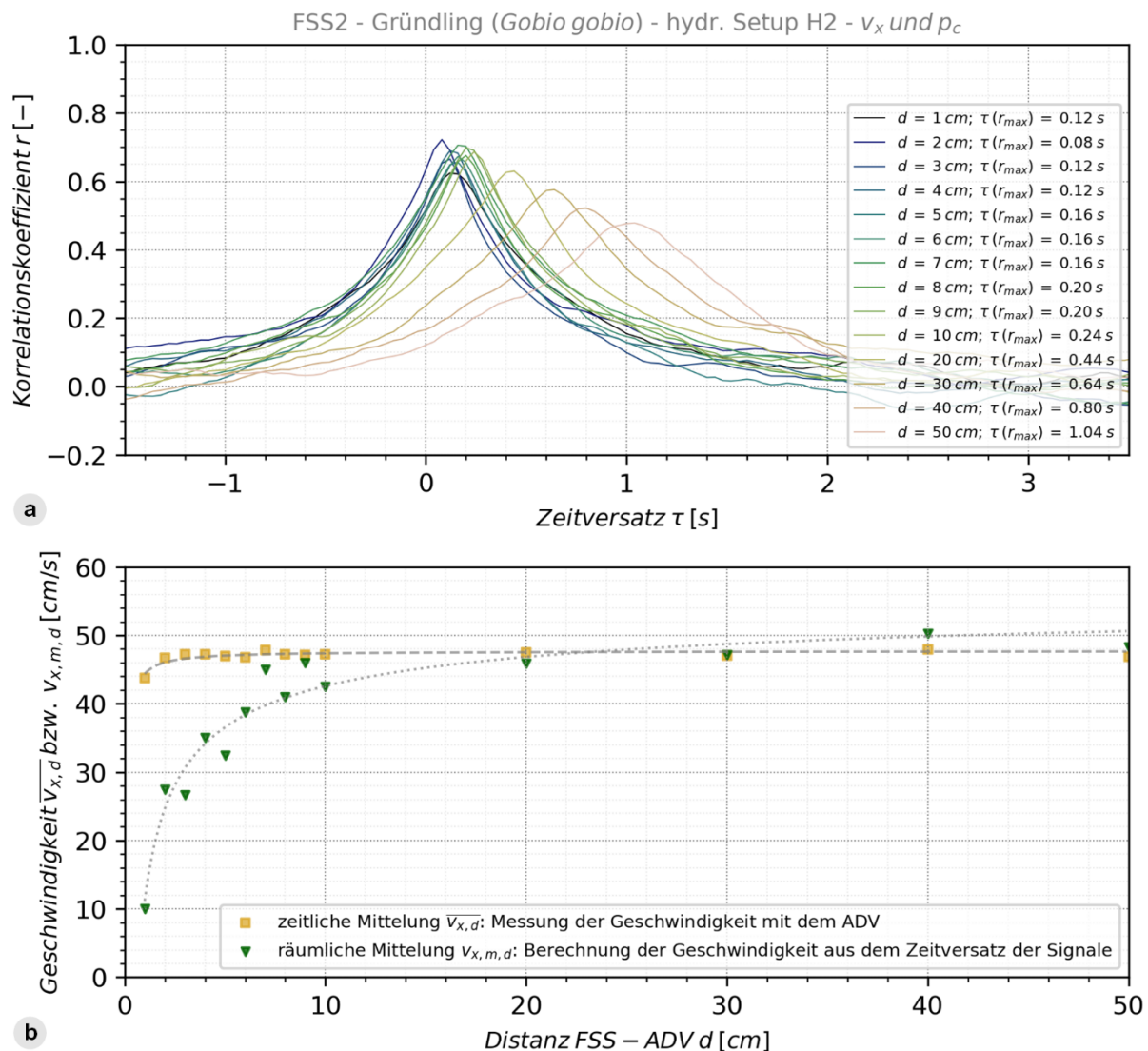


Abbildung 5.4: (a) Kreuzkorrelationsfunktionen für v_x und p_c und (b) die daraus über die zurückgelegte Strecke (räumlich) gemittelten Geschwindigkeiten gegenübergestellt mit den zeitlich gemittelten Geschwindigkeiten der ADV-Messung.

Da das Signal aus turbulenten Schwankungen über die Distanz d bis zur FSS durch die stark abfallende Geschwindigkeit (großer Gradient) ebenfalls abgebremst wird, weichen die Verläufe der räumlich (jeweils über die Distanz d) und zeitlich gemittelten Geschwindigkeiten mit kleiner werdendem d stärker voneinander ab. Der Hauptgrund für die Abweichung ist der zur Wand hin stärker anwachsende Gradient, wie bereits **Abbildung 5.1** zeigte. Obwohl der große wandnahe Gradient auch in die Berechnung der Geschwindigkeiten in größerer Entfernung einfließt, besitzt er dort anteilig an der Strecke einen geringeren Einfluss (hier: Werte ab ca. 20 cm).

Abweichungen der beiden Verläufe zueinander können zusätzlich durch Messungenauigkeiten begründet werden. Ein Grund ist die begrenzte Genauigkeit der Geschwindigkeitsberechnung aus den Korrelationen durch die vorgegebene Abtastrate der Messgeräte. Durch die Abtastrate

sind die Zeitschritte für die Verschiebung der Zeitreihen zueinander vordefiniert und betragen hier 0,04 Sekunden (25 Hz). Bei kleiner werdenden Abständen nimmt der Einfluss dieser Zeitschritte stark zu. Sind weiterhin die Messgeräte nicht genau entlang der Transportpfade der Wirbel positioniert, kann es auch dadurch zu einer Verringerung der Korrelationskoeffizienten kommen. Zu guter Letzt unterliegen auch die ADV-Geschwindigkeitsdaten gewissen Ungenauigkeiten (siehe Abschnitt 4.2.1).

Betrachtet man die Ergebnisse der verschiedenen hydraulischen Setups, zeichnen sich keine wesentlichen Unterschiede im generellen Verlauf der Korrelationsfunktionen oder den daraus ermittelten Geschwindigkeitsprofilen ab. Einzig auffällig ist, dass die Korrelationsverläufe für das Setup H1 ($\approx 0,35$ m/s, **Tabelle 4.3**) einen breiteren und wellenförmigeren Verlauf aufweisen (Anhang A.5). Der wellenförmige Verlauf lässt dabei auf stärkere periodische Strukturen schließen. Ein Grund dafür sind regelmäßige Wirbelablösungen am Einlauf der Laborrinne, die bei niedrigen Reynoldszahlen – hier hervorgerufen durch die niedrigeren Geschwindigkeiten – klarere Strukturen annehmen und bei höheren Reynoldszahlen schneller in kleinere Strukturen zerfallen und damit auf größere Distanzen nicht mehr erkennbar sind. Die Betrachtung der Autokorrelationen (zeitverschobene Korrelation einer Zeitreihe mit sich selbst) der Zeitreihen einzelner Drucksensoren bestätigt dies. Anhang A.6 stellt dies beispielhaft für die Gründling-Sonde (FSS2) dar. Die Ergebnisse zeigen einen cosinusförmigen Verlauf mit einer Periode von circa einer Sekunde (Frequenz von 1 Hz), was auch sehr gut mit dem Peak bei 1 Hz in den verschiedenen FFT-Analysen von Weidler (2021) in derselben Laborrinne übereinstimmt.

Zum Vergleich des Informationstransports zwischen den verschiedenen hydraulischen Setups wurden außerdem die Maxima der einzelnen Distanzen extrahiert und in **Abbildung 5.5** über eine quadratische Funktion angenähert. Dadurch wurde versucht den Punkt zu extrapolieren, an dem die Verläufe eine Korrelation von null erreichen und die Signale folglich komplett dekorrelieren, also keinen Zusammenhang mehr aufweisen. Daraus ergibt sich die Distanz, die das Ursprungssignal benötigt, um sich derart zu verändern, dass es nicht mehr wiedererkannt werden kann.

Entsprechend der Wirbelkaskade zerfallen größere Wirbel in immer kleinere, wobei sie auf den kleinsten Skalen aufgrund der Viskosität des Wassers ihre Energie in Schwingungen des Molekülgitters (Wärme und Schall) dissipieren. Je größer die Strömungsgeschwindigkeit ist, desto kleiner werden die Werte der kleinsten Skalen. Daraus ergibt sich, dass die turbulenten Strukturen bei niedrigen Geschwindigkeiten schneller „gestoppt“ werden (Einfluss der Viskosität steigt) und somit nicht mehr detektierbar sind, während bei hohen Geschwindigkeiten die Trägheit überwiegt und der Zerfall länger in kleinere Strukturen fortschreiten kann.

Außerdem werden Wirbel bei geringen Geschwindigkeiten langsamer transportiert und haben dadurch mehr Zeit sich zu verändern (bspw. durch Wirbelstreckung oder Überlagerungen). Auch wenn die Daten aus statistischer Sicht kaum ausreichend signifikant sind, lässt sich eine Tendenz erkennen, da das Signal bei hohen Geschwindigkeiten über eine größere Strecke (Schnittpunkt mit x-Achse in **Abbildung 5.5**) transportiert wird. Zukünftig sollten daher noch weitere Untersuchungen angestellt werden, um zum einen den quadratischen Verlauf der Maxima und zum anderen den Einfluss der verschiedenen Geschwindigkeiten auf den räumlichen Signaltransport zu überprüfen.

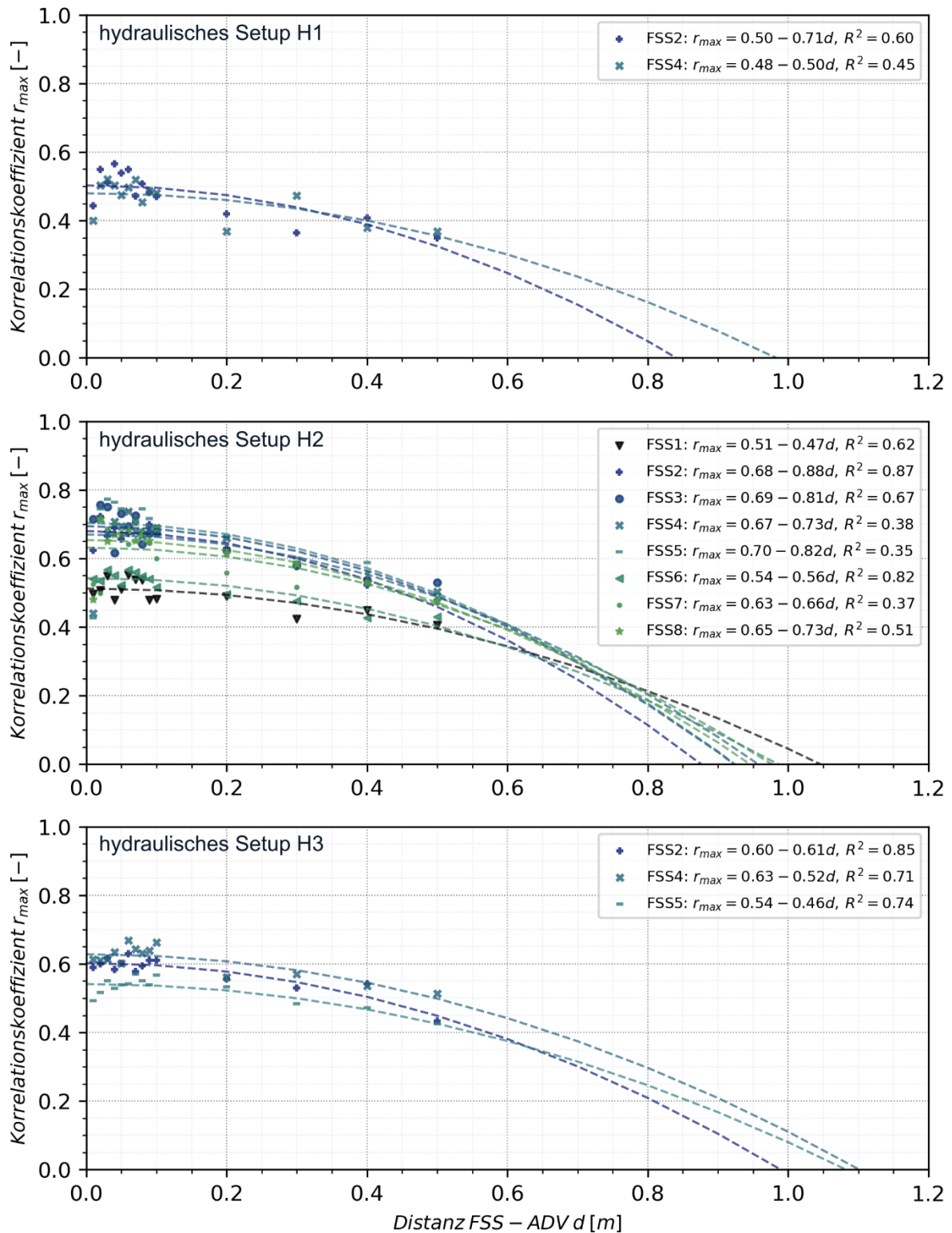


Abbildung 5.5: Übersicht der Maxima der Korrelationsfunktionen sowie parabelförmige Extrapolation der Daten aufgetragen über die Entfernung zur Nasenspitze bzw. zum mittigen Drucksensor der FSS; Gleichungen sowie das Bestimmtheitsmaß sind in der Legende zu finden. Die fehlerhaften Messungen der defekten FSS (siehe Anhang A.5) sind nicht mit abgebildet.

Im Wesentlichen lässt sich aus den Daten Folgendes ableiten:

- Trotz der gestörten Strömung durch den fischförmigen Körper erreichen den Fisch entfernte Strömungsinformationen in Form turbulenter Schwankungen;
- Zum einen bekräftigen die Daten die Taylorhypothese, da ein Teil der turbulenten Wirbelstrukturen erhalten bleibt, zum anderen zeigt sich aber auch, dass sie sich mit zunehmender Entfernung immer stärker verändern (zerfallen und dissipieren). Dies bestätigt die beschränkte Anwendbarkeit von Taylors Gesetz;
- Über größere Entfernungen kann bei gleichförmiger Bewegung ggf. überschlägig aus den Korrelationen auf die mittlere Transportgeschwindigkeit geschlossen werden, die eine gute Übereinstimmung mit der mittleren Geschwindigkeit zeigt;
- Trotz der unterschiedlichen Messprinzipien (akustisch und piezoresistiv) sowie auch der unterschiedlichen Feldgrößen (Geschwindigkeit und Druck) zeigt sich eine überraschend gute Korrelation zwischen den Daten;
- Wiederkehrende, periodische Strukturen sind in den Daten vorrangig bei geringeren Geschwindigkeiten deutlich erkennbar. Fraglich ist noch, ob und wie dies auch durch einen lebenden Fisch detektierbar ist.

Korrelation zwischen den Druckdaten p_l , p_r und der Geschwindigkeitskomponente v_x

Während der mittlere Drucksensor den direkten Staudruck wiedergibt, werden die zuvor betrachteten Fluktuationen in x-Richtung der Strömung an den seitlichen Drucksensoren der FSS vorbeitransportiert. Aus diesem Grund stellt sich die Frage, ob zwischen dem allseitig, ungerichtet wirkenden Druck, der von den seitlichen Sensoren aufgezeichnet wird, und der x-Komponente der Geschwindigkeit ein Zusammenhang zu beobachten ist. **Abbildung 5.6** zeigt für den linken Drucksensor deutlich, dass dies hier *nicht* der Fall ist. Auch für den rechten Drucksensor ergibt sich ein ähnliches Bild, ebenso wie für alle anderen Fischesinnessonden.

Es kann anhand der vorliegenden Daten also *kein* direkter Zusammenhang zwischen der x-Komponente der Geschwindigkeit und dem an den seitlichen Drucksensoren gemessenen Druck festgestellt werden. Zwischen den Druckdaten am mittleren und an den seitlichen Sensoren besteht hingegen eine sehr geringe Korrelation (Anhang A.7) und es ist ein leicht periodischer Verlauf ersichtlich. Dies belegt den Transport der Strukturen entlang der Körperoberfläche des Fisches, auch wenn der Fischkörper selbst das Strömungsgeschehen beeinflusst.

Auch eine Korrelation mit dem Betrag des resultierenden Geschwindigkeitsvektors zeigt das gleiche Bild, was bei der Dominanz der x-Geschwindigkeitskomponente nicht verwundert. Basierend auf den Ergebnissen wird an dieser Stelle geschlossen:

Werden die Beschränkungen durch die Messtechnik in Form der Sensibilität der Druckaufnahme sowie der Abtastrate vernachlässigt, kann die Aussage getroffen werden, dass die seitlich am FSS-Körper gemessenen Fluktuationen des Drucks keinen deutlichen Zusammenhang mit den parallel zum Fischkörper verlaufenden Geschwindigkeitsfluktuationen besitzen und diese daher eine andere Ursache haben müssen.

Aufgrund dieser Hypothese wurden im nächsten Schritt Korrelationen zwischen den seitlichen Sensoren und der y-Geschwindigkeitskomponente (senkrecht zur Wand der Laborrinne) durchgeführt.

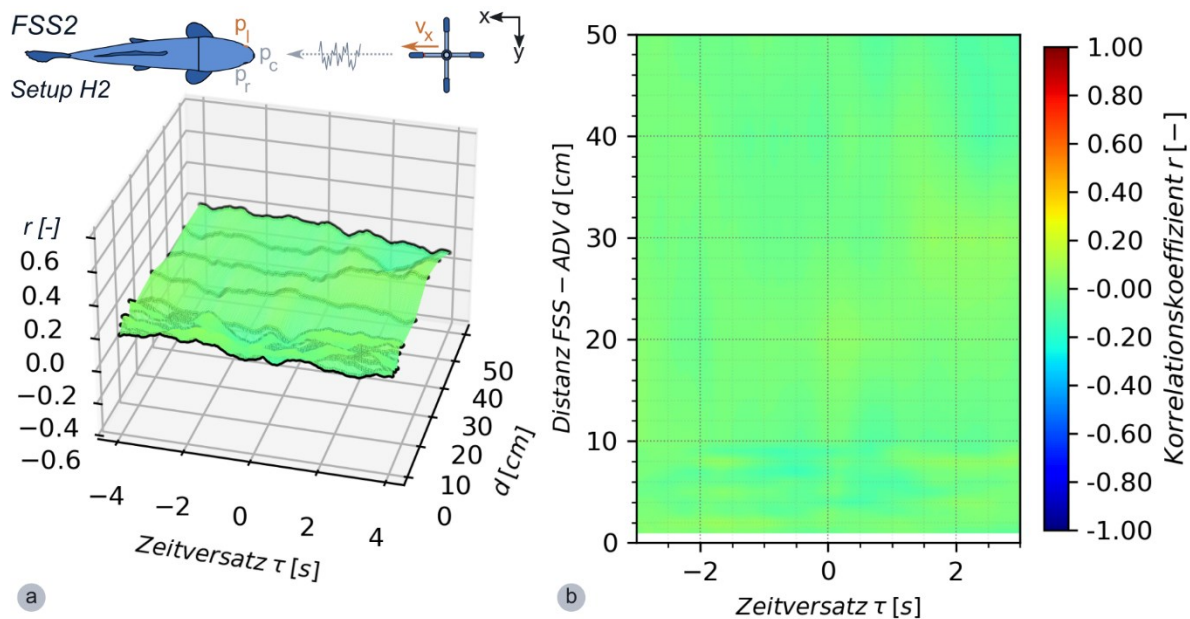


Abbildung 5.6: Kreuzkorrelationen zwischen den ADV-Geschwindigkeitsdaten in x-Richtung (v_x) und den FSS-Druckdaten des linken Sensors (p_l) der FSS2: (a) dreidimensionale Darstellung der Korrelationen in verschiedenen Abständen d ; (b) zweidimensionale Konturdarstellung

Korrelation zwischen den Druckdaten p_l , p_r und der Geschwindigkeitskomponente v_y

Die Korrelationen der seitlichen Druckdaten mit der y-Komponente der Geschwindigkeit zeigen im Gegensatz zu dem zuvor betrachteten Fall ein eindeutiges Bild. Mit dem linken Drucksensor ergibt sich ein positiver und mit dem rechten Drucksensor ein negativer Zusammenhang (**Abbildung 5.7** und **Abbildung 5.8** für FSS2; in Anhang A.8 für weitere FSS⁵¹). In diesen Fällen wird außerdem deutlich, dass die Orientierung des Koordinatensystems bei der Korrelation eine Rolle spielt. Als Ursache der Korrelation zeigt sich:

- Ist die y-Geschwindigkeitskomponente unmittelbar auf den Drucksensor gerichtet, findet (wie auch im Fall von v_x und p_c) eine Umwandlung der Geschwindigkeit in einen Druck (Staudruck) statt, welcher wiederum vom Sensor detektiert wird. Da die positive Richtung der y-Komponente nach hier vorgenommener Definition auf den linken Sensor zeigt, bedeutet dies, mit steigendem v_y steigt auch p_l (positive Korrelation);
- Ist die y-Geschwindigkeitskomponente hingegen vom Körper weggerichtet, wie es hier bspw. definitionsgemäß für den rechten Drucksensor der Fall ist, findet ein Sog statt und der Druck am Sensor wird verringert. Dies bedeutet wiederum, mit steigendem v_y sinkt p_r (negative Korrelation).

Wäre das Koordinatensystem bzw. hier konkret die Richtung der y-Komponente genau entgegengesetzt definiert, würde sich folglich für den rechten Drucksensor eine positive und für den linken eine negative Korrelation ergeben.

⁵¹ Einzig die Barben-FSS (FSS3) weicht von den Ergebnissen der anderen Sonden ab. Weitere Informationen dazu sind in Anhang A.9 zu finden.

Der Körper der FSS spielt also auch in senkrechter Richtung zur Längsachse eine Rolle als Geschwindigkeits-Druck-Wandler, wobei die aufgenommenen Druckinformationen einen wesentlich stärkeren Zusammenhang mit der y-Komponente der Geschwindigkeit als mit der x-Komponente besitzen. An dieser Stelle sei auch nochmal deutlich hervorgehoben, dass die Zerlegung des Geschwindigkeitsvektors lediglich ein theoretisches Konstrukt ist. In diesem Zusammenhang ist die Betrachtung nur aufgrund des vorhandenen Fischkörpers und der damit verbundenen Umwandlung von senkrecht zur Oberfläche wirkenden Geschwindigkeitsanteilen in einen Druck sinnvoll.

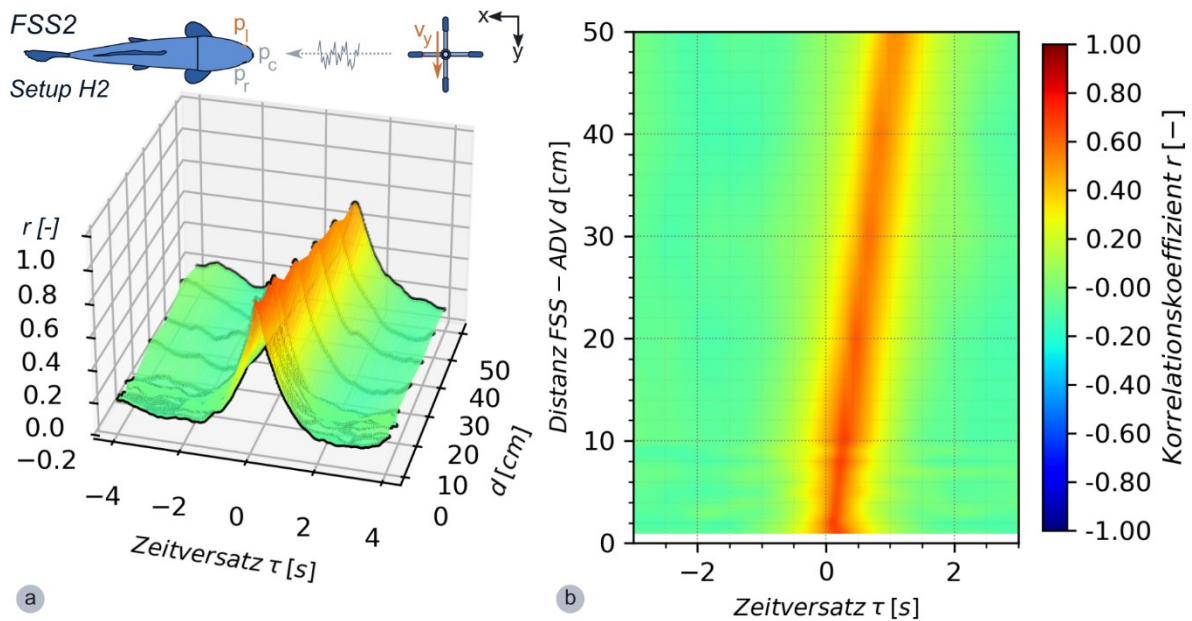


Abbildung 5.7: Kreuzkorrelationen zwischen den ADV-Geschwindigkeitsdaten in y-Richtung (v_y) und den FSS-Druckdaten des linken Sensors (p_l) der FSS2: (a) dreidimensionale Darstellung der Korrelationen in verschiedenen Abständen d ; (b) zweidimensionale Konturdarstellung

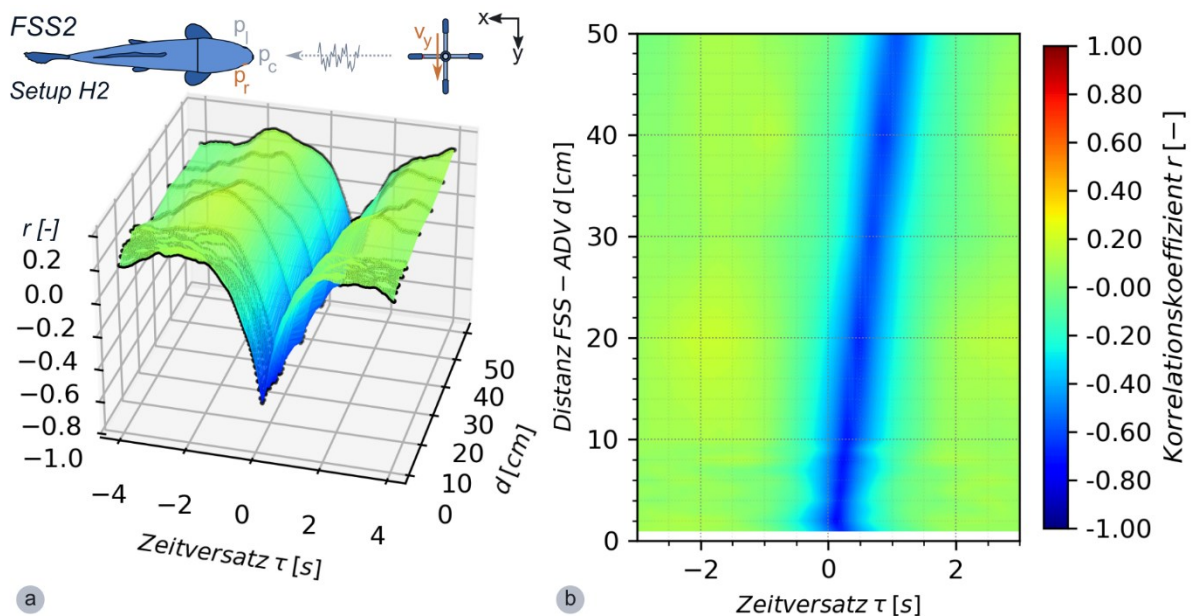


Abbildung 5.8: Kreuzkorrelationen zwischen den ADV-Geschwindigkeitsdaten in y-Richtung (v_y) und den FSS-Druckdaten des rechten Sensors (p_r) der FSS2: (a) dreidimensionale Darstellung der Korrelationen in verschiedenen Abständen d ; (b) zweidimensionale Konturdarstellung

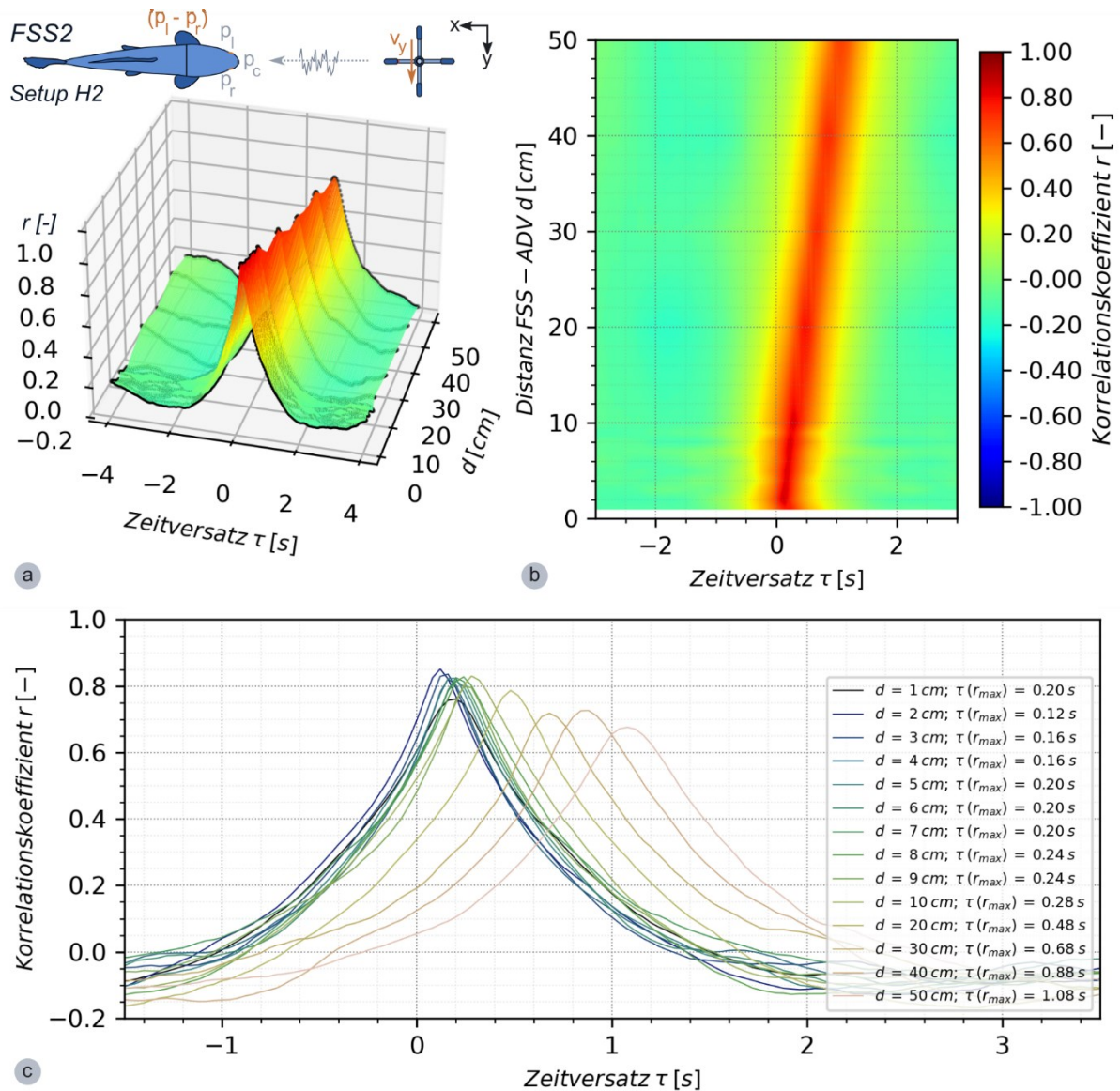


Abbildung 5.9: Kreuzkorrelationen zwischen den ADV-Geschwindigkeitsdaten in y -Richtung (v_y) und dem bilateralen Druckgradienten zwischen dem linken und dem rechten Sensor ($p_l - p_r$) von FSS2: (a) dreidimensionale Darstellung der Korrelationen in verschiedenen Abständen d ; (b) zweidimensionale Konturdarstellung (Draufsicht von (a)); (c) zweidimensionale Frontansicht von (a) zur besseren Identifikation der Maxima

Die Daten verdeutlichen außerdem erneut den konvektiven Wirbeltransport mit der Strömung. Denn die Messungen der y -Geschwindigkeitskomponente wurden stromaufwärts der FSS aufgezeichnet und dennoch korrelieren die Signale. Die turbulenten Schwankungen oder besser Strukturen würden die FSS nicht erreichen und es gäbe keinen feststellbaren Zusammenhang, wenn sie nicht mit der Strömung transportiert werden. In weiteren Untersuchungen kann dahingehend noch geprüft werden, inwieweit das Signal sich auch quer zur Hauptströmung ausbreitet und detektiert werden kann.

Bemerkenswert ist außerdem, dass die Information auf beiden Seiten der FSS trotz der räumlichen Trennung erhalten bleibt und somit auch die Informationen der seitlichen Sensoren miteinander korrelieren. Aufgrund der Zusammenhänge zwischen den seitlichen Sensoren sowie der y -Komponente der Geschwindigkeit ist es naheliegend, dass auch die Differenz aus den

beiden seitlichen Sensoren (bilateraler Druckgradient) ebenfalls mit derselben Komponente korreliert. Da ein auf die Körperoberfläche wirkender Druck eine Kraft darstellt, wurde die Differenz des seitlich angreifenden Drucks so definiert, dass eine positive Kraft in Richtung der positiv definierten y-Achse des Rinnensystems wirkt. Überwiegt also der linke Druck gegenüber dem rechten, ergibt sich ein positiver Wert ($p_l - p_r$). Anhand von **Abbildung 5.9** wird deutlich, dass der Zusammenhang zwischen der Druckdifferenz und der y-Komponente der Geschwindigkeit sogar noch deutlicher ausgeprägt ist.

Zukünftig sollte noch geprüft werden, ob die Signale der seitlichen Sensoren ebenfalls einen leichten Zeitversatz aufweisen und dadurch die Richtung der Reizquelle identifiziert werden kann. Dafür ist jedoch eine höhere Abtastrate der Sensoren nötig.

Zusammenfassend kann zu diesem Aspekt festgehalten werden:

Die Wirbelstrukturen werden entlang beider Körperflanken transportiert und deren senkrecht auf den Körper wirkenden turbulenten Geschwindigkeitsanteile wirken sich als instationäre Druckschwankungen aus, die gemessen werden können.

Daran anknüpfend wurde der Druckgradient zwischen den Seiten der Sonde genauer untersucht, der auch in anderer Fachliteratur mehrfach betrachtet wurde (z.B. Colvert und Kanso 2016; Ristroph et al. 2015; Venturelli et al. 2012).

5.1.2 Bivariate Regression gemittelter ADV- und FSS-Daten

In den obigen Beschreibungen wurden nur die momentanen Geschwindigkeits- und Druckdaten eines Signals miteinander korreliert, bei denen die genaue zeitliche Abfolge der Informationen zur Interpretation relevant ist. Demgegenüber geben die zeitgemittelten Daten eher Auskunft über das grundlegende Strömungsgeschehen und die mittleren Kräfte, die auf einen in der Strömung platzierten Körper wirken. Um diese Daten zu analysieren, bieten sich die vorgenommenen Rastermessungen an, die aufgrund ihrer räumlichen Verteilung im Untersuchungsgebiet ein großes Portfolio an verschiedenen Geschwindigkeiten liefern. Zusätzlich liegen für die Rastermessungen Daten mit unterschiedlicher Schrägstellung des fischförmigen Messkörpers vor.

Da sich aus den vorherigen Analysen der bilaterale Druckgradient zwischen den seitlichen Sensoren als derjenige Parameter herausgestellt hat, der sehr gut mit der y-Komponente der Geschwindigkeit korreliert, wird dieser im Folgenden als gemittelter Wert genauer betrachtet. Der Vorteil dabei ist, dass sich der hydrostatische Druckanteil herauskürzt⁵², da er aufgrund der auf gleicher Höhe angeordneten Drucksensoren in beiden Datenreihen annähernd in gleichem Anteil vorhanden ist. Da es sich um Absolutdrucksensoren mit einem leichten Bias handelt, wurde außerdem der mittlere Atmosphärendruck aus den Zeitreihen entfernt (**Gleichung 5.2** und **5.3**, siehe außerdem Abschnitt 4.2.2).

⁵² Es wurde ebenfalls versucht den hydrostatischen Anteil durch separate Messung der Wasserspiegelschwankungen mittels eines Ultraschall-Distanzsensors (UDS) zu bestimmen und mit den Druckdaten zu verrechnen, was sich jedoch nicht als zielführend bzw. sehr ungenau herausgestellt hat.

$$\overline{p_{atm,c/l/r}} = \frac{1}{2} \left(\frac{1}{n} \cdot \sum_{i=1}^n p_{atm,c/l/r,1,i} + \frac{1}{n} \cdot \sum_{i=1}^n p_{atm,c/l/r,2,i} \right) \quad 5.2$$

$$\overline{p_{c/l/r}} = \frac{1}{n} \cdot \sum_{i=1}^n p_{abs,c/l/r,i} - \overline{p_{atm,c/l/r}} \quad 5.3$$

$$\Delta \overline{p_{l-r}} = \overline{p_l} - \overline{p_r} \quad 5.4$$

- mit $\overline{p_{atm,c/l/r}}$ = gemittelter Atmosphärendruck – jeweils für mittleren (c), linken (l) und rechten (r) Drucksensor separat [Pa]
- $p_{atm,c/l/r,1/2,i}$ = momentaner Atmosphärendruck als Zeitreihe – jeweils für c, l und r (1 = vor der Messung, 2 = nach der Messung) [Pa]
- $\overline{p_{c/l/r}}$ = gemittelter, relativer Druck mit dem Atmosphärendruck als Referenz [Pa]
- $p_{abs,c/l/r,i}$ = mit der FSS gemessener Absolutdruck als Zeitreihe (strömungsmechanischer Druck) [Pa]
- $\Delta \overline{p_{l-r}}$ = bilateraler Druckgradient zwischen linkem u. rechtem Sensor der FSS [Pa]
- i = Zähler für Elemente der Zeitreihe [-]

Auf die verschiedenen Druckanteile wurde bereits in Abschnitt 4.2.2 genauer eingegangen. Wie dort bereits erläutert wurde, ist die Differenzierung der Anteile nicht ganz einfach. Da die statischen (hydrostatischen und atmosphärischen) Druckanteile mithilfe der obigen Gleichung weitestgehend aus den gemessenen Daten entfernt wurden, beinhaltet der formulierte Druckgradient die Differenz des modifizierten Drucks.

In **Abbildung 5.10** sind zeitgemittelte Werte der Geschwindigkeit und des Druckgradienten gegenübergestellt (für weitere Ergebnisse siehe Anhang A.10). Wie bereits erwähnt, wurden hierfür die Rastermessungen verwendet, die ein größeres Portfolio verschiedener Beträge und Richtungen der Geschwindigkeit bieten. Trifft der Geschwindigkeitsvektor schräg auf den fischförmigen Messkörper, wirkt ein Anteil bzw. eine Komponente des Vektors senkrecht zur Körperachse und bewirkt eine lokale Druckerhöhung, die vom Sensor detektiert wird. Bei Ausrichtung des Fischkörpers entlang der x-Richtung des Laborrinnensystems entspricht der genannte Anteil, aufgrund der Ausrichtung der Sensoren senkrecht zur Längsachse der y-Komponente, der Geschwindigkeit.

Wie die Korrelationen im vorhergehenden Kapitel bereits vermuten lassen, zeigt sich ein linearer Zusammenhang zwischen der y-Komponente der Geschwindigkeit und dem Druckgradienten auch in den zeitgemittelten Daten. Da die Messungen mit den beiden Messgeräten sowohl zeitsynchronisiert als auch unabhängig voneinander durchgeführt wurden, sind beide Ergebnisse in **Abbildung 5.10** dargestellt (unabhängige Messungen: a und b; simultane Messung c und d). Die sehr ähnlichen Verläufe zeigen zum einen, dass die gemittelten Ergebnisse reproduzierbar und charakteristisch für das betrachtete Setup sind. Zum anderen zeigt sich, dass die vor dem Fisch auftretende y-Komponente der Geschwindigkeit vom Fischkörper nicht in gleichem Maße beeinflusst wird wie die x-Komponente (siehe Abschnitt 5.1.1 und Bensing et al. 2022d).

Die Regressionsgeraden verlaufen annähernd durch den Nullpunkt. Sind also die Druckwerte rechts- und linksseitig des Fisches gleich groß, sodass deren Differenz null wird und eine symmetrische Umströmung gegeben ist, ergibt sich hier auch für die y-Komponente ein Wert von

null. Auch die Steigung der verschiedenen Regressionsgeraden liegt überwiegend im Bereich um einen Wert von 0,001 (ein Tausendstel).

Die Ergebnisse (**Abbildung 5.10** und Anhang A.10) zeigen außerdem, dass einzelne Regressionsgeraden voneinander abweichen. Beispielsweise weicht die Steigung von FSS8 in **Abbildung 5.10 d** stark von den anderen Geraden ab. Die Gegenüberstellung mit **Abbildung 5.10 b** deutet darauf hin, dass die Ursache der Abweichung in den gemessenen ADV-Daten liegen muss, da in beiden Diagrammen dieselben Druckdaten, aber unterschiedliche ADV-Daten abgebildet sind. Möglich ist hier beispielsweise eine ungenaue Ausrichtung des ADVs oder dessen ungünstige Positionierung in Bezug zur Sonde.

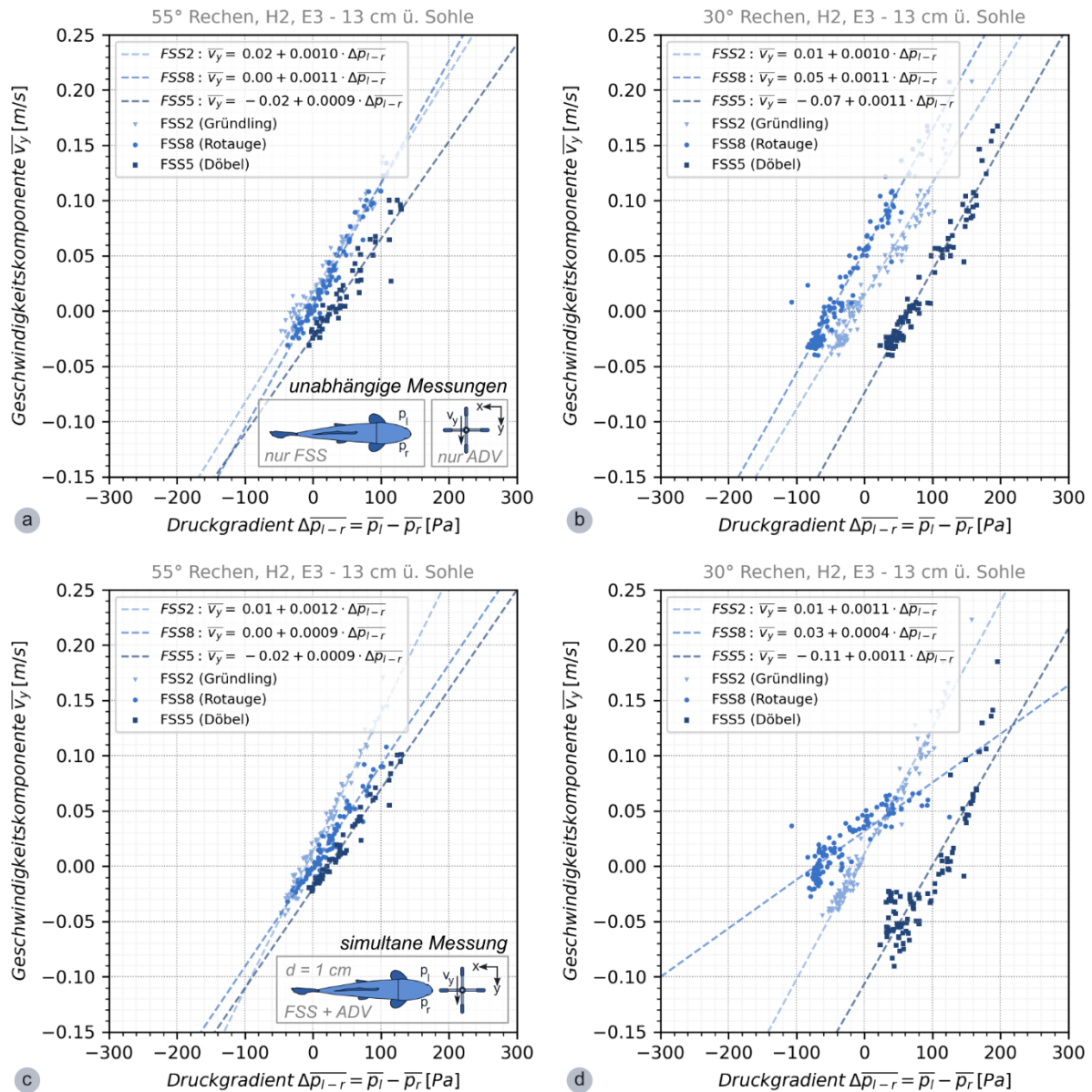


Abbildung 5.10: Regressionsgeraden der zeitgemittelten y-Komponente der Geschwindigkeit in Abhängigkeit von dem zeitgemittelten bilateralen Druckgradienten der FSS; Randbedingungen sind jeweils in und über den Diagrammen genannt/abgebildet und die Sonde war stets positiv rheotaktisch entgegen der x-Koordinatenachse ausgerichtet: (a) und (b) zeigen die Ergebnisse der unabhängigen Messung von FSS und ADV, die zu unterschiedlichen Zeiten getrennt voneinander durchgeführt wurden; (c) und (d) zeigen die Ergebnisse der simultanen Messungen, bei der das ADV 1 cm vor der FSS angeordnet war.

Des Weiteren zeigten einzelne Drucksensoren auch während der Messung zeitweise ein leichtes Bias bzw. eine Drift. Tritt dies auf, kann der Effekt durch das Entfernen des Atmosphärendrucks nicht herausgefiltert werden und führt durch die einseitige Druckveränderung zu einer Verschiebung der Regressionsgeraden entlang der x-Achse (Druckdifferenz). Dadurch ergibt sich ein systematischer Fehler (siehe bspw. Anhang A.10, Ebene E1).

Weitere Fehlerquellen, durch die es zu Abweichungen in den Regressionsgeraden kommen kann, sind im Folgenden genannt:

- Die zeitversetzten Geschwindigkeits- und Druckmessungen wurden nicht exakt an derselben Stelle durchgeführt. Während die in der Strömung transportierte Information (Abschnitt 5.1.1) im Wesentlichen in den Fluktuationen liegt, ist hier die lokale, ortsfeste mittlere Geschwindigkeit relevant, welche nicht transportiert wird. Folglich kann es durch die räumlich versetzte Position zwischen FSS und ADV zu Abweichungen in den Werten kommen.
- Unterschiede zwischen den Sonden können aufgrund ihrer unterschiedlichen Breiten entstehen, wodurch sie am jeweiligen Messpunkt an räumlich leicht voneinander abweichenden Orten messen.
- Neben der bereits erwähnten Positionierung des ADVs, die ungenau sein kann, ist auch die Positionierung der FSS relevant. Durch leicht schräge Ausrichtung verändern sich die Vektorkomponenten der Geschwindigkeit, die senkrecht auf der Fischlängsachse stehen. Dadurch fällt der Druck gegenüber der gemessenen Geschwindigkeit auf der strömungszugewandten Seite zu hoch sowie auf der abgewandten Seite zu gering aus.
- Die Messung in sohlnahen Ebenen ist weiterhin ungenauer, da es aufgrund des akustischen Messprinzips des ADV zu stärkerem Rauschen durch die diffuse Rückstreuung des Signals an der Rinnenwandung kommen kann. Daher liefert Ebene E3 mit dem größten Abstand zur Sohle voraussichtlich die besten Ergebnisse. Ebenso bietet FSS2 als kleinste Sonde ebenfalls die geringste Oberfläche, wodurch das ADV betreffende Störeinflüsse auch hier gegenüber den anderen beiden Sonden geringer ausfallen können (**Abbildung 5.11**).

Die Ergebnisse von FSS2 zeigen den linearen Verlauf am deutlichsten. Dies hebt erneut die mögliche Funktion des Fischkörpers als Geschwindigkeits-Druck-Wandler hervor. Der senkrecht zur Körperoberfläche wirkende Geschwindigkeitsvektor bzw. der daraus resultierende Druck übt eine Kraft auf den Fischkörper aus, welcher der Körper standhalten muss, um die Position zu halten. Die kinetische Energie, die oft als dynamischer Druck beschrieben wird, stellt an der Körperoberfläche folglich einen realen Druck dar. Da die Geschwindigkeit in der Grenzschicht des Körpers nur eine oberflächenparallele Komponente besitzt, wird an dieser Stelle deutlich, wie die Außenströmung die Grenzschicht beeinflusst – sie prägt der Grenzschicht ihren Druck auf. Der aus der Messung resultierende Zusammenhang ist in **Gleichung 5.5** unter Verwendung des dimensionsbehafteten Koeffizienten dargestellt.

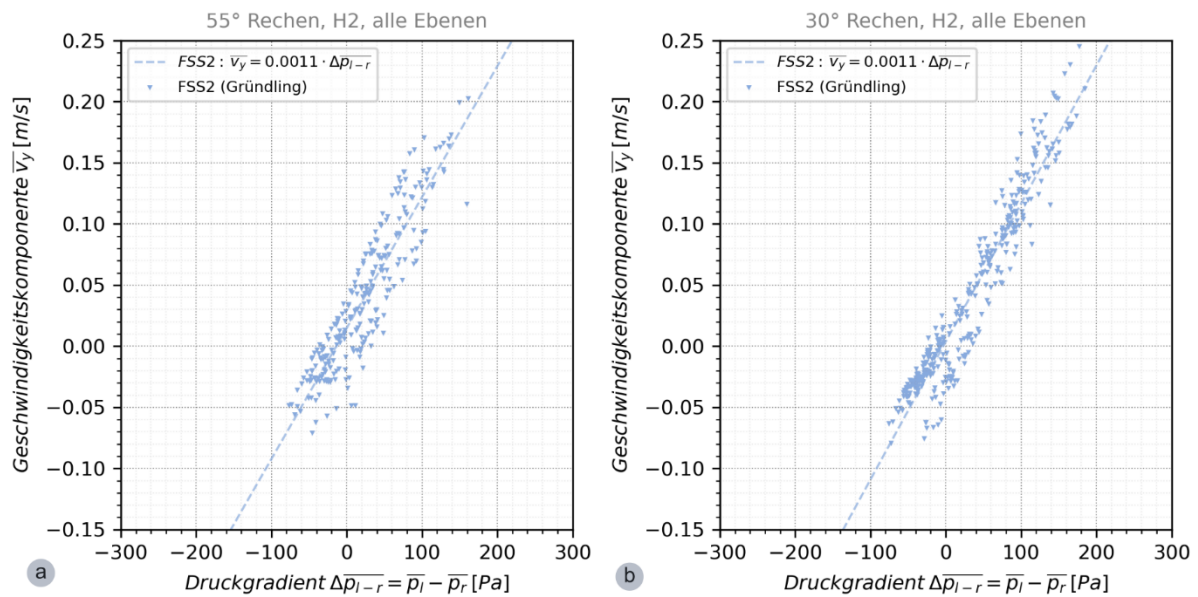


Abbildung 5.11: Zusammenhang des zeitgemittelten bilateralen Druckgradienten und der y-Komponente der Geschwindigkeit der Messungen mit der FSS2 für alle Ebenen für den (a) 55° Rechen mit insgesamt 255 Messpunkten über drei Ebenen und den (b) 30° Rechen mit insgesamt 354 Messpunkten

$$\overline{v}_y = C_{vp} \cdot \overline{\Delta p_{l-r}} \quad 5.5$$

- mit \overline{v}_y = y-Komponente der gemittelten Geschwindigkeit [m/s]
 $\overline{\Delta p_{l-r}}$ = Druckgradient zwischen linkem und rechtem Sensor der FSS [Pa]
 C_{vp} = dimensionsbehafteter Koeffizient, u.a. abhängig von Sensorplatzierung am fischförmigen Messkörper; hier $1, 1 \cdot 10^{-3}$ [m²·s/kg]

An dieser Stelle wäre jedoch grundsätzlich ein quadratischer Zusammenhang zwischen den Größen zu vermuten, der auch aus der Energiebilanz ersichtlich wird. Dies sollte zukünftig mathematisch noch genauer untersucht werden. Denn auch Goulet (2010) beschreibt in ihrem „minimalen Modell“ analytisch, dass die Verteilung der Druckdifferenz entlang der Seitenlinie eine identische Form wie das dort vorliegende Geschwindigkeitsfeld aufweist und damit zwischen beiden eine Proportionalität besteht.

Die Gleichung oder der dimensionsbehaftete Koeffizient C_{vp} sind voraussichtlich von der Sensorplatzierung am Messkörper abhängig. Die Sensoren scheinen an ihrer hier vorliegenden Position nicht von Grenzschichtablösung betroffen zu sein. Bei den hier vorliegenden FSS wurde die seitliche Sensorplatzierung entsprechend den Angaben von Ristroph et al. (2015) so gewählt, dass der Druck dort bei einem Gierwinkel von null den Wert der ungestörten Strömung annimmt (siehe gepunktete, vertikale Linie im vorderen Bereich des umströmten Körpers in **Abbildung 3.14**).

Da obige Ergebnisse nur für einen kleinen Geschwindigkeitsbereich gelten, wurden in einem letzten Schritt zusätzlich die Ergebnisse der Rastermessungen mit schräggestellter Sonde hinzugezogen. Zu diesem Zweck wurde ein Referenzsystem für den Fisch aufgestellt, das eine Bestimmung der Geschwindigkeitskomponenten bezogen auf dieses Koordinatensystem ermöglichte. Die Achsen wurden mit x^* und y^* bezeichnet. Da im Folgenden verschiedene Winkel relevant sind, findet an dieser Stelle deren Definition mit Bezug auf **Abbildung 5.12 b** statt.

- Winkel α des resultierenden Geschwindigkeitsvektors zur Rinnenlängsachse (hier als x-Achse definiert)
- Winkel β der Fischlängsachse zur Rinnenlängsachse, wobei die Ausrichtung mit Kopf entgegen der Strömungsrichtung und parallel zur Rinnenlängsachse (x-Achse) als 0° definiert ist; eine negative Körperdrehung um die z-Achse wird durch positive Winkel beschrieben ($0^\circ < \beta < 180^\circ$) und jene in entgegengesetzter Richtung durch negative ($0^\circ > \beta > -180^\circ$).
- Da das Drehen des Körpers um die vertikale Achse als Gieren bezeichnet wird, wurde in dieser Arbeit der Gierwinkel eingeführt: Gierwinkel γ als Summe aus α und β ; bei paralleler Ausrichtung der FSS zur x-Achse gilt $\beta = 0^\circ$ und damit $\alpha = \gamma$.

Dementsprechend können die vom ADV ausgegebenen Geschwindigkeitskomponenten (mit Bezug auf das Rinnensystem) auf die Komponenten des Referenzsystems Fisch umgerechnet werden. Dadurch wirkt beispielsweise auf die um $\beta = 60^\circ$ gedrehte FSS ein Großteil der vorherigen v_x -Komponente als neue v_{y^*} -Komponente und es kann durch die Nutzung aller Messdaten ein deutlich größerer Geschwindigkeitsbereich abgedeckt werden (**Abbildung 5.12**).

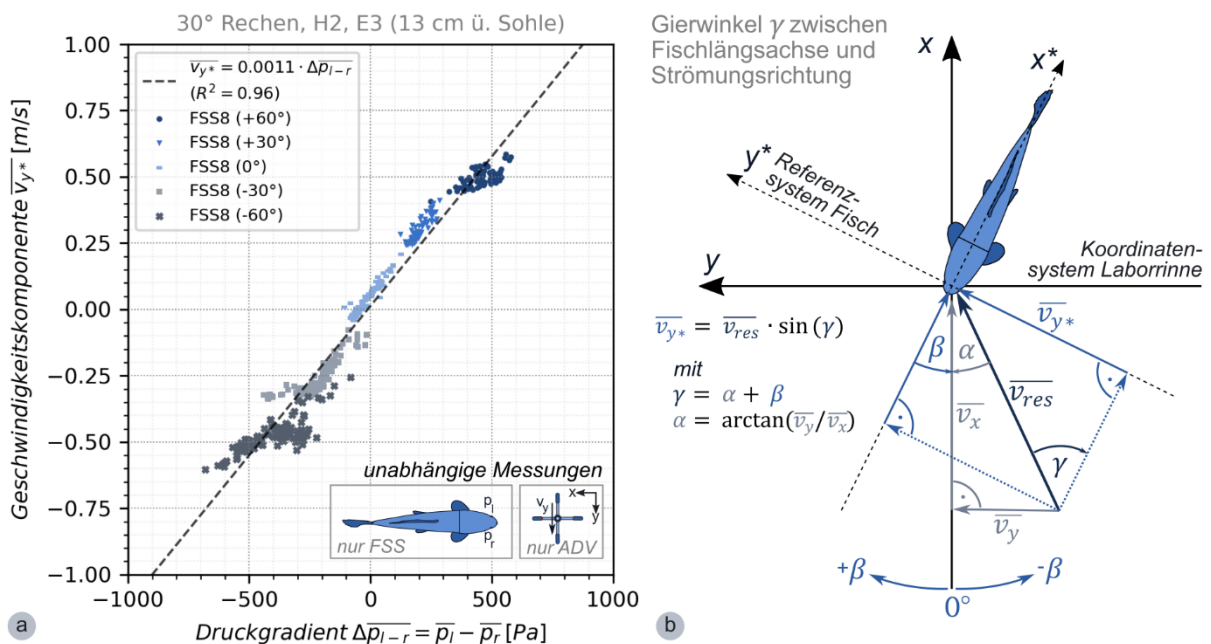


Abbildung 5.12: Linearer Zusammenhang des bilateralen Druckgradienten mit der y-Komponente der Geschwindigkeit für einen größeren Wertebereich: (a) Nutzung der Daten von fünf Messungen (je 114 Messpunkte) mit der FSS8 mit unterschiedlichen Winkeln β zur Rinnenachse und einer unabhängigen ADV-Geschwindigkeitsmessung (insgesamt 570 Datenpunkte); (b) Definition des Gierwinkels und Umrechnung der Geschwindigkeitskomponenten

Zu berücksichtigen ist, dass die Messungen mit größerer Schrägstellung ungenauer werden, da (a) die akkurate Winkeleinstellung schwierig ist, (b) es passieren kann, dass die FSS sich bei zu starkem Strömungsangriff in der Halterung leicht dreht und (c) die größeren Kräfte außerdem zu zusätzlichen Schwingungen der Sonde führen, was die Druckmessung beeinflussen kann. Dennoch zeigen die Ergebnisse auch hier einen linearen Zusammenhang zwischen der quer zur Fischlängsachse wirkenden Geschwindigkeitskomponente v_{y^*} und dem Druckgradienten.

Da weiterhin der Gierwinkel in verschiedenen Quellen diskutiert wird (z.B. Colvert und Kanso 2016; Ristroph et al. 2015), wurde auch dieser Zusammenhang betrachtet und die Ergebnisse mit denen aus der Geschwindigkeitsbetrachtung gegenübergestellt (**Abbildung 5.13**). Ist die FSS entlang der x-Richtung der Laborrinne ausgerichtet, entspricht der Gierwinkel dem Angriffswinkel der resultierenden Geschwindigkeit, sodass er für jeden Messpunkt aus der mit dem ADV gemessenen x- und der y-Komponente der Geschwindigkeit ermittelt werden kann (**Abbildung 5.13 b**).

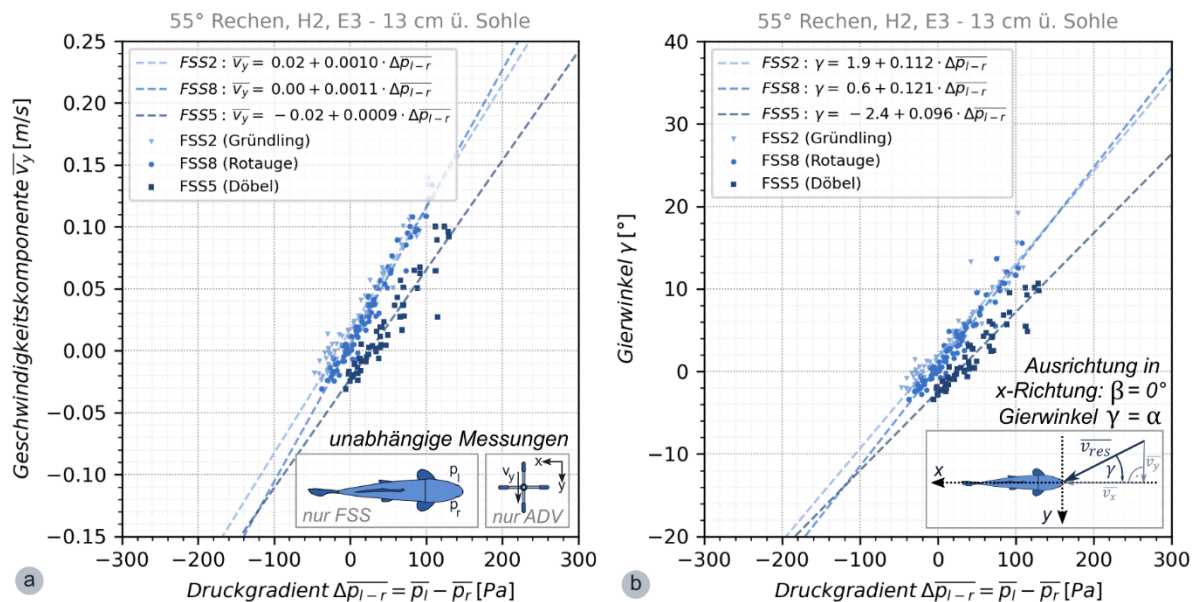


Abbildung 5.13: Gegenüberstellung des Zusammenhangs der y-Geschwindigkeitskomponente (a) und des Gierwinkels (b) mit dem bilateralen Druckgradienten für die Ausrichtung der Sonde in x-Koordinatenrichtung in einem Versuchsset für drei verschiedene Sonden FSS2, FSS8 und FSS5

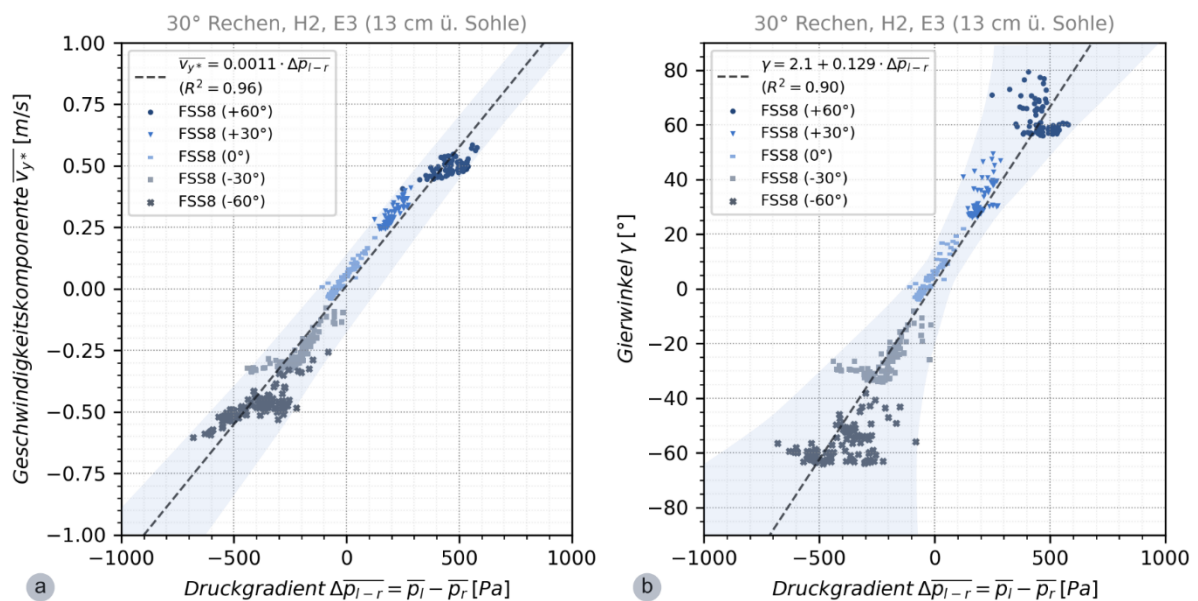


Abbildung 5.14: Gegenüberstellung des Zusammenhangs der y-Geschwindigkeitskomponente (a) und des Gierwinkels (b) mit dem bilateralen Druckgradienten für Messungen mit der FSS8 mit unterschiedlichen Winkeln β zur Rinnenachse (5 mal 114 Messpunkte; inkl. eingezeichneter Hüllkurven)

Es zeigt sich auch hier ein linearer Zusammenhang, jedoch resultiert dieser aus der bereits beschriebenen Beziehung zur y-Geschwindigkeitskomponente, da der Tangens dieser Komponente dem Gierwinkel entspricht. Da die x-Geschwindigkeitskomponente in der Laborrinne dominierend ist und aufgrund des geraden Rinnenverlaufs räumlich annähernd konstant ist (0,4 bis 0,5 m/s, siehe Anhang A.2), geht der Wert näherungsweise als Konstante in die Berechnung des Gierwinkels ein. Dies wird dann offensichtlich, wenn die Rastermessungen mit schräg gestellter FSS hinzugezogen werden, da dort eine größere Variabilität der Geschwindigkeitskomponenten vorliegt. In Abhängigkeit des variablen Wertes v_{x^*} können sich, für einen festen Wert von v_{y^*} , unterschiedliche Winkel ergeben. Deshalb streuen die Ergebnisse mit zunehmender Schrägstellung der FSS immer stärker (**Abbildung 5.14**).

5.1.3 Hydrodynamische Bildgebung

Die hydrodynamische Bildgebung wurde bereits in Abschnitt 3.4.2 erwähnt. Dabei geht es um die Erstellung eines räumlichen Bildes auf Basis hydrodynamischer Einflüsse, die ein Fisch höchstwahrscheinlich mit seiner Seitenlinie wahrnehmen kann (Windsor 2014). Vorrangig wurde dies in Bezug auf blinde Höhlenfische untersucht, da diese sich ohne Augen in ihrer Umgebung orientieren und nach bisherigen Annahmen durch hydrodynamische Einflüsse ein Abbild ihrer unmittelbaren Umgebung erzeugen (ähnlich dem Echo einer Fledermaus). Hofer (1908) formulierte bereits: "Feste Körper werden dagegen bei der Annäherung der Fische vermehrt reflektierter Ströme durch die Seitenorgane »von ferne gefühlt«." Daher steht auch vielfach die selbsterzeugte Strömung im Vordergrund, denn eine Relativbewegung zwischen Fisch und Fluid ist notwendig, um auf Basis der vorliegenden Strömungsgradienten mithilfe der Seitenlinie ein Bild zu erzeugen – z.B. beim Schwimmen im stehenden Wasser, bei der Annäherung an Oberflächen, bei der Verfolgung einer Wirbelfährte oder bei dem erwähnten Erzeugen von Wellen, deren Reflexionen erfasst werden. Gleichzeitig entsteht durch die Körperbewegung jedoch auch Rauschen, was die Wahrnehmung des Signals je nach Stärke des Rauschens maskieren kann.

Da der Fisch in der Regel ständig in Bewegung ist, stellt sich hier die Frage nach der Grenze der hydrodynamischen Bildgebung. Folglich wird die Bezeichnung hier allgemeiner gefasst und für die Identifikation eigen- oder fremderzeugter hydrodynamischer Bilder verwendet.

Ziel war es, auf Basis der aufgezeichneten Strömungssignaturen, eine Aussage über die räumliche Umgebung zu treffen. Im gewählten Setup in der Laborrinne wurde ein Schrägrechen als wasserbauliche Struktur untersucht, wodurch keine vielfältigen Strömungsvariationen vorlagen. Da dessen horizontal verlaufenden Stäbe auf vertikalen Stützkonstruktionen (Rahmen) aufliegen, fand durch diese lokal eine Beeinflussung der Strömung statt. Da bereits während der Tierversuche beobachtet wurde, dass Bereiche vor diesen vertikalen Stützen des Rahmens sowie der sohnahen Schürze von den Tieren öfter aufgesucht wurden, ist die nähere Betrachtung dieser Bereiche von besonderer Bedeutung.

Die Rastermessungen lassen aufgrund ihrer groben Auflösung in 10 cm x 10 cm große Zellen keine Detailinformationen über die Strömungssignaturen unmittelbar vor dem Rechen zu. Deshalb sind zunächst vor allem die bewegten Messungen parallel zum Rechen von Interesse (siehe Beschreibung in Abschnitt 4.3.3). Die Ergebnisse der Auswertung der Druckgradienten in minimalem Abstand zum Rechen (eine Fischlänge; für FSS 2: 15 cm) sind in **Abbildung 5.15** zu

sehen. Dort sind deutliche Schwankungsmuster des Druckgradienten zu erkennen, welche entscheidend durch den Rahmen des Rechens charakterisiert werden. Durch den blockierten Querschnitt teilt sich die Strömung auf, fließt seitlich an den Stützen vorbei und es entstehen unmittelbar oberstromig lokale Druckmaxima. Verläuft die Umströmung symmetrisch, liegt der Druck beidseitig der FSS in derselben Größenordnung vor und der bilaterale Druckgradient wird zu null. Diese Zonen sind in **Abbildung 5.15** anhand der Nulldurchgänge zu erkennen.

Berücksichtigt werden muss jedoch stets, dass die Genauigkeit der aufgenommenen Messungen zukünftig verbessert werden muss. Da der Messaufbau händisch bewegt wurde, ist keine gleichförmige Bewegung garantiert. Dadurch kann es zu Verschiebungen bei der vereinfachten Umrechnung von der zeitlichen auf eine räumliche Skala kommen, sodass die räumliche Verteilung der Nulldurchgänge nicht exakt sein muss.

Eine zusätzliche Sicherheit geben wiederum die unabhängigen Messungen in beide Richtungen (stromabwärts in **Abbildung 5.15 a** und stromaufwärts in **Abbildung 5.15 b**), die einen ähnlichen Verlauf zeigen. Darin wird ebenfalls deutlich, dass das aufgezeichnete Signal bei der Bewegung entgegen der Strömungsrichtung stärkeren Schwankungen unterliegt. Dieses Rauschen kann aus der erhöhten Geschwindigkeit der FSS (bei mitbewegtem Referenzsystem) gegenüber der Strömung resultieren, was wiederum stärkere Schwingungen der Sonde zur Folge hat.

Bei der Betrachtung des Verlaufs können sowohl Bereiche identifiziert werden, in denen der Gradient zum Bypass hin, als auch jene, bei denen der Gradient vom Bypass weg zeigt. Da in den vorherigen Abschnitten darauf eingegangen wurde, dass der Druck und die y-Komponente der Geschwindigkeiten korrelieren, gibt dieser Verlauf womöglich Aufschluss über Geschwindigkeitsanteile, die quer zum Fischkörper wirken und sich dort als Druck bemerkbar machen (der Fischkörper als Geschwindigkeits-Druck-Wandler).

Es zeigt sich also, dass der Rechen ein charakteristisches Strömungsmuster erzeugt, welches von der FSS in unmittelbarer Nähe erfasst werden kann. Aus den Beobachtungen während der Lebendtierversuche zeigte sich verstärkt der Eindruck, dass die Tiere ihre Position häufiger oberstromig der vertikalen Stützen hielten als an anderen Punkten. Dort liegen geringere Strömungsgeschwindigkeiten (siehe **Abbildung 5.19** sowie **Abbildung 4.20**, **Abbildung 4.21** und Anhang A.2) sowie eine Strömungssymmetrie vor. Kann ein hydrodynamisches Bild aus der möglichen hydrodynamischen Wahrnehmung eines Fisches erstellt, also eine Strömungsinformation decodiert, werden, wäre der nächste Schritt die genaue Analyse des Bewegungsverhaltens auf Basis oder als Resultat dieses Bildes.

Da die bewegte Messung in verschiedenen Abständen zum Rechen durchgeführt wurde, kann untersucht werden, wann die Signaturen abschwächen und nicht mehr identifizierbar sind. **Abbildung 5.16** zeigt die Gegenüberstellung.

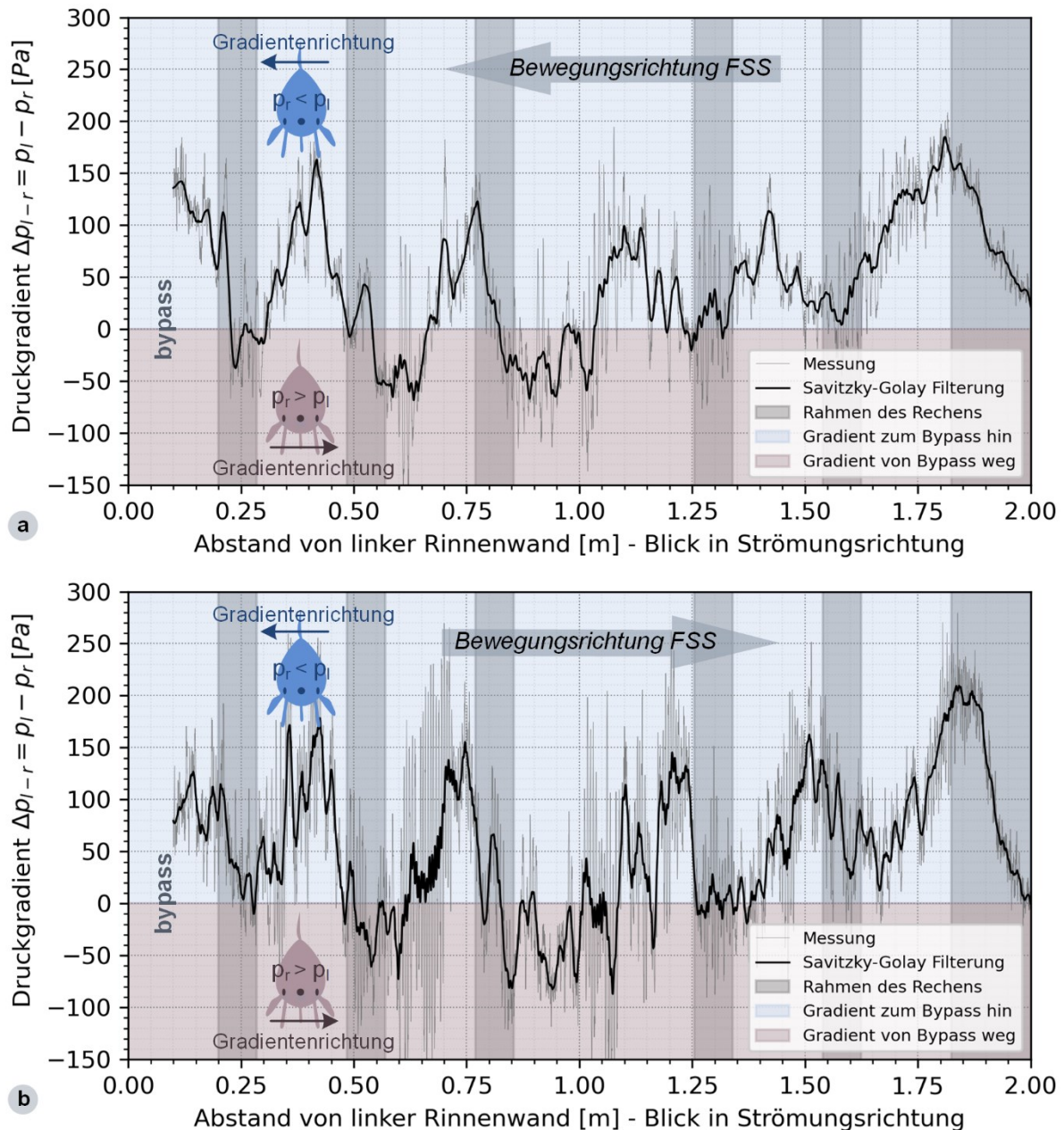


Abbildung 5.15: Verlauf des Druckgradienten parallel zum Schrägwehre 30 cm oberhalb der Sohle und 15 cm oberstromig des Wehres mit der FSS 2 (Blick in Strömungsrichtung) im hydraulischen Setup H2: Der Wehrrahmen wurde durch vertikale, graue Streifen angedeutet. Blaue Bereiche zeigen einen Strömungsgradienten in Richtung des Bypasses ($p_r < p_l$) und rote Bereiche in entgegengesetzter Richtung ($p_r > p_l$). Als Glättungsfilter wurde der Savitzky-Golay-Filter (Fensterweite von 101 Werten, Polynom 3. Grades) eingesetzt und die originalen Messdaten sind als graue Linie im Hintergrund abgebildet: (a) Bewegung der FSS stromabwärts, parallel zum Wehr mit ca. -4 cm/s relativ zum Grund; (b) Bewegung der FSS stromaufwärts, parallel zum Wehr mit ca. +2,5 cm/s relativ zum Grund

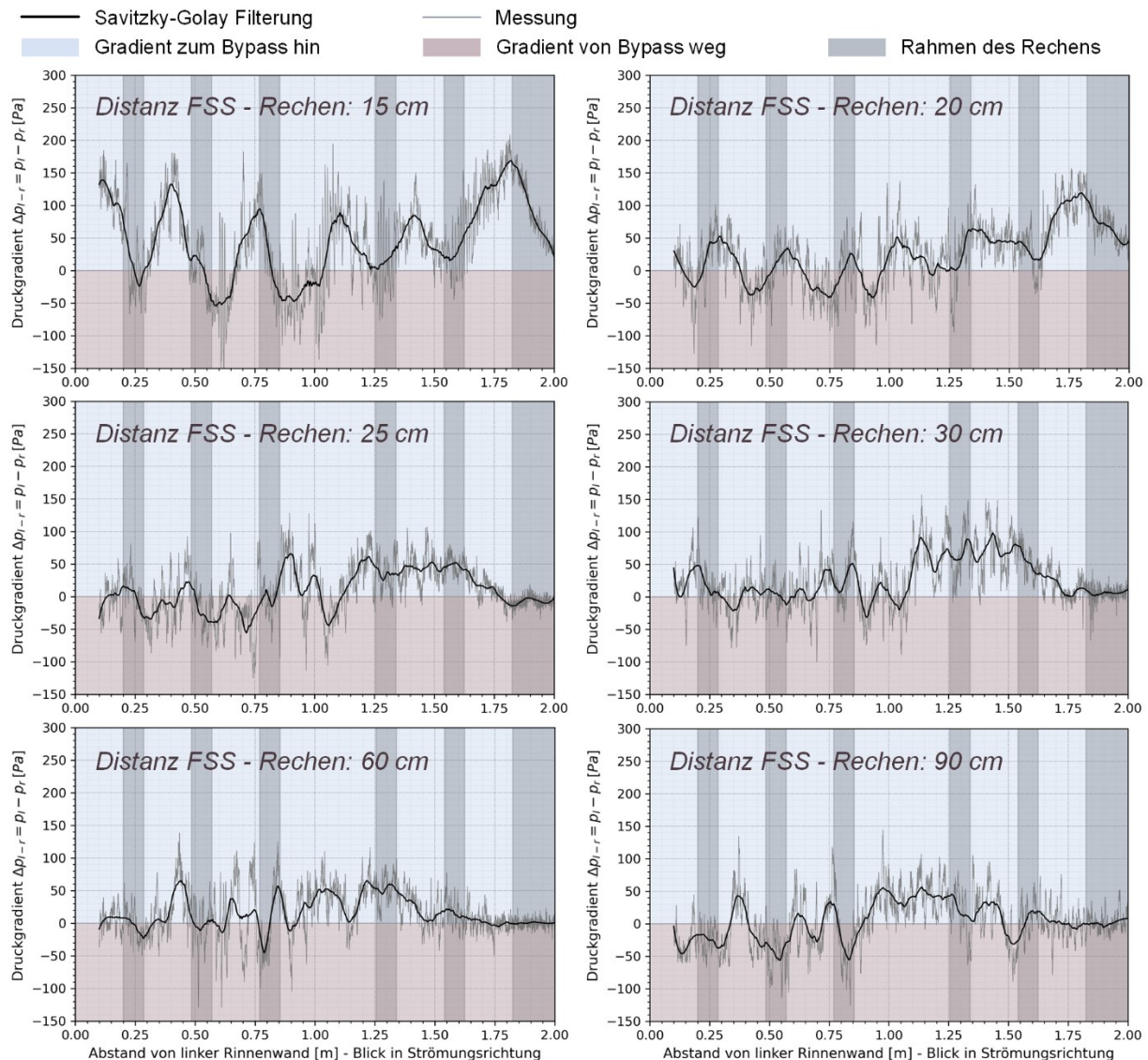


Abbildung 5.16: Verlauf des Druckgradienten mit zunehmendem Abstand (bezogen auf die Entfernung der Drucksensoren im Kopfbereich in x-Richtung) zum Rechen: Für die schwarze Filterlinie wurde eine große Fensterweite von 201 Werten gewählt, um die hohen Frequenzen besser herauszufiltern und den groben Verlauf deutlicher hervorheben zu können. Die Bewegungsrichtung ist bei allen dargestellten Tests stromabwärts.

Die charakteristischen Druckgradienten sind bereits bei einem Abstand von 25 cm nur noch zu erahnen. Lehmann et al. (2016) grenzten in ihren Untersuchungen einen Reaktionsraum oberstromig vor durchströmten Rechen mithilfe eines Richtwertes ab. Dieser Richtwert resultierte aus dem stets dort beobachteten Umkehrverhalten der Tiere. Der Abstand dieses Reaktionsraums vom Rechen konnte mit dem Wert der halben Anströmgeschwindigkeit (nicht dimensionsrein) gut beziffert werden. Im hier vorliegenden Versuch ergibt sich bei einer Anströmgeschwindigkeit von circa 0,5 m/s ein Richtwert für die Grenze des Reaktionsraums von ca. 0,25 m vor dem Rechen. Es zeigt sich dadurch, dass die durch Strukturen erzeugten räumlichen Gradienten des Strömungsfeldes als Anhaltspunkte für die Entfernung zu diesen Strukturen dienen können. Die Wahrnehmungsgrenze, die durch die Sensibilität der Sinnessysteme defi-

niert ist, gilt es dann auf Basis der Fischreaktionen zu identifizieren. An dieser Stelle sind weiterführende systematische Untersuchungen mit einem klar definierten Versuchssetup notwendig.

Durch die Bewegung der FSS selbst wirkt außerdem eine zusätzliche Strömungskomponente auf den Sondenkörper. Dieser Aspekt macht sich in Bezug auf die seitlichen Sensoren bei den in **Abbildung 5.15** dargestellten Ergebnissen nicht ausschlaggebend bemerkbar, womöglich aufgrund des steilen Winkels der Bewegung von 30° sowie der geringen Bewegungsgeschwindigkeit. Die Diagramme für die Bewegung stromauf- und stromabwärts weisen dort einen ähnlichen Verlauf auf. Findet eine schnellere Bewegung statt, wirkt sich dies hingegen deutlich auf die Druckmessung aus, wie an den beiden unabhängigen Messungen in **Abbildung 5.17** zu sehen ist.

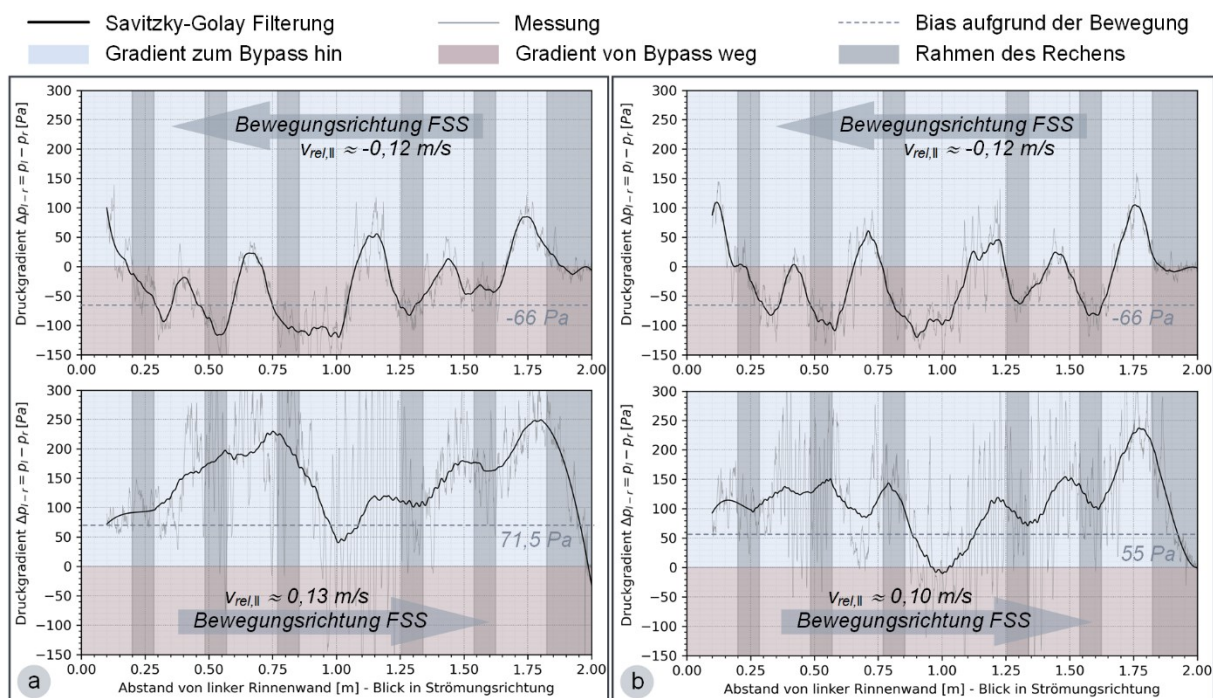


Abbildung 5.17: Gegenüberstellung der Verläufe des bilateralen Druckgradienten bei schnellerer Bewegung (Relativgeschwindigkeit parallel zum Rechen $v_{rel,II}$) von zwei unabhängigen Messungen (a) und (b); die Fensterweite des Filters beinhaltet 101 Werte. Zusätzlich wurde mithilfe der y-Komponente der Bewegungsgeschwindigkeit ($v_{rel,II} \cdot \sin(30^\circ)$) entsprechend Gleichung 5.5 ein angenäherter Bias bestimmt.

Die schräge Bewegung stromabwärts, jedoch parallel zum Rechen, erzeugt einen zusätzlichen Staudruck auf den rechten Sensor. Durch die Erhöhung dieses Druckanteils wird der Verlauf des Gradienten in den negativen Bereich verschoben. Bei der Bewegung stromaufwärts ist der entgegengesetzte Effekt zu beobachten. Wird aus der Geschwindigkeit der stromabwärts gerichteten Relativbewegung (relativ zum Grund bzw. zur Rinnensohle) die y-Komponente bestimmt ($-0,12 \cdot \sin(30^\circ) = -0,06$ m/s) und die **Regressionsgleichung 5.5** zur Bestimmung des Druckgradienten angewendet ($-0,06 \cdot 1,1 \cdot 10^3 = -66$ Pa), ergibt sich ein Wert von 66 Pa. Durch eine Verschiebung der Verläufe in **Abbildung 5.17** (oben) um den aus der Relativbewegung bestimmten Wert von 66 Pa ergibt sich wiederum ein der **Abbildung 5.15** ähnlicher Verlauf.

Daraus wird ersichtlich, dass gerade bei der Bewegung (schräg) mit der Strömung der Verlauf zwar ein Bias aufweist, das grundlegende Signal jedoch erhalten bleibt. Demgegenüber zeigt

sich bei der Bewegung stromaufwärts aufgrund der Erhöhung der Relativgeschwindigkeit zwischen FSS und Rinnensohle (sozusagen der Schwimgeschwindigkeit der FSS) ein noch stärker verrauschtes Signal, auch wenn der grundlegende Verlauf noch erkennbar ist.

Gerade im mittleren Rinnenbereich sind periodisch wirkende Schwingungen des Messwertes um den geglätteten Wert festzustellen. Diese sind voraussichtlich auf die Schwingungen der FSS selbst bei der Bewegung zurückzuführen und können möglicherweise durch die Nutzung des IMU herausgefiltert und entfernt werden. Wie bereits erwähnt, wird das Rauschen, welches durch die eigene Bewegung entsteht, auch in der Literatur oft im Zusammenhang mit der Fischwahrnehmung diskutiert (siehe Abschnitt 2.2.1).

Im Hinblick auf die Bewegung der FSS bei der Messung ist in **Abbildung 5.18** außerdem der Vergleich zwischen den stationären und den bewegten Rastermessungen zu sehen, bei denen trotz der geringen Bewegungsgeschwindigkeit eine zeilenweise Beeinflussung der Messdaten durch die Bewegung der Sonde (siehe **Abbildung 4.14 a**) zu erkennen ist. Ebenfalls zeigen sich im Vergleich mit den stationären, zeitgemittelten Daten verringerte Werte, was unter anderem auch daran liegen kann, dass über eine geringere Anzahl von Werten gemittelt wurde. Für den großräumigen Einsatz der FSS in bewegter Form sollten zukünftig noch weitere Untersuchungen durchgeführt werden, um eine optimierte Datenauswertung bezüglich der Berücksichtigung der Bewegung zu ermöglichen.

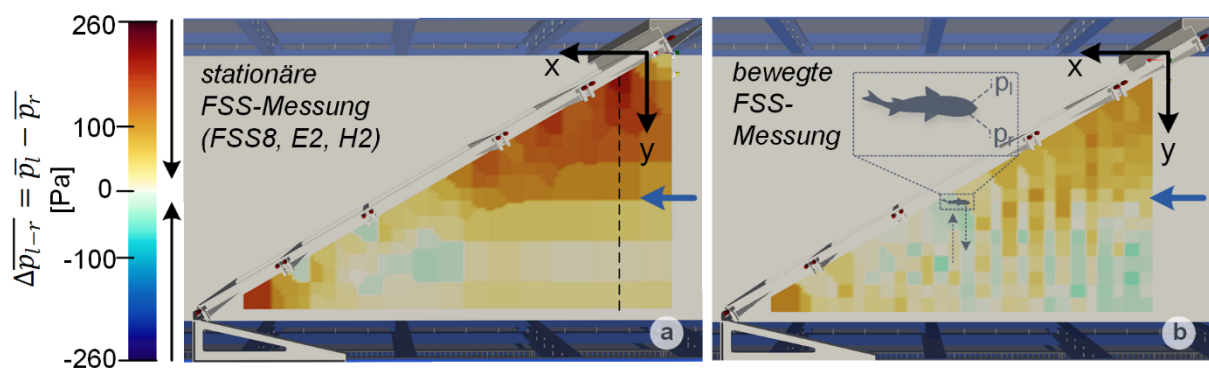


Abbildung 5.18: Messungen mit der FSS 8 in Ebene E2 für das hydraulische Setup H2: (a) Ergebnisse der stationären, zeitgemittelten Rastermessung; die gestrichelte Linie deutet den Bereich an, der aufgrund der begrenzten Reichweite des Messwagens bei der bewegten Messung nicht gemessen werden konnte; (b) Ergebnisse der bewegten, räumlich gemittelten Rastermessung (ca. 9 mm/s), bei der die Messdaten in 10 cm x 10 cm große Zellen eingeteilt wurden (aus Bensing et al. 2022c)

Werden die stationären Messungen vor dem Rechen in der Ebene betrachtet, fällt neben den beschriebenen, lokalen Druckmaxima unmittelbar am Rechen auch der globale Druckabfall in Richtung des Bypasses auf. In **Abbildung 5.19** sind dafür die zwischen linkem und rechtem Drucksensor gemittelten Druckverläufe (keine Gradienten) aufgetragen.

Zur besseren Veranschaulichung wurden sie um den minimalen Wert verschoben (Nullpunktverschiebung). Aufgrund der Geschwindigkeitszunahme zum Bypass hin findet eine Reduktion des Drucks statt, die sich auch in der Abnahme der Wassertiefe über der Rinnensohle widerspiegelt. Dieses Druckgefälle kann zwar ein Fisch womöglich entlang seiner Längsachse wahrnehmen, jedoch aufgrund der geringen Anzahl an Sensoren mit der FSS nicht in derselben Art und Weise erfasst werden.

Die Daten zeigen, dass beim 30° Rechen ein größeres Potential des Druckes sowie höhere Geschwindigkeiten vorliegen und dieser daher die Strömung deutlich stärker beeinflusst als der 55° Rechen. Dies liegt an dem stärkeren Verbau des Querschnitts in Fließrichtung durch den größeren Stützrahmen. Die in **Abbildung 5.19** gewählte dreidimensionale Form der Darstellung der zweidimensionalen Werte ($2d1v$) veranschaulichen das aufgrund des Druckes vorliegende Potential (Lageenergie) ebenso wie dessen Gradienten, die jeweils in Richtung des steilsten Anstiegs verlaufen. Dadurch wird die Wirkung der Druckkraft auf einen Körper oder auch auf die Strömung ersichtlich⁵³.

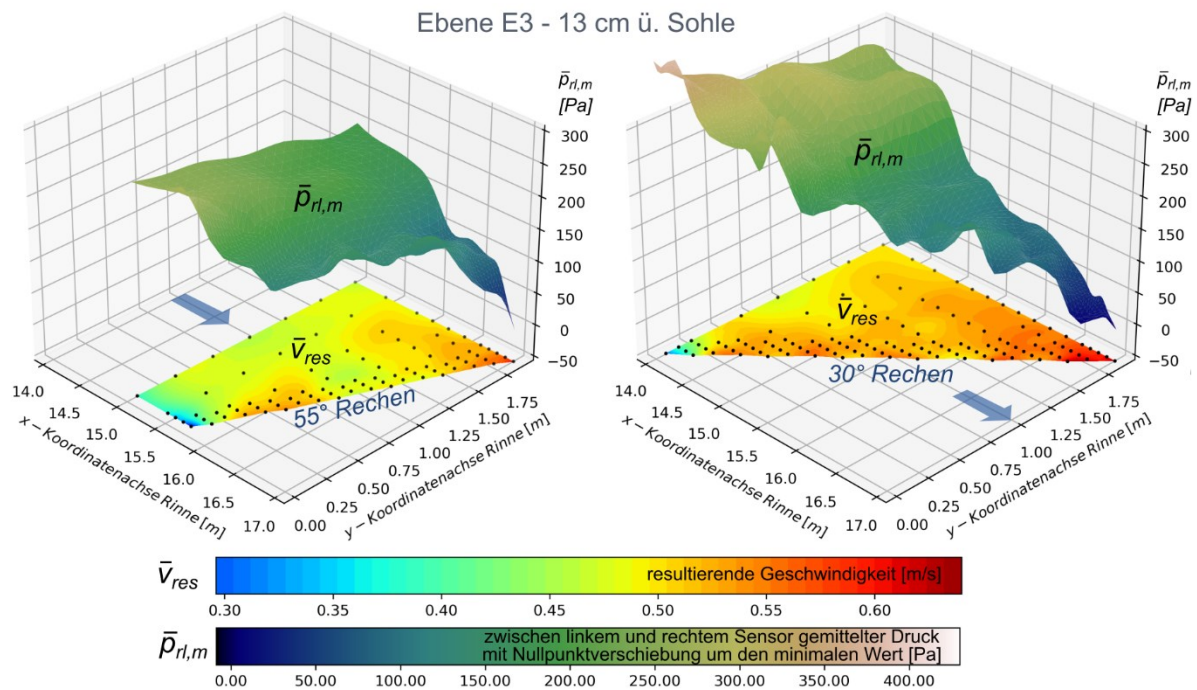


Abbildung 5.19: Gegenüberstellung der gemessenen Druck- und Geschwindigkeitsfelder für den 55° Rechen mit dem 30° Rechen (hydraulisches Setup H2): Die schwarzen Punkte stellen die Messpunkte für Ebene E3 der Messsonde FSS 2 dar, für die bei der stationären Messung zeitgemittelte Werte bestimmt wurden. Während die Geschwindigkeiten in einer Konturdarstellung auf einer Ebene aufgetragen wurden, ist der gemittelte Druck des linken und rechten Sensors nullpunktverschoben als Ebene im Raum abgebildet und zeigt anschaulich das vorhandene Potential.

Zuletzt sei noch auf die Thesis von Weidler (2021) verwiesen, der die Wahrnehmung der Wirbelstraße hinter Zylindern mit dem ersten Prototypen der FSS untersucht hat. Mithilfe der Fast Fourier Transformation konnte er die Frequenz der Wirbel identifizieren, welche mit der zuvor berechneten Frequenz übereinstimmte, die sich in Abhängigkeit von der Reynoldszahl sowie des Zylinderdurchmessers einstellen sollte. Als nächster Schritt ist noch eine geeignete Form der Darstellung erforderlich, um das hydrodynamische Bild für den Betrachter direkt erfassbar zu machen. Die Daten werden zukünftig noch weiter analysiert und ausgearbeitet.

Aus hydromechanischer Sicht können zusammenfassend folgende Punkte genannt werden, die sich als eine Art hydrodynamisches Bild interpretieren lassen:

⁵³ Als Vergleich kann man sich vorstellen, man wäre mit einem Fahrrad auf hügeligem Gelände unterwegs.

- Der Druck fällt global betrachtet zum Bypass hin ab, während die Geschwindigkeit umgekehrt proportional zunimmt (entsprechend der Energieerhaltung).
- Je schräger und damit länger der Rechen ist, desto stärker muss die hinterlegte Stützstruktur sein. Dadurch wird ein größerer Anteil des durchflossenen Querschnitts blockiert und es entstehen bei der Durchströmung aufgrund der Beschleunigung größere Verluste. Um diese Verluste zu kompensieren, wird vor dem Rechen ein ausreichendes Potential benötigt, was sich im Druckanstieg bemerkbar macht. Die Druckdifferenz zwischen Rechenbeginn und Bypass ist daher bei steilerem Rechenwinkel mit größerem Verbauungsgrad größer.
- Der Einfluss des Rechens auf die oberstromigen Drucksignaturen ist für das in diesem Versuch betrachtete Setup bis zu einem Abstand von max. 25 cm vor dem Rechen erkennbar. Welche Parameter diesen Wert genau beeinflussen, sollte noch weiter untersucht werden.
- Unmittelbar vor dem Rechen gibt es lokale Bereiche, in denen der Druckgradient aufgrund der Strömungsbeeinflussung durch die festen Stützstrukturen die Richtung wechselt. Dadurch werden lokale Minima und lokale Maxima erzeugt.

Weiterhin lässt sich bezüglich der FSS, die zum Zwecke der Identifikation hydrodynamischer Bilder eingesetzt wurde, Folgendes zusammenfassen:

- Eine Erkennung von vertikalen Strukturen mit dem bilateralen Druckgradienten ist aufgrund der Strömungssymmetrie bei der Umströmung möglich.
- Die FSS kann sowohl stationär als auch bewegt eingesetzt werden, wobei es bezüglich der bewegten Messung noch weitere Details für den Einsatz, die Filterung sowie die Visualisierung auszuarbeiten gilt.
- Übereinstimmend mit der in der Literatur beschriebenen Wahrnehmung von Fischen zeigt sich auch durch die Bewegung der FSS ein stärkeres Rauschen, wodurch die eigentlichen Signale verändert oder maskiert werden.
- Bei zu schneller Bewegung kommt es zu einem Bias, der mithilfe der Bewegungsgeschwindigkeit und **Gleichung 5.5** überschlägig bestimmt werden kann. Der grundlegende Verlauf des Signals bleibt jedoch erhalten.
- Eine Bewegung mit der Strömung und damit eine Verringerung der Geschwindigkeit beim mit der FSS mitbewegten Referenzsystem verbessert das Signal-Rausch-Verhältnis und führt zu weniger Schwingungen der Sonde.
- Für die Bestimmung des bilateralen Druckgradienten ist grundsätzlich eine Bewegung parallel zur Rinnenwandung bzw. allgemein parallel zur Strömung voraussichtlich zielführender, um die Wirkung einer zusätzlichen Strömungskomponente auf die seitlichen Sensoren zu verringern.
- Das Sensorsystem sollte zukünftig mit Komponenten zur genaueren Positionsbestimmung ergänzt werden, um eine verbesserte und präzisere räumliche Abbildung der Strömungssignaturen zu ermöglichen.

5.1.4 Fischbezogene Diskussion der Messdaten

Da in diesem Abschnitt keine direkte Gegenüberstellung der Ergebnisse der FSS-Messungen mit Fischverhaltensbeobachtungen stattfindet, sind die folgenden Erläuterungen als Interpretationen und Hypothesen zu verstehen. Diese gilt es in weiteren Untersuchungen zu analysieren und zu überprüfen. Hier ist eine klare Abgrenzung zu ethohydraulischen Untersuchungen vorzunehmen, bei denen eine direkte Gegenüberstellung ethologischer und hydromechanischer Parameter notwendig ist.

Der Fischkörper als Geschwindigkeits-Druck-Wandler

Fische bewegen sich in der Strömung, sodass eine bidirektionale Interaktion Strömung-Fischkörper stattfindet. Der Fischkörper selbst dient dabei als Geschwindigkeits-Druck-Wandler. Geschwindigkeitsanteile, die senkrecht auf die Körperoberfläche wirken, werden in einen Druck (Staudruck) umgewandelt. Die Strömung kann nur in paralleler Ebene zur undurchlässigen Körperoberfläche einen Geschwindigkeitsvektor erzeugen und liegt dort folglich zweidimensional vor, während die dritte Komponente sich durch den aufgeprägten Druck, der über die Grenzschichtdicke konstant ist, bemerkbar macht.

Dabei zeigten die durchgeführten Messungen, dass diese senkrechte Komponente eine maßgebende Rolle innehat. Die Kreuzkorrelationen zwischen der x-Komponente der Geschwindigkeit und den Druckdaten ergeben während des konvektiven Transports keinen Zusammenhang, während die y-Komponente der Geschwindigkeit eindeutig mit dem Druck korreliert. Daraus ist zu erkennen, dass die Änderung des parallel verlaufenden Geschwindigkeitsvektors entlang der Fischeoberfläche im Vergleich zur Änderung der oberflächennormalen Komponente (ebenefalls mit Verlauf in paralleler Richtung betrachtet) keinen oder einen wesentlich geringeren Einfluss auf die Druckmessung nimmt. Dies betrifft nicht nur die lokal vorherrschende, zeitlich gemittelte Geschwindigkeit (Abschnitt 5.1.2), sondern auch die Geschwindigkeitsfluktuationen (Abschnitt 5.1.1), die konvektiv transportiert werden und damit Aufschluss über strukturbedingte Wirbel geben.

Die Geschwindigkeitsfluktuationen in tangentialer Ebene zur Körperoberfläche können durch die richtungssensitiven Epidermalneuromasten auf der Haut erfasst werden, die senkrecht zueinander ausgerichtet sind und daher eine zweidimensionale Wahrnehmung ermöglichen. Hierzu haben Chagnaud et al. (2008b) bereits Versuche durchgeführt und konnten basierend auf der Korrelation neuronaler Daten nachweisen, dass der Transport der turbulenten Fluktuationen von den richtungssensitiven Epidermalneuromasten detektiert werden kann. Ebenso wurde der Transport von Geschwindigkeitsfluktuationen entlang der Körperoberfläche messtechnisch nachgewiesen. Die Geschwindigkeitsfluktuationen senkrecht zur Körperoberfläche können wiederum womöglich in Form der Druckschwankungen durch die Kanalneuromasten aufgezeichnet werden.

Die hierzu in dieser Arbeit durchgeführten Analysen sind folglich analog zu den messtechnischen Versuchen von Chagnaud et al. (2008b), nur findet keine neuronale Betrachtung statt und es wird anstatt der Geschwindigkeit und den Epidermalneuromasten der Druck und die Kanalneuromasten untersucht. Es wird an dieser Stelle die *Hypothese* aufgestellt, dass ein Fisch durch die Konfiguration seines Seitenlinienorgans bestehend aus Epidermal- und Kanalneuromasten die Geschwindigkeitsfluktuationen dreidimensional wahrnehmen kann. Zwar beschreiben Chagnaud und Coombs (2014) bereits eine dreidimensionale Wahrnehmung, jedoch

beziehen sie die dritte Dimension auf einen einzelnen, am Kopf (supratemporal) von links nach rechts (lateromedial) verlaufenden Seitenlinienkanal. Sie beschreiben folglich einen globalen dreidimensionalen Gradienten des gesamten Kanalsystems, während die Ergebnisse hier eher auf die lokale Wahrnehmung der Schwankungen des dreidimensionalen Geschwindigkeitsvektors (auch entlang der Flanken) abzielen.

Der in Normalenrichtung zur Fischeoberfläche wirkenden Geschwindigkeitskomponente wird jedoch in vielen Untersuchungen – vor allem bezüglich der Seitenlinie – zu wenig Bedeutung zugesprochen, weshalb diese meist nicht berücksichtigt wird. Dies ist beispielsweise in einigen zweidimensional durchgeführten Untersuchungen oder auch in theoretischen Modellen mit nur ein- oder zweidimensionaler Betrachtung der Eulergleichungen der Fall.

An dieser Stelle sei noch einmal deutlich hervorgehoben, dass Fische zwar den auf ihren Körper wirkenden Druck als Kraft wahrnehmen, die mechanosensorische Seitenlinie jedoch den Druckgradienten zwischen zwei benachbarten Poren des Kanalsystems detektiert, der hier nicht direkt mit der FSS gemessen wurde. Es zeigt sich jedoch, dass die zeitlichen Fluktuationen des Druckes, die mit der y -Geschwindigkeitskomponente einhergehen, auch räumlich entlang des Körpers transportiert werden. Unter Berücksichtigung der Taylorhypothese kann der räumliche Gradient entlang der Seitenlinie dann durch den hier ermittelten, zeitlichen Gradienten an einem Drucksensor angenähert werden.

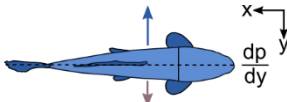
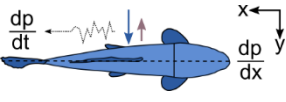
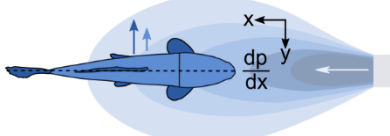
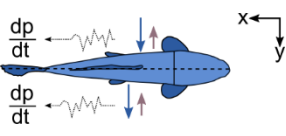
Die Messungen zeigten außerdem, dass die in der turbulenten Strömung vorhandenen Signale konvektiv transportiert werden. Dadurch werden Informationen aus stromaufwärts gelegenen Bereichen bis zu einer gewissen Entfernung für den Fisch wahrnehmbar⁵⁴. Der Fischkörper selbst verzögert zwar die Strömung oberstromig seines Kopfes, beeinflusste aber das Signal nur unwesentlich, wie die guten Korrelationen darlegen. Ebenso war das Signal auf beiden Seiten der FSS detektierbar, sodass ein Transport entlang beider Flanken vorliegt. Auch Goulet (2010) zeigt durch analytische Ansätze einer Dipolströmung, dass der ursprüngliche Druckgradientenverlauf bspw. durch den gebogenen Körper nicht beeinflusst wird, ebenso wenig wie durch eine überlagerte stationäre Strömung. Als stationäre Strömung kann in diesem Fall auch die überlagerte Bewegung der FSS in den Messungen beschrieben werden. Es zeigte sich auch hier, dass die Information über das Gradientenfeld des Rechens trotz der Bewegung detektierbar waren und durch die Bewegung lediglich ein zusätzlicher konstanter Wert des Druckgradienten aufgeprägt wurde.

Basierend auf den obigen Beschreibungen wird in dieser Arbeit bezüglich des wirkenden Drucks eine Einteilung entsprechend **Tabelle 5.1** vorgenommen. In der Literatur wird in Bezug zur Seitenlinie zwar oft zwischen dem stationären (DC) und dem alternierenden (AC) Reiz differenziert, jedoch wird für ersteres meist eine stationäre (keine Änderung mit der Zeit) und vor allem gleichförmige (keine Änderung über den Weg) Geschwindigkeit verwendet. Stationäre Gradientenfelder werden selten in einen Bezug zur Seitenlinie gebracht. Im Rahmen der Ethohydraulik wurden jedoch vereinzelt Untersuchungen zum räumlichen Geschwindigkeitsgradienten angestellt (z.B. Enders et al. 2009; Russon 2011; siehe auch Abschnitt 5.3). Es sollte also klar differenziert werden zwischen dem räumlichen Gradientenfeld, welches stationär auf-

⁵⁴ Den konvektiven Transport nutzen Fische bspw. auch unter Einsatz ihrer Chemorezeptoren bezüglich der „Nahrungslieferung“ mit der Strömung.

grund von Strukturen auftreten und zur Orientierung verwendet werden kann, und den zeitlichen Strömungsgradienten, deren zeitliche Abfolge relevant ist (instationär) und die Informationen über Ereignisse transportieren.

Tabelle 5.1: Gegenüberstellung von gemitteltem Druck mit dessen zeitlichen Fluktuationen und deren möglichen Wirkungen auf einen Fisch; die Begriffe „räumlich“ und „zeitlich“ sind auf das feste Referenzsystem eines äußeren Beobachters bezogen.

	gemitteltes, lokales Druckfeld	zeitliche (konvektive) Druckfluktuationen
Wirkung	Kraft (Widerstand); hydrodynamische Bildgebung anhand des mittleren Strömungsfelds; <i>Relevanz der räumlichen Verteilung</i>	Signal (Information); hydrodynamische Bildgebung als Echo oder Fährte; <i>Relevanz der zeitlichen Abfolge; Frequenzen im Wahrnehmungsbereich der Kanalneuromasten</i>
Gradient	bilateral, zwischen beiden Flanken (räumlich) 	lateral, entlang der Flanke (instationär) 
	lateral, entlang der Flanke (räumlich; stationär, ungleichförmig) 	Signalvergleich bilateral, zwischen beiden Flanken (instationär) 
Sinnesorgan(e)*	Innenohr, mechanosensorische Seitenlinie, Mechanorezeption mit Haut und Flossen	mechanosensorische Seitenlinie, Mechanorezeption mit Flossen
Lokomotion	Einfluss auf Stabilität durch Krafteinwirkung; ein inhomogener Druckverlauf entlang des Körpers erzeugt ein Moment (z.B. bei örtlich fixierten Wirbelstrukturen); Identifikation von Bereichen zur Widerstandsreduktion (z.B. Bereiche mit geringem Druck beim Entraining)	Informationstransport durch Fluktuationen und Anpassung der Bewegung zur Widerstandsreduktion (z.B. bei der Identifikation nutzbarer Wirbelstrukturen); bei zu großen Schwankungen auch Einfluss auf Stabilität
Orientierung	Druckfeld als Feld abgestufter Reizstärke (Gradientenfeld); Rheotaxis	Zielorientierung entsprechend einer Reizquelle (z.B. Beute); Rheotaxis
Propriozeption (Eigenwahrnehmung)	<i>Lage- und Kraftsinn;</i> Lage und Ganzkörperbewegung im Raum (z.B. Drehung)	<i>Bewegungssinn;</i> Noch nicht abschließend geklärt – Wahrnehmung der eigenen Körperbiegung/Muskelaktivierung (Kinästhetik) mit der Seitenlinie ⁵⁵

**Bezieht sich nur auf die direkte Wahrnehmung des hier beschriebenen Reizes; die Wahrnehmung findet jedoch in der Regel multimodal mit mehreren Sinnesorganen statt. Viele Studien zeigen daher, dass beispielsweise der Sehsinn eine wichtige Rolle spielt (z.B. Liao 2006).*

⁵⁵ persönliche Kommunikation mit Paul W. Webb sowie Quelle: Hoagland (1933).

Gierwinkel, Symmetrie und Taxis

Auch wenn der bilaterale Druckgradient nicht auf dieselbe Weise wie der laterale Druckgradient unmittelbar mithilfe der Seitenlinie gemessen wird, sondern sich eher in Form einer Kraft auf den Körper auswirkt, stellen manche Wissenschaftler trotzdem die Vermutung an, dass eine indirekte Messung durch die charakteristischen Signaturen entlang der Flanken in Abhängigkeit des Gierwinkels möglich ist (z.B. Bak-Coleman et al. 2013; Ristroph et al. 2015). Demzufolge müsste eine Identifikation des Gierwinkels bei der Verarbeitung im Zentralnervensystem stattfinden. Auch wenn in Abschnitt 5.1.2 beschrieben wurde, dass eher die y-Geschwindigkeitskomponente und weniger der Gierwinkel einen Zusammenhang mit dem Druckgradienten aufweisen, ist die Identifikation des Gierwinkels unter Einbeziehung der eigenen Schwimgeschwindigkeit möglich und soll daher nicht ausgeschlossen werden. Hoagland (1933) beschrieb bereits mögliche kinästhetische Hinweise, die der Fisch bei seiner Bewegung aufgrund der Wahrnehmung der Druckverteilung entlang des Seitenlinienorgans erlangen kann. Diese sollen gerade im Dunkeln zur Abschätzung der eigenen Geschwindigkeit und der Bewegungsvorgänge in Manövern dienen. Andere Wissenschaftler heben hier vor allem die Bedeutung der Flossen zur Propriozeption und auch Mechanorezeption bei der Druckeinwirkung hervor (Li et al. 2021; Williams et al. 2013).

Bak-Coleman et al. (2013) beschreiben weiterhin, dass eine Schrägstellung unter einem Gierwinkel zur Strömung für den Fisch womöglich auf zwei Arten Informationen liefert: (1) indem die Geschwindigkeit relativ zur Haut des Fisches erhöht wird und (2) indem ein bilateraler Vergleich der Strömungsablösung erfolgt. Durch den Vergleich der Strömungsverhältnisse ober- und unterwasserseitig seines Körpers, kann er womöglich Informationen über die Strömungsrichtung erhalten. Die oberwasserseitige Flanke ist dann verstärkt der Strömung ausgesetzt, während die Wahrnehmung an der unterwasserseitigen Flanke aufgrund einer möglichen Grenzschichtablösung und Wirbelbildung im Strömungsschatten stärker durch Rauschen geprägt ist. Auch Coombs (1999) hebt hervor, dass im zentralen Nervensystem ein bilateraler Vergleich der Seitenlinieninformation stattfindet.

Durch einen von null verschiedenen Gierwinkel liegt eine asymmetrische Umströmung des Fisches vor – Colvert und Kanso (2016) beschreiben es als „Fehlausrichtung/Misalignment“. Diese Schrägausrichtung kann wiederum Informationen über die Umgebung liefern und damit gezielt zur Orientierung genutzt werden. In manchen Untersuchungen wird ein sogenanntes Sweeping⁵⁶-Verhalten beschrieben, bei dem Fische sich in der Strömung gierend hin und her bewegen (z.B. van Trump und McHenry 2013). Da dieses Verhalten bei Deaktivierung der Seitenlinie bei blinden Höhlenfischen nicht mehr auftritt, vermuten Bak-Coleman et al. (2013), dass es ein Abtasten der Umgebung mit der Seitenlinie zur rheotaktischen Ausrichtung darstellt. An dieser Stelle kommen die in Abschnitt 2.3.2 beschriebenen Taxien wieder zum Tragen. Bei der Tropotaxis liegen paarige Sinnesorgane vor. Durch entsprechende Körperdrehung wird versucht ein Erregungsgleichgewicht herbeizuführen, welches wiederum zu einer bezüglich des Reizes symmetrischen Körperausrichtung führt. Soll das Seitenlinienorgan in dieser Art zur rheotaktischen Ausrichtung eingesetzt werden, wird wiederum ein Referenzsystem benötigt, da für diese Art der Wahrnehmung eine relative Bewegung zwischen Wasser und Fischkörper vorliegen muss. Demzufolge könnte das beschriebene Sweeping-Verhalten eher eine Klinotaxis darstellen, bei

⁵⁶ Der Begriff wird im Folgenden als Sweeping-Verhalten ins Deutsche übernommen, da er übersetzt zum einen das Hin- und Her-Bewegen als „Kehren“ und zum anderen das „Durchsuchen“ der Umgebung umfasst. Daher ist das Wort Sweeping an dieser Stelle gut geeignet.

der die Ausrichtung nach dem Reiz im Unisensorenverfahren durch Hin- und Her-Neigen hergestellt und die Umgebung somit „abgetastet“ wird. Der Gierwinkel nimmt dabei mit steigender Geschwindigkeit ab (van Trump und McHenry 2013). Dies kann womöglich dadurch erklärt werden, dass der Fisch mit steigender Geschwindigkeit auch einen steigenden Widerstand erfährt, gegen den er anschwimmen muss. Eine quer auf seinen Körper einwirkende Kraftkomponente kann dabei seine Stabilität beim Schwimmen negativ beeinflussen.

Daraus lässt sich auch schließen, dass die Ausrichtung nach der resultierenden Geschwindigkeit einen für einen Fisch energiesparenden Zustand zum Verharren darstellt, bei der der Strömungswiderstand minimiert wird. Der bilaterale Druckgradient beträgt dann annähernd null und es liegt eine symmetrische Umströmung vor. Diese Symmetrie spielt in der Biologie immer wieder eine Rolle und wurde auch bezüglich bioinspirierter Sensorik bereits mehrfach erwähnt (z.B. Tuhtan et al. 2018). So beschreibt auch Schöne (1983): „Symmetrie wird als eine Art ursprünglicher Zustand angesehen, als Zustand, dem das System auf Grund einer ihm innewohnenden Potenz zwangsläufig zustrebt.“

Zur hydrodynamischen Bildgebung

An dieser Stelle wird zunächst eine Gegenüberstellung verschiedener Begrifflichkeiten vorgenommen, um deren Unterschiede hervorzuheben. Eine Signatur beschreibt dabei allgemein ein Zeichen oder eine charakteristische Unterschrift für eine bestimmte Situation.

- *hydraulische Signatur*: stellt die hydromechanischen Eigenschaften einer untersuchten Situation in Form von Diagrammen oder Bildern quantitativ oder qualitativ dar;
- *hydrodynamische Bildgebung*: erzeugt basierend auf hydromechanischen Parametern ein Abbild der räumlichen, belebten sowie unbelebten Umgebung; ein Fisch kann die durch seine eigene Körperbewegung erzeugte Strömung gezielt zur Detektion einsetzen;
- *ethohydraulische Signatur*: nutzt quantitativ ermittelte, hydraulische Signaturen (Reiz oder Reizkombination) und verknüpft diese mit einer in einem ethohydraulischen Test beobachteten, reproduzierbaren Verhaltensweise (Reaktion).

Eine künstliche, hydrodynamische Bildgebung mithilfe neuer Messtechnik kann folglich dabei helfen einen Eindruck von der möglichen Strömungswahrnehmung von Fischen zu erlangen. Lokal auftretende Maxima des Drucks können dafür als Hinweis auf Strukturen dienen. Wie oben bereits erwähnt, ist es jedoch wichtig zu berücksichtigen, dass Fische nicht den Druck selbst, sondern nur dessen Gradienten wahrnehmen – entweder in Form der auf den Körper wirkenden, resultierenden Kraft oder als Information über die Umgebung (siehe **Tabelle 5.1**).

Es zeigte sich in den vorliegenden Untersuchungen, dass die eher groben vertikalen Rechenstrukturen mithilfe des bilateralen Druckgradienten durch die FSS messbar waren. Da der Gradient oberstromig der Stützen einen Wert von null annimmt, liegt dort eine symmetrische Umströmung der Sonde in ihrer vorliegenden Ausrichtung vor. Gegenüber der FSS, die stets entlang der x-Koordinatenrichtung der Laborrinne ausgerichtet war, kann ein Fisch seine Position in der Strömung jedoch zweckorientiert anpassen, um (1) eine Strömungssymmetrie zum Halten seiner Position zu nutzen (z.B. durch Bow-riding, siehe **Abbildung 2.26**) oder (2) eine Strömungsasymmetrie zur energiesparenden Bewegung einzusetzen (z.B. beim Gieren und Nicken, siehe **Abbildung 2.26**). Die Bewegung und die Ausrichtung der Fische (Lokomotion) sind folglich bei der ethohydraulischen Analyse von Bedeutung.

Neben der Strömungssymmetrie liegen vor den Stützen aufgrund der Energieumwandlung außerdem reduzierte Geschwindigkeiten vor. Da die vom Fisch zu erbringende Leistung (Energie pro Zeit) physikalisch dem Widerstand multipliziert mit der Geschwindigkeit entspricht, geht die Geschwindigkeit als Parameter in der dritten Potenz ein. Zonen mit verminderter Geschwindigkeit können daher bevorzugt zum energiesparenden Verharren genutzt werden, was sie folglich neben der dort vorliegenden Symmetrie zusätzlich attraktiv für das Bow-riding macht.

Das rezeptive Feld eines Fisches ist der ihn umgebende dreidimensionale Raum, innerhalb dessen Signale vom Fisch erfasst werden können, und wurde in der Literatur unter verschiedenen Begriffen erwähnt: z.B. *receptive field* (Wootton 1990), *reactive field* (Dill 1974), *reactive distances* (Coombs 1999), *sensory ovoid* (Goodwin et al. 2006), *mechanosensory field of detection* (MFoD, Kerr et al. 2016) und *active space of hydrodynamic reception* (Bleckmann 1994)⁵⁷. Daher wird er in dieser Arbeit konkret dem Raum zugeordnet, innerhalb dessen hydrodynamische Bildgebung möglich ist. Nicht ganz klar ist, ob beispielsweise die Strömungs- bzw. Schwimmgeschwindigkeit das rezeptive Feld beeinflusst. In der Literatur wird die Reichweite oft mit ein bis zwei Fischlängen im Nahfeld des Tieres angegeben (z.B. Coombs 1999; Denton und Gray 1988; Sichert et al. 2009). In den vorliegenden Untersuchungen zum Geschwindigkeitsprofil vor dem Fisch zeigte sich anhand der Korrekturfunktion ebenfalls, dass die Beeinflussung der Strömung sich im Abstand von einer Fischlänge auf weniger als 1% der ungestörten Geschwindigkeit verringert (siehe Anhang A.4, Seite 342). Dies zeigt einen möglichen Zusammenhang zwischen der Beeinflussung der Strömung durch den Fischkörper und dem rezeptiven Feld (siehe auch Abschnitt 5.3.1).

Zum Gierverhalten an Rechen

Die destabilisierende, also quer zur Schwimmrichtung wirkende Kraftkomponente kann wie oben beschrieben auch für bestimmte Verhaltensmuster bzw. Schwimmmarten genutzt werden. So zum Beispiel für das Gieren entlang der Rechenfläche. Da das Gieren eher ein Entlanggleiten parallel zur Rechenfläche mit verringerter Körperbewegung darstellt, ist es auch möglich, dass hierbei eine verbesserte Wahrnehmung mit dem Seitenlinienorgan vorliegt. Denn durch die undulierende Bewegung von Körper und Schwanzflosse entsteht ein selbstgeneriertes Rauschen (Windsor 2014). Dieses Rauschen konnte auch in den Messungen mit der FSS beobachtet werden. Verstärkte Schwingungen der Sonde zeigen deutliche, überlagerte Schwankungen in der Druckmessung, wenn auch das grundsätzliche Signal erhalten bleibt (vgl. **Abbildung 5.17**). Durch das Mitbewegen mit der Strömung wird weiterhin die Schwimmgeschwindigkeit verringert, was gegenüber dem Schwimmen stromaufwärts ebenfalls zur Verminderung des Rauschens führt. Daraus kann womöglich die *Hypothese* abgeleitet werden, dass ein Wechselspiel aus stromabwärts Gieren und stromaufwärts Schwimmen der Erkundung mit verbesserter sensorischer Leistung dient.

Anhand der Ergebnisse lässt sich auch die mögliche Leitwirkung von Rechen diskutieren, die in der Literatur meist mit einer tangential zum Rechen wirkenden Geschwindigkeitskomponente in Verbindung gebracht wird. Ohne die Möglichkeit einer Leitwirkung selbst in Frage zu stellen,

⁵⁷ Als englische Bezeichnung wird im Folgenden *receptive field* verwendet: wegen seiner Kürze, da es speziell auf die Rezeption eingeht und da es gleichzeitig auch das durch die Relativbewegung zur Strömung erzeugte und ihn umgebende Druckfeld benennt. Ggf. kann die von Bleckmann (1994) gewählte Ergänzung *hydrodynamic* hinzugefügt werden, um darauf einzugehen, dass hier auf das rezeptive Feld hydrodynamischer Reize fokussiert wird.

wird die genannte Begründung an dieser Stelle nicht unterstützt. Lehmann (2019) führte bereits an, dass die Zerlegung des Geschwindigkeitsvektors in eine zur Rechenfläche tangentiale und normale Komponente lediglich ein theoretisches Konstrukt ist. Dass sich die resultierenden Geschwindigkeitsvektoren sogar unmittelbar vor dem Rechen eher normal zu den Stäben einstellen und diese umströmen, zeigt die Strömungsvisualisierung mit der Fadenharve in **Abbildung 5.20 a**. Wie obige Erläuterungen zeigen, muss hingegen vielmehr die auf den Fischkörper wirkende Kraft berücksichtigt werden. Ist der auf den Fischkörper wirkende Druck bzw. die Druckkraft senkrecht zur Fischeoberfläche auf beiden Seiten gleich groß, erfährt der Körper keine laterale resultierende Kraft. Wird jedoch durch Körperschrägstellung zum Geschwindigkeitsvektor eine Asymmetrie erzeugt, überwiegt der Druck und damit die Druckkraft auf einer Seite und der Körper bewegt sich entlang der Rechenfläche. Dies zeigen auch die Ergebnisse des bilateralen Druckgradienten in **Abbildung 5.15**, indem dort auch Bereiche identifiziert werden konnten, bei denen der Druckgradient bei Körperausrichtung in x-Koordinatenrichtung der Laborrinne vom Bypass weg zeigt (rote Bereiche mit negativem Druckgradienten). Es folgt daraus, dass nicht die theoretische Aufteilung der Geschwindigkeit am Rechen relevant ist, sondern vielmehr der Fischkörper selbst, dessen Ausrichtung zum Strömungsvektor und damit der Gierwinkel entscheidend sind (**Abbildung 5.20**). Der genaue Auslöser für die Einstellung eines bestimmten Gierwinkels durch den Fisch ist jedoch noch nicht ausreichend untersucht und kann sowohl von den geometrischen Strukturen als auch der vorliegenden, hydraulischen Signatur abhängen.

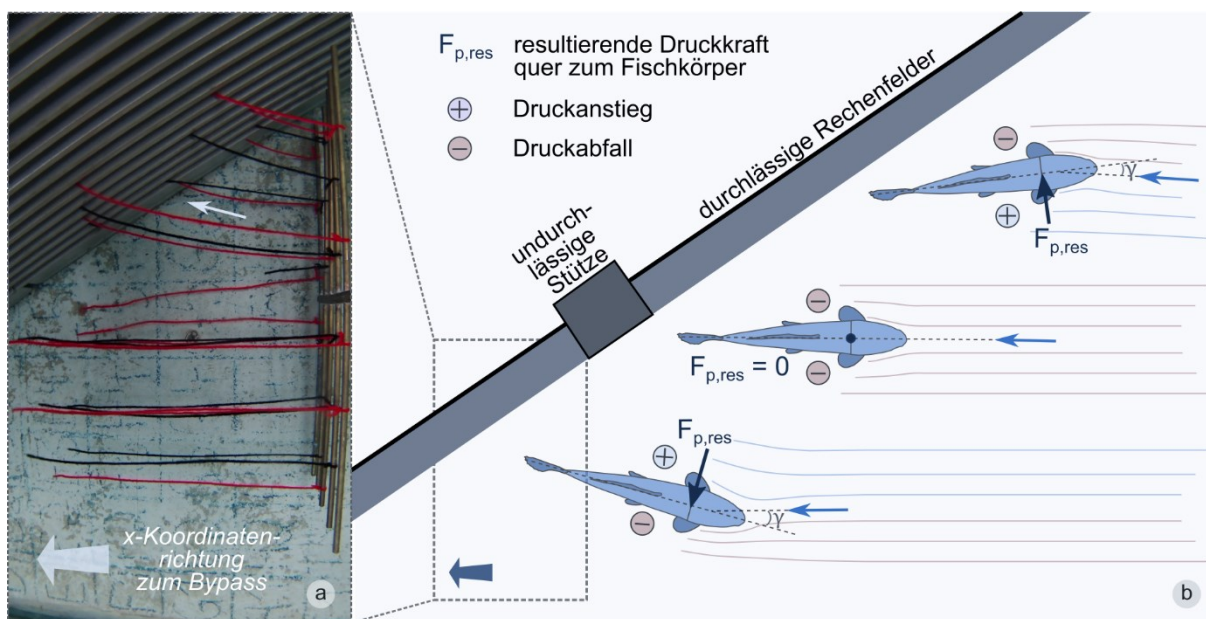


Abbildung 5.20: Zur Kraftwirkung beim Gieren entlang eines Schrägrechens: (a) Strömungsvisualisierung mit der Fadenharve zur Demonstration, dass keine tangential zum 30° Rechen wirkende Geschwindigkeit sichtbar ist; (b) Erläuterungen zur Kraftwirkung aufgrund der bilateralen Druckdifferenzen bei der An- und Umströmung für drei unterschiedliche Positionen und Anströmsituationen (stark vereinfachte Darstellung)

Die theoretische, senkrecht zum Rechen stehende Komponente bezeichneten Turnpenny et al. (1998) als Fluchtgeschwindigkeit (eng. *escape velocity*), da Fische sich rechtwinklig zur Rechenfläche ausrichten würden und folglich nur gegen einen Anteil der resultierenden Geschwindigkeit anschwimmen müssten. Diese Beobachtung kann hier nicht bestätigt werden. Eine solche

Ausrichtung zum Schrägrechen würde eine seitliche Kraft auf den Körper wirken lassen, welche die Stabilität gefährden würde und sehr energiezehrend wäre.

Selbst wenn der Fisch mit seiner gesamten Körperfläche an den Rechen gepresst wird (Impingement) und eine Zerlegung an dieser Stelle auf Basis der Kraftwirkung möglich wäre, zeigt der Verlauf der Fäden in **Abbildung 5.20**, dass der resultierende Geschwindigkeitsvektor vor dem Rechen leicht senkrecht zu diesem abdreht. Zusätzlich wurde bisher noch nicht untersucht, in welchem Abstand oberstromig eines Rechens es bereits zur Beschleunigung der Strömung kommt, wodurch ein an den Rechen gepresster Fisch womöglich noch größeren Kräften ausgesetzt ist (**Abbildung 5.21**).



Abbildung 5.21: Ethohydraulische Tests mit Flussbarschen am 55° Rechen: Impingement eines Flussbarsches, der sich nicht mehr selbstständig vom Rechen lösen konnte; die senkrecht zum Rechen bzw. dem Fischkörper wirkende Anpresskraft F_n ist so groß, dass die zum Rechen tangential, auf den Fischkörper wirkende Kraft F_t aufgrund der kleinen Angriffsfläche nicht ausreicht, um den Fisch in Richtung Bypass zu verschieben.

5.1.5 Einsatz und Besonderheiten der FSS

Die FSS stellt aufgrund der verwendeten MEMS-Technologie ein kostengünstiges System dar, das einfach zu handhaben ist und in den ersten Tests bereits verwertbare Ergebnisse lieferte. Durch die Untersuchungen konnten sowohl Verbesserungspotential, welches in zukünftigen Weiterentwicklungen umgesetzt werden kann, als auch Aspekte für weitere Studien identifiziert werden. Eine Gegenüberstellung wesentlicher Eigenschaften der FSS mit dem ADV sowie wesentlicher Vor- und Nachteile ist in Bensing et al. (2022a) zu finden. Dazu gehören beispielsweise die einfache Handhabung und Datenübertragung per Bluetooth-Verbindung sowie die robuste Datenaufnahme. Auch die Möglichkeit der bewegten Messung sowie der fischförmige Messkörper selbst, der eine der Fischwahrnehmung näherkommende Datenerfassung ermöglicht, stellen wichtige Aspekte für die ethohydraulische Interpretation dar.

Die wichtigsten Elemente der FSS sind die verbauten sensorischen Einheiten. Die Sensitivität der Absolutdrucksensoren nimmt mit zunehmendem Druck und damit mit zunehmender Wassertiefe ab, weshalb deren Einsatz bisher begrenzt ist (Fuentes-Pérez 2019). Gerade bei den oft kleinen Gradienten ist die Genauigkeit der Drucksensoren von Bedeutung, weshalb bezüglich der verwendeten Sensorik weiterhin Optimierungsbedarf vorliegt. Die aufgezeichneten Druck-

daten weisen sensorabhängig stets einen leichten Bias auf, weshalb sie bei jeder Messung individuell angepasst werden müssen. Bei einzelnen Sensoren war während der Messung außerdem eine leichte Drift (steigender oder fallender Trend) zu beobachten. Daher ist es bei der weiteren Nutzung sinnvoll, Atmosphärendruckschwankungen simultan zur Messung aufzuzeichnen, um diese dann mit den Unterwasser-Druckmessdaten zu verrechnen und einen Trend aus den Daten entfernen zu können. Dafür müssen weiterhin mit allen Sensoren Atmosphärendruckmessungen vor und nach jeder Messreihe durchgeführt werden. Da der hydrostatische Druck wesentlich durch lokal variierende Schwankungen des Erdschwerefeldes, des Atmosphärendrucks und der Dichte des Wassers beeinflusst wird, sollte dieser aus den Messdaten entfernt werden. Fische haben dafür bereits eine zielführende Methode entwickelt, indem sie mit den Kanalneuromasten die durch den Potentialunterschied zwischen zwei Poren erzeugte Strömung innerhalb ihres Kanalsystems und damit indirekt den Druckgradienten messen. Dadurch wird der hydrostatische sowie atmosphärische Druck direkt herausgefiltert – abgesehen von kleinen Oberflächenwellen, die mit zunehmender Wassertiefe jedoch ebenfalls abgeschwächt werden.

Aus diesem Grund ist es zukünftig auch bezüglich der FSS sinnvoll, mehrere Drucksensoren entlang der Flanke nebeneinander zu platzieren. Dadurch kann eine Analyse des Gradientenverlaufs sowie des turbulenten Strömungstransportes stattfinden. Für die Identifikation gemittelter, räumlicher Gradienten des Strömungsfeldes mithilfe einer bewegten Messung ist hier außerdem eine ergänzende Betrachtung der Beschleunigungssensoren hilfreich, um bestimmte, aus den Schwingungen der Sonde resultierende Frequenzen herausfiltern zu können. Dazu kann eine Frequenzanalyse der Beschleunigungssensoren und der Druckmessdaten mittels FFT durchgeführt werden. Die mithilfe der Beschleunigungssensoren identifizierten Hauptfrequenzen können dann aus den Druckdaten entfernt und die Zeitreihe mithilfe der iFFT wiederhergestellt werden.

Um den Messbereich noch stärker an den Wahrnehmungsbereich von Fischen anzupassen, kann auch die Abtastrate der FSS noch weiter erhöht werden. Denn bezüglich der Messung muss berücksichtigt werden, dass die FSS nur mit 50 Hz und das ADV sogar nur mit 25 Hz Daten aufzeichnet und damit nach dem Nyquist-Shannon-Abtasttheorem nur Signale mit maximal halb so großer Frequenz ohne Aliasing decodiert werden können. Die Kanalneuromasten des Fisches reagieren jedoch in Form eines Bandpassfilters auch auf höhere Frequenzen (siehe Abschnitt 2.2.1).

Die Drucksensoren zeichnen außerdem die Temperatur als weiteren Parameter mit auf. Diese Daten wurden für die Messungen im Labor ebenfalls ausgewertet, jedoch zeigte sich hier ein stetiger Anstieg der Temperatur während der Messung, der voraussichtlich auf ein Aufheizen der Elektronik während des Einsatzes zurückzuführen ist. Eine Betrachtung von Temperaturverläufen ist jedoch im Hinblick auf die Wahrnehmung und das Verhalten von Fischen von Bedeutung und sollte daher gerade im Freiland weiter untersucht werden.

Außerdem zeichnet die Sonde mit der IMU eine Vielzahl weiterer Daten auf, die bisher noch nicht näher betrachtet wurden. Die Beschleunigungsdaten können im oben bereits erwähnten Zusammenhang benutzt werden. Ebenso kann die Bewegungssensorik verwendet werden, um die räumlichen Bewegungspfade der Sonde bei der bewegten Messung genauer zu beschreiben. Dazu kann jedoch zukünftig ergänzend auch ein GNSS (Global Navigation Satellite System) verbaut werden, welches über der Wasseroberfläche die Bewegung in der Ebene aufzeichnet, während Drucksensoren die Tiefenlage erfassen können. Bezüglich der Messung des Magnet-

feldes müssen die Daten zunächst umfangreich aufbereitet, analysiert und auch die Empfindlichkeit bzw. der Messbereich des Sensors selbst geprüft werden, denn nicht alle Magnetfeldsensoren sind für die Messung des Erdmagnetfeldes ausgelegt. Dies war im Rahmen dieser Arbeit nicht mehr möglich.

Die erwähnten Punkte zeigen, dass zukünftig ein ausgereiftes Auswertesystem erarbeitet und nachgeschaltet werden sollte, um eine einfachere und verbesserte Datenauswertung und Interpretation zu ermöglichen. Vor allem die bewegte Messdurchführung ist vielversprechend für eine kontinuierlichere, räumlich höher aufgelöste Messung mit verkürzter Messdauer. Da sich auch Fische durch Wasser bewegen, ist außerdem eine verbesserte ethohydraulische Bewertung möglich. Durch die erwähnte Ergänzung weiterer Sensorik zur genaueren Positionsbestimmung kann eine räumliche Zuordnung der hydraulischen Signaturen erfolgen, was gerade im Feldeinsatz große Vorteile mit sich bringt. Daran anknüpfend können Analysen zur hydrodynamischen Bildgebung und zu Multiparameterdaten für eine Verschneidung verschiedener abiotischer Umwelteinflüsse in ethohydraulischen Studien durchgeführt werden.

Beim Einsatz im Freiland zeigte sich, dass die Bluetooth-Verbindung bei größeren Entfernungen (im Bereich von 3 m) nicht stabil genug war und die Aufzeichnung zwischenzeitlich stoppte. Weiterhin ist für den Einsatz im Feld eine Echtzeitvisualisierung der Daten sinnvoll, um eine erste Plausibilitätsprüfung zu ermöglichen. Dies kann im Rahmen der Entwicklung einer Auswertesoftware integriert werden, bei der zusätzliche Einstellungen zur Messdurchführung (z.B. Messung stationär oder bewegt) vorgenommen werden können. Ein weiterer zu berücksichtigender Aspekt, der im Rahmen der Freiland-Messung deutlich wurde, ist die Ausrichtung der Sonde. Während die FSS in der Laborrinne entsprechend der Hauptströmung parallel zum Verlauf der Seitenwände befestigt wurde, stellte sich eine definierte Ausrichtung in der Natur aufgrund des geschwungenen Flusslaufs als schwierig heraus. Daher kann zu diesem Zweck zukünftig ergänzend auch der Magnetfeldsensor eingesetzt werden.

Zusammenfassend können folgende wichtigen Aspekte zur Optimierung genannt werden:

- simultane Messung des Atmosphärendrucks;
- Verbau einer höheren Anzahl an Druckmesssensoren als künstliche Seitenlinie zur Bestimmung der Druckgradienten;
- ggf. Untersuchung eines größeren Frequenzspektrums durch Erhöhung der Abtastfrequenz;
- Bluetooth-Transmitter mit größerer Reichweite und stabilerer Übertragung;
- Integration eines GNSS zur zweidimensionalen Verortung im Feld und ggf. Verwendung der IMU-Bewegungssensorik zur genaueren Positionsbestimmung für die bewegte Messung;
- Erarbeitung eines Tools zur Echtzeitvisualisierung, Gerätekonfiguration, Datenverarbeitung und zum Post-Processing für eine verbesserte Datenprüfung und -interpretation;
- Verarbeitung weiterer Daten zur Multiparameteranalyse (z.B. Magnetfeld und Temperatur).

5.2 Verhaltensbezogene Größen

In diesem Abschnitt wird die verhaltensbiologische Seite etwas genauer analysiert. In der Literatur ist eine Vielzahl von Begriffen für die Beschreibung von Verhalten zu finden, die bisher jedoch (vor allem im Zusammenhang mit der Ethohydraulik) noch nicht in einer Übersicht zusammengefasst wurden. Dadurch werden auch immer wieder unterschiedliche Begriffe für dasselbe Verhalten genutzt (z.B. Halten der Position, Verweilen, Verharren). Neben dieser eher qualitativen Beschreibung kann das Verhalten jedoch auch quantifiziert werden. Auch hierfür gibt es sehr unterschiedliche Ansätze, die entsprechend unterschiedlichen Untersuchungszielen dienen. Eine Schwierigkeit stellt dabei meist die geeignete Operationalisierung der Untersuchungsgrößen dar. Auf beide Aspekte der Beschreibung wird im Folgenden eingegangen.

Auch wenn es im Zusammenhang mit der Ethohydraulik oft nicht direkt angesprochen wird, sind bei verhaltensbiologischen Untersuchungen die zu beobachtenden Gradienten ebenso von Bedeutung wie bei hydromechanischen. In diesem Fall bedeutet dies die Änderung einer Verhaltensweise und den Übergang in eine andere (Verhaltensgradient). Dies knüpft auch an die bereits von Kühn (1919) erwähnte Unterschiedsreaktion⁵⁸ an. Er beschrieb dabei bezüglich der Orientierung im Raum, dass Lebewesen empfindlich auf auftretende Unterschiede sind. Dies hebt die Relevanz von Gradienten in der Ethohydraulik hervor – sowohl den Reiz als auch die Reaktion betreffend.

An dieser Stelle sei außerdem erwähnt, dass für ethologische Betrachtungen ausgebildete Ethologen von größter Bedeutung sind. Hierfür bedarf es dem geschulten Auge und einer genauen Beobachtung des Verhaltens der Tiere. Zwar können Methoden zum Tracking oder Biologger zusätzliche und wichtige Informationen zum Verhalten des Tieres liefern, jedoch ersetzen sie in keinem Falle die Sichtbeobachtung durch einen Ethologen. So schrieb schon damals Tinbergen (1963) bezüglich der Ethologie: „Die Missachtung der einfachen Beobachtung ist eine tödliche Eigenschaft jeder Wissenschaft und erst recht in einer so jungen Wissenschaft wie der unseren.“ [übersetzt aus dem Englischen] Beobachtung und Technologie ergänzen sich jedoch optimal und sollten wenn möglich kombiniert eingesetzt werden.

Aufgrund des Mangels geeigneter Übersetzungen für einzelne Verhaltensweisen wurden in den folgenden Abschnitten teilweise die englischen Bezeichnungen beibehalten. Sollen zukünftig auch deutsche Begriffe eingeführt werden, wäre hierfür eine detaillierte Ausarbeitung und Festlegung genauer Definitionen in einer Arbeitsgruppe aus Biologen und Ingenieuren sinnvoll.

Die folgenden Erläuterungen sind vor allem als Basis zur Weiterentwicklung von Verhaltensuntersuchungen im Labor zu sehen.

5.2.1 Qualitative Beschreibung des Fischverhaltens

Für eine qualitative Beschreibung des Fischverhaltens ist die einheitliche Verwendung von Begrifflichkeiten für eine bestimmte Handlung essentiell. Daher ist es in diesem Abschnitt das Ziel, in der Literatur verwendete Begriffe zu ordnen und einige Empfehlungen für die weitere Verwendung auszusprechen. Wesentliche Begriffe zum Schwimmverhalten, wie bspw. das Dreh-

⁵⁸ Andere Wissenschaftler hatten dies zuvor als „Schreckreaktion“ bezeichnet, was Kühn (1919) als keine ausreichend objektive Beschreibung empfand, sodass er auf die Unterschiedsempfindlichkeit einging.

und Schwingverhalten, wurden bereits in Abschnitt 2.4.1 erläutert. Dabei wurde darauf eingegangen, dass einige in der Literatur verwendete Bezeichnungen irreführend sind und diese daher nicht empfohlen werden. Dieser Gedanke wird hier wieder aufgegriffen und genauer erläutert.

Es wurde darauf eingegangen, dass bezüglich der Rheotaxis keine Einigkeit besteht, ob diese die Bewegung in Richtung des Reizes einschließt oder sich lediglich auf die Ausrichtung bezieht. Daher wurde die von Pavlov et al. (2008) verwendete Bezeichnung der Rheoreaktion für das Verhalten bei der Ausrichtung nach dem Reiz als sinnvoll erachtet. Weiterhin differenziert die Arbeitsgruppe bezogen auf die Bewegungsrichtung noch zwischen verschiedenen Typen der Rheoreaktion: dem positiven (PRT, Bewegung entgegen der Strömung), dem negativen (NRT, Bewegung mit der Strömung) und dem kompensatorischen Rheoreaktionstyp (CRT bzw. vorher als statischer Typ SRT bezeichnet, Verharren; Pavlov et al. 2010; Ponomareva et al. 2017). Diese Unterteilung wird hier kritisch gesehen, da die negative Rheoreaktion eine positiv-rheotaktische Ausrichtung, aber eine Bewegung mit der Strömung beschreibt. Somit kann es leicht zu Verwirrung in den Begrifflichkeiten kommen.

Auch die von Pavlov (1979 zitiert nach Pavlov et al. 2008) eingeführten Bezeichnungen „aktiv“, „aktiv-passiv“ und „passiv“ werden hier als problematisch angesehen. Die Bezeichnung aktiv-passiv wurde bspw. für die passive Abwanderung mit der Strömung bei aktiver Schwimmbewegung gewählt, was zunächst sinnvoll klingt. Es fällt jedoch die Definition einer Grenze schwer. Denn wenn ein Fisch lediglich lagestabilisierende Bewegungen vornimmt und damit positiv-rheotaktisch ausgerichtet bleibt, sich aber dennoch mit der Strömung verdriften lässt, ist keine eindeutige Zuordnung mehr möglich. Da die Schwimmbewegung der Tiere aus reinen Sichtbeobachtungen teilweise nicht eindeutig beschreibbar ist, werden die Begriffe hier nicht übernommen, obwohl sie mittlerweile in einer Vielzahl von Literatur zu finden sind.

Daher wird eine Beschreibung des Verhaltens mit „**Abwanderung**“, „**Aufwanderung**“ und „**Verharren**“ für die Bewegungsrichtung mit oder gegen die Strömung und die davon getrennte Bezeichnung der reinen Körperausrichtung mit „**positiv-rheotaktisch**“, „**negativ-rheotaktisch**“ und „**ungerichtet**“ als sinnvoller erachtet.

Mit den genannten Begriffen, die in **Tabelle 5.2** zusammengefasst sind, können die verschiedenen Ausrichtungen und Bewegungsrichtungen eindeutig beschrieben werden. Es wird jedoch die idealisierte Annahme getroffen, dass der Fisch sich direkt in Richtung der Strömung ausrichtet. Im Rahmen der gegebenen Definition ist auch eine leichte Schrägstellung zur Strömung möglich (z.B. Gieren), um in der Strömung leicht zu manövrieren. Folglich findet eine ungerichtete Abwanderung erst statt, wenn kein klares Anschwimmen gegen die Strömung zu erkennen ist – das Tier folglich verdriftet.

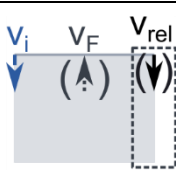
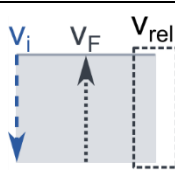
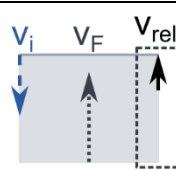
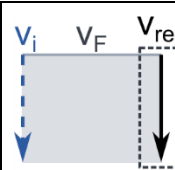
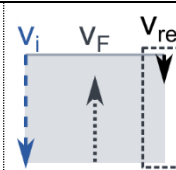
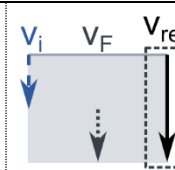
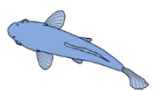





Es sind drei Geschwindigkeiten von Bedeutung, auf die bereits in den Grundlagen eingegangen wurde: die Strömungsgeschwindigkeit v_i , die Schwimgeschwindigkeit des Fisches v_F und die Relativgeschwindigkeit des Fisches bezogen auf seine feste Umgebung v_{rel} . Gerade bezüglich der Relativgeschwindigkeit muss immer das betrachtete Bezugssystem berücksichtigt werden. In diesem Fall, wie auch meist in der Literatur, wird das „Bezugssystem Erde“ verwendet – sozusagen ein Beobachter außerhalb des Wassers. Des Weiteren findet hier eine Vektoraddition statt, weshalb die Richtungen der Geschwindigkeiten sowie das gewählte Koordinatensystem zu beachten sind. Es gilt dann:

$$\vec{v}_{rel} = \vec{v}_F + \vec{v}_i \quad 5.6$$

mit \vec{v}_{rel} = Vektor der Relativgeschwindigkeit mit Bezugssystem Erde [m/s]
 \vec{v}_F = Vektor der Schwimmgeschwindigkeit des Fisches [m/s]
 \vec{v}_i = Vektor der Strömungsgeschwindigkeit [m/s]

Die Begriffe können ebenfalls in den Zusammenhang mit der rheoaktiven Geschwindigkeit (siehe Abschnitt 2.4.1 und 2.3.2) gebracht werden. Eine positiv-rheotaktische Ausrichtung erfolgt nämlich erst dann, wenn die Strömung stark genug ist, um vom Tier detektiert zu werden. Außerdem zeigt sich eine immer deutlichere Ausrichtung nach dem Reiz, je höher die Strömungsgeschwindigkeit ist (van Trump und McHenry 2013). Nicht zuletzt gibt es auch einige wenige Fische wie bspw. den Aal, die rückwärts schwimmen können, was an dieser Stelle nicht berücksichtigt wurde. Da das Bezugssystem eine wichtige Rolle bei der Interpretation von Daten spielen kann, wird in Abschnitt 5.3 noch einmal darauf eingegangen.

Tabelle 5.2: Begriffsdefinitionen für die Beschreibung möglicher Rheoreaktionen mit v_i = Strömungsgeschwindigkeit, v_F = Schwimmgeschwindigkeit des Fisches, v_{rel} = Relativgeschwindigkeit des Fisches bezogen auf die feste Umgebung (sozusagen die Geschwindigkeit des Fisches, die ein Beobachter von außen wahrnimmt), v_{rheo} = rheoaktive Geschwindigkeit, v_{sprint} = Sprintgeschwindigkeit (die ein Fisch nur für wenige Sekunden aufrechterhalten kann, siehe Abschnitt 2.4.4)

Bezugssystem Erde / fester Beobachter; Relativgeschwindigkeit zur festen Umgebung					
Verharren		Aufwanderung	Abwanderung		
ungerichtet	positiv-rheotaktisch	positiv-rheotaktisch	ungerichtet (Drift)	positiv-rheotaktisch	negativ-rheotaktisch
					
					
$t_1 = t_0$	$t_1 = t_0$	$t_1 \dots$ $t_0 \dots$	$t_0 \dots$ $t_1 \dots$	$t_0 \dots$ $t_1 \dots$	$t_0 \dots$ $t_1 \dots$
$ \vec{v}_i < \vec{v}_{rheo} $ v_i ist sehr klein	$ \vec{v}_i \geq \vec{v}_{rheo} $	$ \vec{v}_i \geq \vec{v}_{rheo} $	$ \vec{v}_i \gg \vec{v}_{rheo} $ womöglich gilt: $ \vec{v}_i > \vec{v}_{sprint} $ oder die Sinneswahrnehmung ist gestört	$ \vec{v}_i \geq \vec{v}_{rheo} $	keine Information; Verhalten wenig erforscht (siehe Coombs et al. 2020)
Bemerkungen: Auch bei leichtem Gier- oder Nickverhalten, welches der Fisch zum Manövrieren nutzt, kann von einer positiv- oder negativ-rheotaktischen Ausrichtung gesprochen werden; Es gibt einzelne Fische, wie z.B. den Aal, die auch rückwärts schwimmen können.					

Außerdem gibt es in der Literatur eine Vielzahl an beobachteten Verhaltensweisen, die unter anderem auf das hier betrachtete Setup angewendet werden können. Es ist dringend notwendig ein Portfolio von Verhaltensweisen im Sinne eines Ethogramms aufzustellen, um dieses als

Grundlage für ethologische Studien nutzen zu können und damit auch eine bessere Vergleichbarkeit zu ermöglichen. Dafür müssen die im Folgenden gelisteten Verhaltensweisen jedoch noch spezifischer definiert und beschrieben werden.

In **Tabelle 5.3** sind zunächst verschiedene Verhaltenskategorien gelistet, die im Rahmen der Ethohydraulik eine Rolle spielen. Von besonderer Bedeutung ist hier die Fortbewegung (siehe Abschnitt 2.4), da diese für alle weiteren genannten Kategorien eingesetzt werden muss. Auf das Orientierungsverhalten wurde bereits in Abschnitt 2.3.2 im Detail eingegangen. Die oben erwähnte rheotaktische Ausrichtung ist für den Fisch essentiell, um seinen Energieverbrauch bei starker Strömung zu reduzieren und die für ihn relevante Wanderrichtung (Aufstieg oder Abstieg) zu identifizieren. Da die Ausrichtung nach einem Reiz oder die Nutzung der Sinnesinformationen für eine gezielte Orientierung nach einer Reizquelle ebenfalls für viele weitere Verhaltensweisen relevant ist, wird sie ebenfalls neben der Fortbewegung übergeordnet eingegliedert. Beispielsweise stellt die Thigmotaxis (Orientierung an Oberflächen, ausgelöst durch den Tastreiz) ein klassisches Angstverhalten dar und war gerade beim Einsetzen der Tiere in die Laborrinne oft zu beobachten (**Abbildung 2.15**). Auch bezüglich des Sozialverhaltens sind für die Ethohydraulik einzelne Aspekte relevant. Während Sexualverhalten eine untergeordnete Rolle spielt (hier daher nicht erwähnt), kann neben Schwarmverhalten auch ein Rangordnungsverhalten oder territoriales Verhalten im Labor durchaus beobachtet werden (z.B. der Wächterfisch, der Artgenossen mit Beißattacken an der Passage einer Bypassöffnung hindert; Lehmann et al. 2021b).

Tabelle 5.3: Allgemeine Verhaltenskategorien, die für die Ethohydraulik relevant sein können (nicht abschließend)

Übergeordnete Verhaltenskategorien	Beispiele untergeordneter Verhaltensweisen
Orientierungsverhalten	Sonderlagen und Stabilität, Zielorientierung (Suchverhalten, Ausrichten mithilfe der Taxien; Abschnitt 2.3.2)
Fortbewegung	Verharren, Manövrieren, Schnellstarts, periodisches Schwimmen mit unterschiedlicher Geschwindigkeit (Abschnitt 2.4)
Angstverhalten	Meideverhalten (z.B. <i>obstacle avoidance</i>), Fluchtverhalten/Schreckreaktion, Stress (ersichtlich z.B. durch erhöhte Atemfrequenz; Adam und Lehmann 2011), Thigmotaxis, Skototaxis (siehe auch Maximino et al. 2010a; Maximino et al. 2010b)
Sozialverhalten	Schwarmverhalten, Konkurrenzverhalten, Rangordnungsverhalten, territoriales Verhalten (Lehmann et al. 2021b)

Grundsätzlich sind für die Betrachtung des Verhaltens nach Webb und Gerstner (2000) die drei folgenden Fragen relevant, die sich ein Fisch beantworten muss: Wo wird geschwommen? Wie wird geschwommen? Wann wird geschwommen? Die Frage nach dem Wann muss bereits bei der Versuchsplanung einbezogen werden, um eine möglichst große Motivation der Tiere zu gewährleisten. Die Frage nach dem Wo und Wie gilt es entsprechend in den Untersuchungen zu analysieren und mit den Strömungssignaturen zu verschneiden.

Während in ethohydraulischen Tests oft untersucht wird, wo Fische schwimmen (z.B. in Form von Aufenthaltszeiten oder -häufigkeiten), ist die Schwimmart (also das Wie) in diesem Zusammenhang bisher seltener untersucht worden. Dabei kann gerade der Wechsel der Schwimmart entscheidende Hinweise auf mögliche Änderungen der hydromechanischen Situation geben.

Alexander (1989) definierte die Schwimmart (bzw. allgemein die Gangart, eng. *gaits*) als ein Lokomotionsmuster in einem begrenzten Geschwindigkeitsbereich, das durch Größen beschrieben wird, von denen mindestens eine sich beim Übergang zwischen den Schwimarten ändert. Je nach gegebener Strömungssituation passt das Tier seine Schwimmart so an, dass ein optimierter Energieverbrauch vorliegt (Alexander 2003). Webb (1994) erweiterte die Beschreibung und definierte, dass eine Schwimmart aus einer Kombination verschiedener Größen besteht, die nacheinander in einer bestimmten Reihenfolge abgerufen werden, wenn sich die Geschwindigkeit von null zur maximalen Sprintgeschwindigkeit erhöht. Zu den Größen zählen (1) das Antriebssystem (MPF und BCF), (2) die Kinematik (Verharren, Hovering, stationäres Schwimmen und Schnellstart), (3) die verwendeten Muskelfasern (weiß, rosa, rot) und (4) das Bewegungsverhalten (stationär oder instationär).

Allgemein scheint jedoch die Wahl der Begriffe noch nicht hinreichend eindeutig zu sein, sodass der Unterschied zwischen der Bezeichnung einer Verhaltensweise und der Schwimmart verschwimmt. Daher wurden zunächst in **Tabelle 5.4** spezifische und im Labor beobachtete lokomotorische Verhaltensweisen zusammengefasst.

Tabelle 5.4: Beispiele für die Spezifizierung verschiedener Verhaltensweisen bei der Fortbewegung, die im Rahmen der Ethohydraulik eine Rolle spielen können. Eine Basis stellt oft die Rheoreaktion dar, weshalb diese nicht separat gelistet ist. Welche Verhaltensweisen auch als eigene Schwimmart deklariert werden können oder wo es möglicherweise Überschneidungen gibt, bleibt noch zu klären.

Verhaltensweisen		Beschreibung und Quellen
Verharren (als ein Halten der Position, eng. <i>station holding</i>)	Wandhalten (eng. <i>wall holding</i>)	Das Verharren in unmittelbarer Wandnähe ähnelt dem Wandfolgen; dabei ist nicht ganz klar, ob dies ein thigmotaktisches Verhalten oder womöglich eine Art Strömungsflucht hin zu verringerten Geschwindigkeiten darstellt (Abbildung 5.25) (z.B. Sutterlin und Waddy 1975)
	Entraining oder Entrainment	Stellt ein Verharren etwas schräg versetzt seitlich stromabwärts neben der äußeren Kante von Strukturen dar (Abbildung 2.26 und Abbildung 5.24); oft auch als Fluchtverhalten (eng. <i>flow refuging</i>) vor der Strömung bezeichnet, um Schwimmbewegungen zu vermeiden und Energie zu sparen. Laut Literatur werden dafür Zonen verringerten Drucks (Sog) gezielt genutzt. (z.B. Adam und Lehmann 2011; Liao 2006; Sutterlin und Waddy 1975; Webb 1998)
	Kàrmàn-gaiting	Synchronisation der Körperbewegung (bezeichnet als „ <i>tuning</i> “) mit der Wirbelablösefrequenz hinter einem Körper sowie Nutzung der Wirbelbewegung zur Generierung von Vortrieb (Abbildung 2.26); es liegt gegenüber dem periodischen Schwimmen eine sehr ausschweifende (große Amplitude des Körpers), breite Pendelbewegung vor. (z.B. Chagnaud et al. 2007; Liao et al. 2003; Liao 2006)

Verhaltensweisen		Beschreibung und Quellen
Verharren (als ein Halten der Position, eng. <i>station holding</i>)	Bow-riding	Als Bugwellen-Reiten übersetzbar; ein Verharren unmittelbar stromauf von Strukturen und Störelementen; beobachtet wurde dies u.a. auch vor sowohl horizontalen als auch vertikalen Stützstrukturen eines Fischschutzrechens (Abbildung 2.26 , Abbildung 5.21 und Abbildung 5.22). In diesem Fall wird die Zone erhöhten Drucks gezielt genutzt, um den körpereigenen Widerstand zu verringern. Es liegt eine sehr kleine Amplitude der Körperbewegung vor. (z.B. in den hier durchgeführten Versuchen beobachtet und Lehmann et al. 2021a; Liao et al. 2003; Newman und Wu 1975)
	Drafting	Charakterisiert den Aufenthalt stromab von Strukturen, jedoch in geringer Distanz und ohne Pendeln des Körpers; auch hier wird die Nutzung eines verringerten Drucks vermutet. (z.B. Fish 2010; Przybilla et al. 2010)
	Hovering	Wird eher von Fischen eingesetzt, die eine höhere mittlere Dichte als Wasser besitzen (eng. <i>negatively buoyant</i>): Sie erzeugen durch gezielten Flossenschlag eine vertikale Strömung (Auftrieb) und schweben über der Gewässersohle. Dafür werden vor allem die paarigen Flossen eingesetzt. (z.B. Blake 1979; Webb 1994; Webb und Gerstner 2000; Zha et al. 2019)
	Substratkopplung (eng. <i>substrate coupling</i>)	Wird von Webb (1989b) allgemein als <i>station holding</i> bezeichnet. Durch entsprechende Positionierung des Körpers und der Flossen auf der Gewässersohle wird eine zusätzliche, vertikale Anpresskraft (eng. <i>negative lift</i>) erzeugt, wodurch die Reibung zwischen Körper und Sohle erhöht wird und die Wahrscheinlichkeit einer Drift verringert wird. (z.B. Arnold et al. 1991; Coombs et al. 2020; Webb 1989b)
Manövrieren (eng. <i>manoeuvring</i>)	Kippen des Körpers (eng. <i>tilting</i>)	Je nachdem, um welche Achse der Körper geneigt wird, kann zwischen Nicken, Gieren und (eher selten) Rollen unterschieden werden (Abbildung 2.20). Das Kippen des Körpers wird zum Steuern der Bewegung in verschiedene Richtungen verwendet (Abbildung 2.26 und Abbildung 5.27). Von Fischen ohne ausreichenden, hydrostatischen Auftrieb wird das Nicken außerdem zur Erzeugung einer hydrodynamischen Auftriebskraft verwendet. Nicht zuletzt ist gerade bei geringen Geschwindigkeiten die Stabilität oft ein Problem, sodass ein Kippen des Körpers sowie die Flossen unterstützend eingesetzt werden. (z.B. Lehmann et al. 2016; Videler 1993; Wilga und Lauder 2000)
	Steigen und Sinken (eng. <i>rising and falling/sinking</i>)	Neben dem vertikalen Steigen und Sinken in der Wassersäule mithilfe des Nickens kann dies auch (ergänzend) unter Einsatz der Flossen oder über die Kontrolle der Luft in der Schwimmblase (falls vorhanden) erfolgen. (z.B. Breder 1926; Wilga und Lauder 2000)
	(schnelles) Wenden (eng. <i>rapid turns</i>)	Schnelle Änderung bzw. Umkehr der Fortbewegungsrichtung durch Einsatz des Körpers und der Flossen; hier können sehr kleine Wenderadien von sogar < 10 % der Körperlänge vorliegen. (z.B. Breder 1926; Videler 1993)

Verhaltensweisen		Beschreibung und Quellen
Manövrieren (eng. <i>manoeuvring</i>)	Bremsen (eng. <i>braking</i>)	Wurde laut Literaturangaben bisher weniger untersucht und findet meist unter Einsatz der Flossen statt. Durch die Ausbreitung der Flossen wird dabei der Widerstand erhöht. Außerdem kann dieses Verhalten auch gezielt zum Wenden eingesetzt werden. Manche Fischarten stoßen zum Bremsen zusätzlich Wasser aus ihrem Mund aus. (z.B. Videler 1993; Webb und Gerstner 2000)
Schnellstarts (eng. <i>fast-starts</i>)	Schreckreaktion (eng. <i>startle response</i>)	Eine Schreckreaktion stellt eine meist unbewusste Reaktion auf einen plötzlichen, bedrohlichen Reiz dar, auf den mit einer schnellen Bewegungsabfolge reagiert wird. Gekennzeichnet ist das Verhalten durch eine hohe Beschleunigung, wobei die Effizienz gegenüber dem Überleben nachrangig ist. Die Bewegung ist durch eine große Amplitude und eine unilaterale Muskelkontraktion gekennzeichnet. Sie dauert in der Regel zwischen 60 und 150 ms und wird in S-Start und C-Start unterschieden.
	Fluchtreaktion (eng. <i>escape response</i>)	Die Fluchtreaktion wird in der Literatur eher mit der Flucht vor Räubern in Zusammenhang gebracht. Im Rahmen der Ethohydraulik kann der Begriff jedoch sinnvoll sein, um die bewusste Flucht vor einer ungünstigen Strömungssituation zu beschreiben. Daher wird hier die Unterscheidung zwischen einer unbewussten Schreckreaktion und einer bewussten Fluchtreaktion als sinnvoll erachtet. (z.B. Dijkgraaf 1947; Domenici und Blake 1997; Webb 1994)
Positionswechsel und Sondieren	Wandfolgen (eng. <i>wall-following</i>)	Bewegung entlang der Wand; der Auslöser ist nicht ganz klar: womöglich eine Orientierung an einer festen Struktur, eine Strömungsflucht hin zu Bereichen verringerter Geschwindigkeit oder thigmotaktische Einflüsse (Abbildung 5.26). (z.B. Bak-Coleman et al. 2013; Windsor 2014)
	Schnellen und Gleiten/Driften (eng. <i>burst-and-coast</i>)	Ein Wechsel aus kurzem Nach-vorne-Schnellen (i.d.R. keine Sprintgeschwindigkeit) gefolgt von einer Gleitphase; die Verhaltensweise findet oft bei Fischen ohne hydrostatischen Auftrieb mit leichtem Steigen und Fallen in der Wassersäule statt (Abbildung 2.26). Ebenso kann aber auch ein horizontales Schnellen und Gleiten stattfinden. Die Bezeichnung wurde an dieser Stelle erweitert, indem der Begriff Gleiten auch durch Driften ersetzt werden kann, wenn der Fisch sich nach einem kurzen Nach-vorne-Schnellen wieder durch die Strömung zurückdriften lässt. (z.B. Fish 2010; Videler 1993; Weihs 1973b)
	trampolinartiges Sondieren / Wogen (eng. <i>surge</i>)	Ein mehrfaches, schnelles Sondieren gefolgt von einem Schwimmen über eine kurze Distanz von wenigen Zentimetern stromauf; von Lehmann et al. (2016) wurde es aufgrund seiner schnellen Abfolge von Verdriftung und Schwimmen gegen die Strömung als „trampolinartig“ umschrieben. Möglicherweise kann es sich bei dieser Verhaltensweise auch um eine Form des „Schnellens und Gleitens/Driftens“ handeln. Für eine Entscheidung darüber muss eine detailliertere Gegenüberstellung der Bewegungsmechanismen erfolgen.

Verhaltensweisen		Beschreibung und Quellen
Positionswechsel und Sondieren		Das Verhalten wurde im Zusammenhang mit der Abwanderung – speziell vor Fischschutzrechen – beobachtet. Da die Form der Bewegung einem Wogen (Abbildung 2.20) ähnelt, ist auch dies ein möglicher alternativer Begriff. (z.B. Berger 2018; Lehmann et al. 2016)
	Sweeping	Wurde in Bezug auf eine stromauf gerichtete Bewegung beschrieben; unter Nutzung des Gierverhaltens werden Pendelbewegungen senkrecht zur Strömungsrichtung zwischen festen, seitlichen Berandungen durchgeführt. Je größer die Anströmgeschwindigkeit, desto kleiner ist der verwendete Gierwinkel. Dies könnte womöglich ebenfalls eine Art des Sondierens darstellen. In den durchgeführten Untersuchungen wurde es dem Abtasten der Umgebung mit der Seitenlinie zugeschrieben. (z.B. Bak-Coleman et al. 2013; van Trump und McHenry 2013)
	Kreisen (eng. <i>looping</i> oder <i>circular searching</i>)	Ebenfalls eine Art des lokalen Sondierens, bei dem die Umgebung durch die Bewegung entlang eines kreisförmigen oder elliptischen Pfades abgetastet wird, der wieder am Ursprungsort endet; auch radiales Sondieren ist möglich (eng. <i>radial searching</i>); (z.B. Adam und Lehmann 2011; Dusenbery 1992)
Stationäres Schwimmen (eng. <i>steady swimming</i>)	Langsames Schwimmen (eng. <i>slow swimming</i>)	Periodisches und stationäres Schwimmen in jeweils unterschiedlichen Geschwindigkeitsbereichen. Anhand der Beschreibungen zu den jeweils eingesetzten Muskelfasern wird vermutet, dass beim Dauerschwimmen sowohl die Dauerschwimmgeschwindigkeit als auch die gesteigerte Schwimmgeschwindigkeit eingesetzt wird. Für das Sprinten ist entsprechend nur die Sprintgeschwindigkeit relevant. Das langsame Schwimmen wird wiederum nur dem MPF (mittleren und paarigen Flossenantrieb) zugeordnet, d.h. die Bewegung findet lediglich aufgrund des Flossenantriebs statt. (z.B. Webb 1994; Webb und Gerstner 2000)
	Dauerschwimmen (eng. <i>cruising</i>)	
	Sprinten (eng. <i>sprinting</i>)	
Schwimmen im Schwarm (eng. <i>schooling und shoaling</i> ; siehe auch Bie 2017)	Diamantformation	Schwarmformation, bei der die Tiere rautenförmig zueinander schwimmen; es wird u.a. beschrieben, dass die Fische beim Schwimmen in dieser Formation durch die Wirbelschleppe vorausschwimmender Fische einen energetischen Vorteil haben, indem die Drehrichtung der Wirbel zusätzlichen Vortrieb erzeugt (siehe Abbildung 2.26 und Abbildung 5.28). (z.B. Weihs 1975)
	Phalanxformation	Schwarmformation, bei der die Tiere parallel zueinander in Reihe schwimmen. (z.B. Ashraf et al. 2017)
Weiterführende Quellen zu verschiedenen Verhaltensweisen sowie weiterführende Informationen zum Verhalten: Adam und Lehmann 2011; Coombs und Montgomery 2014; Domenici und Kapoor 2010; Liao 2007; Videler 1993		

Zukünftig bedarf es einer noch spezifischeren Definition der Verhaltensweisen und damit einer klaren Abgrenzung zueinander. Weiterhin ist womöglich eine Ausdünnung, indem mehrere Begriffe derselben Verhaltensweise zugeordnet werden können, sowie auch eine definierte Zuordnung von Schwimmmarten nötig. Dazu könnte die obige Tabelle (in enger Zusammenarbeit von Biologen und Ingenieuren) folgendermaßen aufgebaut bzw. erweitert werden:

- Übergeordnete Verhaltensweise und Schwimmart (Bezeichnung)
- Spektrum relevanter Schwimmgeschwindigkeiten (Dauer, gesteigert oder Sprint)
- Bewegungsrichtung (stromauf, stromab, beides) und dadurch womöglich auch eine Zuordnung zum Fischauf- oder -abstieg
- ggf. Körperausrichtung (positiv oder negativ rheotaktisch, ungerichtet)
- Beschreibung des Bewegungsablaufs (Kinematik, stationär oder instationär)
- Antriebssystem/Schwimmmodus (MPF und BCF)
- Muskelfasern (weiß, rosa, rot)
- ggf. bei der Einstellung beteiligtes Sinnesorgan (meist spielen die mechanosensorische Seitenlinie und der Sehsinn eine besondere Rolle)

Dadurch käme man der Vereinheitlichung sowie der Vergleichbarkeit ethohydraulischer Untersuchungen bereits einen Schritt näher. Außerdem kann es zur wertungsfreien Beschreibung beitragen.

Da die Rheoreaktion oft eine Basis für andere Verhaltensweisen darstellt, wurde sie nicht separat aufgeführt. Coombs et al. (2020) beschreiben den Einsatz der Rheotaxis bspw. in Bezug auf zielorientiertes, positionshaltendes und strömungsfliendes Verhalten.

Ein wichtiger Aspekt, der hierbei jedoch fehlt, ist das von einem Organismus durchgeführte Suchverhalten (eng. *searching*), wenn kein geeigneter Reiz auffindbar ist (Dusenbery 1992). Das Tier muss also ein Lokomotionsmuster anwenden, um mit einem solchen notwendigen Reiz in Berührung zu kommen. Dabei hebt Dusenbery (1992) deutlich hervor, dass bei der Verwendung des Begriffs „Suche“ in diesem Fall kein Bewusstsein impliziert wird. Aus diesem Grund wird der von Adam und Lehmann (2011) verwendete Begriff des Sondierens als adäquate deutsche Übersetzung gesehen und für ethohydraulische Untersuchungen empfohlen. Mögliche Arten des Sondierens sind bereits in der Tabelle aufgeführt (Kreisen, trampolinartiges Verhalten, Sweeping).

Beim Sondieren haben Tiere in der Regel eine bestimmte hinterlegte Strategie, die es zu finden gilt. Dusenbery (1992) beschreibt in seinem Buch diesbezüglich die *Standard Search Theory* nach Koopman (1980) und erweitert sie aufgrund erkannter Defizite für die Anwendbarkeit auf biologische Belange. Im Rahmen dieser Arbeit kann nicht näher auf das Thema eingegangen werden. Dennoch ist eine nähere Betrachtung zukünftig wichtig, um die Strategien, die Fische beim Sondieren nutzen, zu verstehen und entsprechend für ein gezieltes Leiten zu nutzen.

Da das Sondierverhalten in der Literatur in den Bezug zu der Erkundung spezieller räumlicher Ziele gesetzt wird, soll im Folgenden zumindest eine kurze Übersicht zu dessen Einordnung in den Zielfindungsablauf nach Dusenbery (1992) erfolgen⁵⁹:

⁵⁹ Dusenbery (1992) erwähnt außerdem, dass in der Literatur eine enorme Vielfalt verschiedener Begrifflichkeiten zu finden ist.

(1) Sondieren (eng. *search*) nach einem notwendigen Signal:

- a. Umherstreifen (eng. *ranging*): eingesetzter Sondiertyp, wenn zunächst keine Informationen über das spezifische Ziel vorliegen; dies ist eine eher idealisierte Anschauung, da die Tiere meist – entweder vererbt oder erlernt – eine bestimmte Tendenz besitzen; spezielle Suchmuster sind hier von Bedeutung;
- b. Lokales Sondieren (eng. *local search*): eingesetzter Sondiertyp, wenn Informationen darüber vorliegen, dass sich das Ziel in der Nähe befindet; auch hier sind spezielle Suchmuster von Bedeutung, z.B. Kreisen (s.o.).

(2) Detektion (eng. *detection*) eines Signals:

Resultiert aus dem erfolgreichen Sondieren nach einem Signal, sodass Informationen über das spezifische Ziel verfügbar sind; die Reichweite, aus der das Signal detektierbar ist (eng. *range of detection*), ist hier von Bedeutung⁶⁰.

(3) Annäherung (eng. *approach*) an die Reizquelle bzw. Verfolgen des Signals:

Es findet eine möglichst effiziente Annäherung unter Nutzung des relevanten Signals hin zur Reizquelle statt. Hier fließen die klassischen Grundlagen zur Orientierung im Raum ein und Taxien können genutzt werden. Je nachdem, wie komplex die Beziehung zwischen Reiz und Ziel ist, kann eine einfache Führung entlang des Reizes (z.B. Wanderung entlang von Gradienten) oder eine eher komplexe Navigation erfolgen.

(4) Bestätigung (eng. *confirmation*):

Besteht aus einer reinen Bestätigung der Identität des angestrebten Ziels.

(5) Vollendung (eng. *consummation*):

Erreichen des Ziels.

Grundsätzlich ist bei Untersuchungen stets eine akribische Analyse wichtig, um falsche Rückschlüsse zu vermeiden. Viele essentielle Hinweise, die es bspw. zum Stressverhalten, zum Lernverhalten und zur Motivation während den Untersuchungen zu beachten gibt, sind in Adam und Lehmann (2011) zu finden.

Auch in den hier durchgeführten Versuchen zeigten sich vereinzelt weitere Reizeinflüsse, die es bei der Analyse zu berücksichtigen gilt. Auf zwei Punkte wurde bereits in den Grundlagenkapiteln verwiesen. Zum einen zeigte sich ein negativ phototaktisches Verhalten zweier Döbel, die sich erst aus dem Wurfshadow des Messwagens herausbewegten, als das Licht ausgeschaltet wurde und dieser damit verschwand⁶¹ (siehe Abschnitt 2.3.2, Seite 62). Zum anderen schienen sich einige der Gründlinge leicht skototaktisch zu verhalten, da sie sich lange in einem etwas dunkleren Feld auf der Sohle der Laborrinne aufhielten (siehe Abschnitt 2.3.2, Seite 61). Außerdem zeigten sich die Tiere in einem Schwarm deutlich bewegungsfreudiger und mutiger als die Einzeltiere.

Des Weiteren können die in **Tabelle 5.4** gelisteten Verhaltensweisen auch auf verschiedene Situationen für die durchgeführten Untersuchungen am Schrägrechen übertragen werden. Die

⁶⁰ Vgl. die Reichweite des Signals bzw. der Strömungsbeeinflussung durch den Rechen in Abschnitt 5.1.3.

⁶¹ Dieses Verhalten wirft Fragen auf, da die Studien von Adam et al. (2022) kontroverse Ergebnisse zeigen und keine Beeinflussung des Verhaltens durch verschiedene Lichtintensitäten feststellten.

folgenden Beschreibungen stammen hierbei rein aus den Sichtbeobachtungen und Videoaufzeichnungen während der Versuche und wurden bisher nicht quantitativ (z.B. durch statistische Analysen) ausgewertet.

Grundsätzlich zeigten sich während der Versuche Unterschiede im Verhalten der verschiedenen Fischarten und auch Fischgrößen bzw. Altersstadien. Die Flussbarsche hatten beispielsweise stets große Schwierigkeiten, sich in der Strömung zu halten, sodass die Versuche meist abgebrochen werden mussten. Teils trat unmittelbar nach dem Start Impingement auf, während einzelne Individuen gegen die Strömung ankämpften. In einem fachlichen Austausch mit Paul W. Webb zu einem Video von einem Barsch beschrieb er, dass das gezeigte Verhalten typisch ist, wenn ein Fisch seine Schwimmmart für Dauerschwimmen nicht länger aufrechterhalten kann. Es findet folglich ein Wechsel der Schwimmmart statt. In kurzen Schüben versucht der Barsch nach vorne zu schnellen, wird dann aber immer wieder in Strömungsrichtung verdriftet. Wenn er auch diese Schwimmmart nicht mehr länger aufrechterhalten kann und in dieser Zeit keinen Rückzugsort findet, drehen erst der Kopf und dann der Körper ab und der Strömungsdruck presst ihn an den Rechen (**Abbildung 5.21**).

Kleine Fische hatten außerdem eine höhere Flossenschlagfrequenz, was auf höhere Energiekosten hindeutet. Sie manövierten oft entlang der Sohlschürze (horizontaler Teil am unteren Rand des Rechenrahmens) und verharrten zeitweise bevorzugt in den Bereichen vor den vertikalen Stützen. Die großen Tiere, deren Rücken in die Bereiche der durchströmten Rechenfelder hineinragte, zeigten die Bevorzugung der Bereiche vor den Stützen zum Verharren noch deutlicher (**Abbildung 5.21** und **Abbildung 5.22**).

Einzelne Individuen trauten sich durch Nicken in der Wassersäule aufzusteigen, was teilweise zur Folge hatte, dass sie aufgrund der unmittelbar vor dem Rechen vorhandenen, großen Beschleunigung zwischen den Rechenstäben hindurch gesaugt wurden, sobald sie auch nur leicht ihre Stabilität verloren (**Abbildung 5.23**). Interessant zu beobachten war, dass diese Tiere dann oft in der turbulenten Strömung hinter den Stützen des Rechens verharrten und sogar versuchten wieder zwischen den Rechenstäben hindurch und zurück zu ihren Artgenossen zu gelangen. Ob hinter den Stützen womöglich ein Kármán-gaiting, ein Drafting oder eine andere Verhaltensweise auftrat, kann nicht genau gesagt werden. Einzelne Individuen fanden bei ihrem Aufstiegsversuch durch die Stäbe außerdem im Bereich seitlich der Stützen Platz (**Abbildung 5.24**). Dieses Verhalten könnte auf ein Entraining hindeuten. An realen Anlagen hätten die ermüdeten Tiere jedoch voraussichtlich keine Chance und würden spätestens durch die Aktivierung des Rechenreinigers zu Tode kommen.



Abbildung 5.22: Bow-riding vor den Stützen eines Schrägrehens: Döbel (a und b), dessen Rücken aufgrund seiner Größe über die Sohlschürze hinausragt, und Gründlinge (c), die trotz der durchgehend hohen Sohlschürze die Bereiche vor den Stützen zum Verharren aufsuchen; womöglich nutzen die Gründlinge auch zusätzliche Strömungseffekte, um sich an den Grund zu heften. Die Fische zeigten in diesen Bereichen kaum Bewegungen der Kaudale und des Körpers.

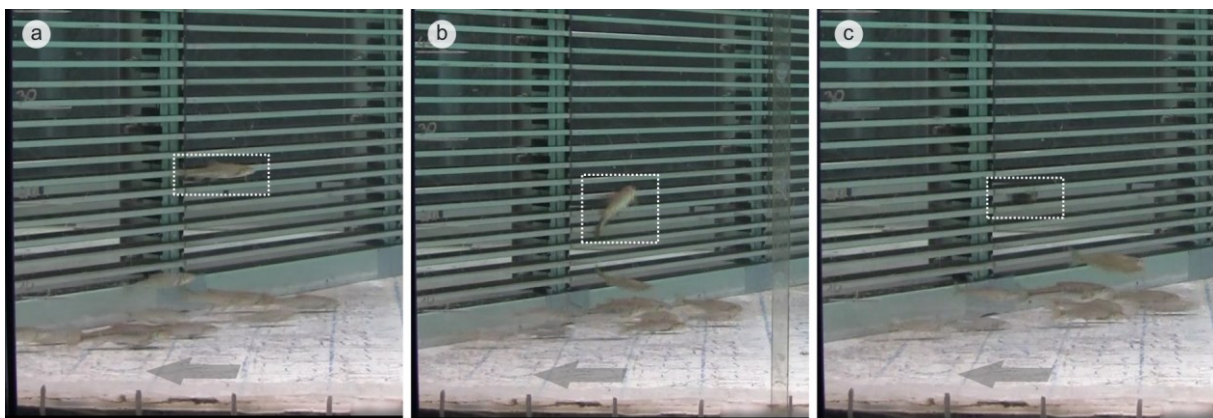


Abbildung 5.23: Verlust der Stabilität eines Gründlings: (a) Absonderung aus der Gruppe und Nicken, um vor der Stütze in der Wassersäule aufzusteigen; (b) Verlust der Stabilität; (c) durch die beschleunigte Strömung (Druckabfall) wird der Fisch durch die Rechenstäbe gesaugt



Abbildung 5.24: Entraining eines Rückkehrer-Gründlings seitlich und leicht stromab hinter einer Stütze

Gerade den wandnahen Bereich, wo der Rechen durch ein Leitblech verbaut war, nutzten vor allem scheinbar geschwächte Tiere zum Verharren. Ein gutes Beispiel ist eine (fast) blinde Barbe (zeigte sich an der Trübung der Augen), die sich gegenüber ihren Artgenossen immer wieder in wandnahe Bereiche zurückzog und die meiste Zeit vor dem Leitblech verharrete. Vor dem Leitblech konnte damit eine Kombination aus Bow-riding und Wandhalten zum energiesparenden Verharren ausgenutzt werden. Jedoch schien gerade auch der Ausstieg aus diesem Bereich aufgrund des sehr hohen Gradienten im Übergang zum ersten Rechenfeld Schwierigkeiten zu bereiten (**Abbildung 5.25**).



Abbildung 5.25: Wandhalten (und Bow-riding) vor dem Leitblech: (a) Döbel; (b) Flussbarsch mit überlagerten Geschwindigkeitsvektoren und Konturdarstellung (ADV-Messdaten); Blautöne stehen für niedrige und Rottöne für hohe Geschwindigkeiten, sodass ein Gradient in Richtung des ersten Rechenfeldes zu erkennen ist.

Neben dem Wandhalten war auch das Wandfolgen eine häufig beobachtete Verhaltensweise (**Abbildung 5.26**). Ob die Tiere den Bypass zügiger passierten, wenn sie sich ihm entlang der Wand anstelle gierend von der Seite des Rechens aus näherten, kann nicht genau gesagt werden. In letzterem Fall passierte es jedoch häufiger, dass der Fisch eine Wendung machte und kopfvoran durch den Bypass schwamm. Ob es sich dabei um eine unfreiwillige Bewegung handelte, also ein Geraten in eine instabile Lage und ein Saugen in den Bypass hinein, kann nicht final geklärt werden. Allgemein konnte häufig beobachtet werden, dass Fische bei der Annäherung an den Bypass irgendwann an einen Punkt gelangten, ab dem sie mit leicht erhöhter Schwanzschlagfrequenz stromaufwärts davonschwammen. Dies könnte durch den hohen Strömungsgradienten begründet werden (siehe Abschnitt 5.3.1).

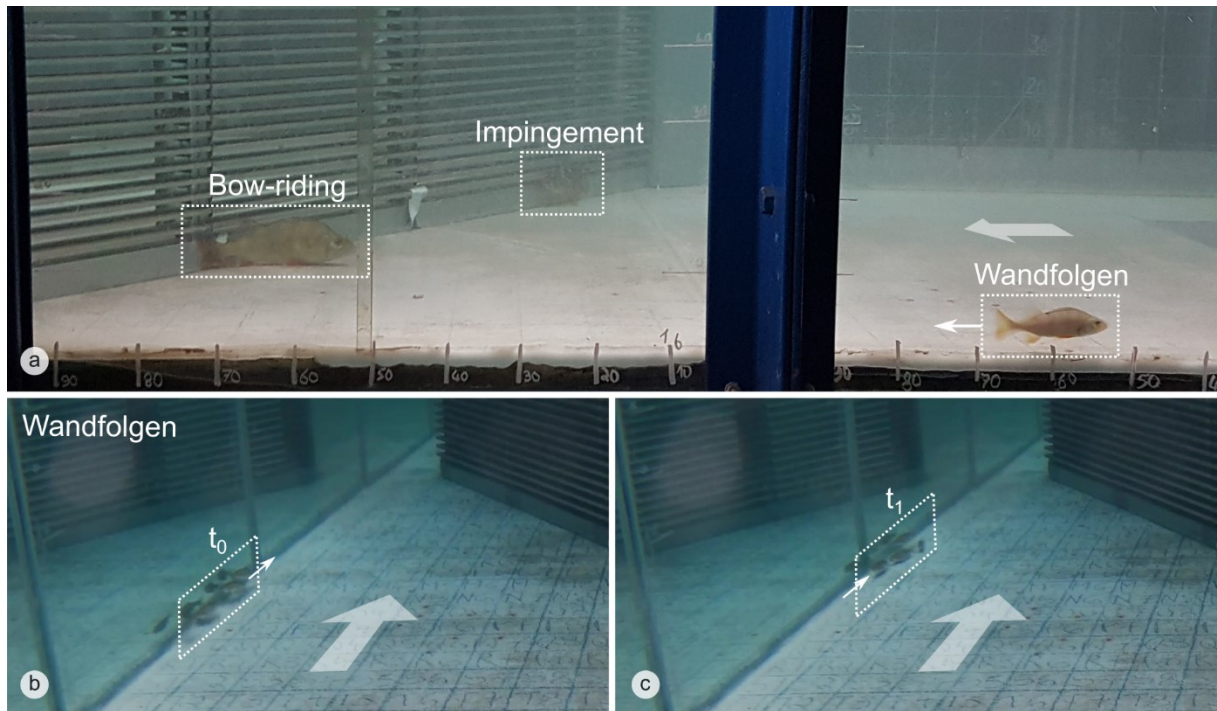


Abbildung 5.26: Bow-riding, Impingement und positiv-rheotaktisch ausgerichtetes Wandfolgen von Flussbarschen (a) sowie Wandfolgen einer Gruppe Gründlinge bei der Abwanderung (b und c)

Ein Sondieren vor dem Rechen war häufig entweder in Form einer Art Sweeping zwischen der linken Rinnenwand und dem Rechen (senkrecht zur Strömung) oder eines Gierens entlang des Rechens zu beobachten (**Abbildung 5.27**). In manchen Situationen war auch deutlich ein Kreisen und ein radiales Sondieren zu sehen, bei denen die Tiere nach einer ausschweifenden Bewegung immer wieder zu ihrem Ursprungsort zurückkehrten.

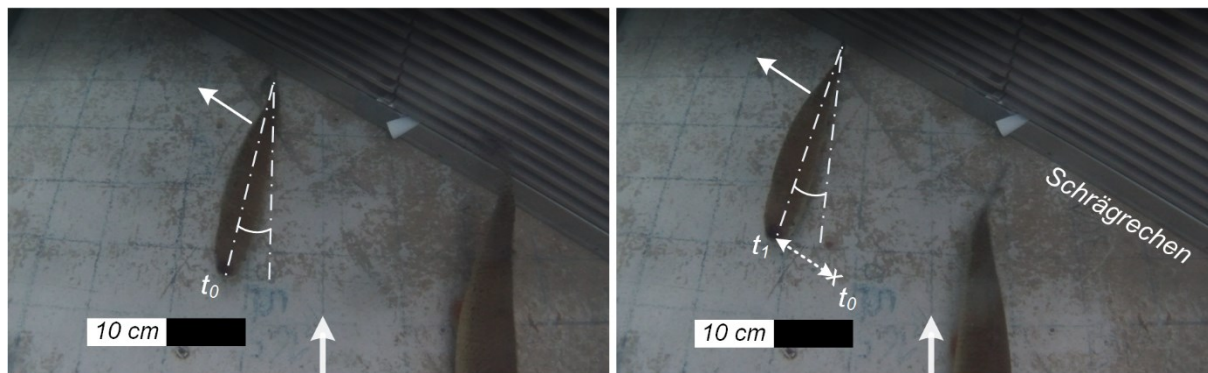


Abbildung 5.27: Beispiel für einen leicht gierenden Döbel am 55° Schrägrechen; die Strömungsrichtung ist durch den weißen Pfeil dargestellt (in Anlehnung an Lehmann et al. 2021b)

Aus den Beobachtungen ging außerdem hervor, dass die Tiere sich zwar nicht (wie Turnpenny et al. 1998 beschrieben) senkrecht zum Rechen ausrichteten, deren Bewegungsbahn beim Lösen vom Rechen jedoch häufig zunächst in Normalenrichtung zum Rechen startete (**Abbildung 5.28 a**). Gründlinge hielten sich ähnlich wie Schneider sehr gerne im Schwarm auf, wobei zum Großteil – jedoch mit einzelnen Ausnahmen (**Abbildung 5.28 b**) – keine deutlichen Formationen erkennbar waren.

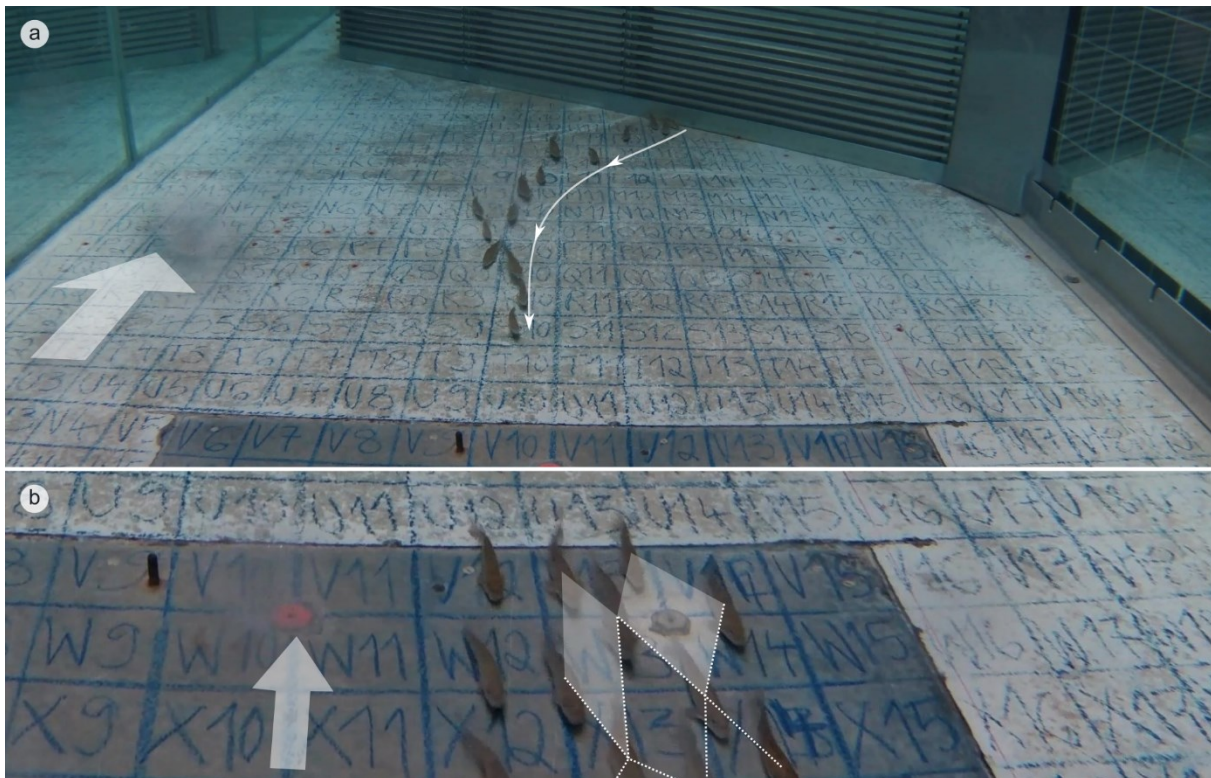


Abbildung 5.28: Schwarmverhalten von Gründlingen: (a) Senkrechtches Lösen von der Rechenfläche (jedoch keine senkrechte Körperausrichtung zum Rechen) und Schwimmen in Reihe; (b) Ansätze eines Diamantmusters

Für detaillierte Aussagen zum Fischverhalten war die Stichprobe der Tiere während der durchgeführten Versuche leider zu gering. Dennoch konnten einige Bereiche identifiziert werden, die mit klassischen, in der Literatur beschriebenen Verhaltensweisen übereinstimmen. Im Rahmen verschiedener Untersuchungen findet dabei immer häufiger die Einteilung in bestimmte Bereiche statt, in denen die Tiere eine bestimmte Verhaltensweise zeigen (teilweise, jedoch nicht ausschließlich, artspezifisch). Dabei sind Bezeichnungen wie z.B. „*specialised behavioural zone*“ (SBZ, Kerr et al. 2016), „*regions for specific swimming behaviour*“⁶² (SSB, Zha et al. 2019) und Reaktionsräume (RR⁶³, Lehmann et al. 2016) in der Literatur zu finden. Dies verdeutlicht bereits, dass die Veränderung des Verhaltens – also der Verhaltensgradient – oder spezifisch ein Wechsel der Schwimmart bei der Definition dieser Räume eine große Rolle spielt. Lehmann et al. (2016) beschreiben den Reaktionsraum als einen „definierten und abgrenzbaren Bereich, in dem Fische als Antwort auf dort herrschende Bedingungen wie eine Strömungssignatur ein reproduzierbares Verhalten zeigen“. Gerade der Faktor der Reproduzierbarkeit – also, dass Tiere in wiederholten Versuchen dieselbe Reaktion auf einen Reiz zeigen – ist hierbei essentiell. Folglich kann anhand beobachteter Schwimmarten eine erste Einteilung des Untersuchungsgebiets in Reaktionsräume erfolgen. Vor allem deren Ränder sind von Bedeutung, da diese ausschlaggebend für den Wechsel der Schwimmart sind (verhaltensauslösender Reiz).

⁶² Hier wird die fehlende transdisziplinäre Betrachtung deutlich, denn aus den Beschreibungen der Veröffentlichung wird klar, dass Zha et al. (2019) unter dem *specific swimming behaviour* eher die in der Biologie etablierten Schwimmarten – also *gaits* – verstehen.

⁶³ Als englische Übersetzung der Reaktionsräume wird hier die Bezeichnung *reactive regions* (RR) eingeführt.

Die Ergebnisse zeigen letztendlich, dass selbst ein eher strukturarmer Rechenaufbau bereits prägnante Verhaltensweisen hervorrufen kann. Hier muss dringend die Strategie verstanden werden, mit der die Tiere sich solchen Bereichen annähern und an welchen Reizen sie sich maßgeblich orientieren.

5.2.2 Quantitative Beschreibung des Fischverhaltens

Neben der qualitativen Beschreibung und Analyse der Beobachtungen kann auch eine Quantifizierung durchgeführt werden, die im Rahmen dieser Arbeit nicht mehr im Detail möglich war. Dennoch sollen im Folgenden Hinweise bezüglich einiger Aspekte gegeben werden, die in der Literatur in dieser Form noch nicht erwähnt wurden, für zukünftige Untersuchungen jedoch hilfreich sein können.

Durch die obigen Darlegungen zum Schwimmverhalten wird bereits deutlich, dass die Bewegungen der Tiere sehr komplex sind und vielseitig beschrieben werden können. Zwar besteht bei den Sichtbeobachtungen der Vorteil, dass der gesamte Raum (ggf. auch aus verschiedenen Perspektiven) sowie bestimmte Muster direkt erfasst werden können, jedoch liegt stets eine gewisse Subjektivität des Beobachters vor (siehe auch Abschnitt 2.5.1). Außerdem zeigt der Fisch in der Regel ein ständiges Manövrieren und Anpassen an die Strömung. Durch die Nutzung verschiedenster Antriebssysteme und Schwimmmarten kann er dabei Schwimmgeschwindigkeiten von null bis mehr als 20 Körperlängen pro Sekunde und Beschleunigungen von über 10g erreichen sowie Wendemanöver mit Radien von weniger als 3-10 % der Körperlänge durchführen (Webb und Gerstner 2000). Dieses Spektrum kann durch reine Sichtbeobachtung nicht oder nur durch qualitative Angaben (wie gering, mittel, hoch) in näherem Detail beschrieben werden. Daher kann die quantitative Erfassung und Auswertung der Daten zum Fischverhalten zur Bestätigung oder zur Ablehnung möglicher Hypothesen dienen.

Auf bisher genutzte Methoden zur Analyse wurde bereits in Abschnitt 2.5 eingegangen. Mittlerweile haben sich aus der Vielzahl von durchgeführten Untersuchungen zwei wesentliche Vorgehensweisen herauskristallisiert, für die folgende Bezeichnungen eingeführt werden:

- (1) *Statistische Analyse*: der multivariate Vergleich zwischen unterschiedlichen Tests (**Tabelle 5.5**) und
- (2) *Bewegungsanalyse*: die multivariate Analyse innerhalb eines Tests (**Tabelle 5.6**).

Bei (1) werden eine Vielzahl von Versuchen durchgeführt, in denen jeweils einzelne geometrische, hydraulische oder fischökologische Größen (z.B. Anströmgeschwindigkeit, Stababstände eines Rechens, getestete Fischarten) gezielt variiert werden. Während der Versuche findet dann vor allem ein Zählen von Ereignissen oder das Messen der Dauer von Zuständen, der Dauer bis zum Eintreten eines Ereignisses oder auch der Zeit zwischen Ereignissen statt. Daraus können wiederum Häufigkeiten bestimmt werden. Aus hydromechanischer Sicht werden in den meisten Fällen nur räumlich und zeitlich gemittelte Größen des Gesamtsetups betrachtet, wie z.B. die mittlere Anströmgeschwindigkeit. Diese stark reduzierte Betrachtung der Strömung ermöglicht den Einsatz statistischer Methoden wie Hypothesentests und multivariater oder mehrfaktorieller Varianzanalysen (für weitere Infos siehe Böckmann 2020).

Tabelle 5.5: Eingangsparameter und Ergebnisse der statistischen Analyse zwischen unterschiedlichen Testsetups am Beispiel eines Rechensetups; „kontinuierlich“ bezieht sich in diesem Fall auf den Variablenwert selbst

Multivariater Vergleich zwischen unterschiedlichen Tests		
Ethologie	Hydraulik	Ergebnis
Betrachtung von Ereignissen und Zuständen durch Zählen oder Zeitmessung	für jeden Test charakteristische geometrische und gemittelte hydraulische Parameter	Einfluss, den die Änderung einer geometrischen oder hydraulischen Variable auf die ethologische Variable, also das Verhalten, nimmt; Unterschiede zwischen Gruppen
<i>diskrete</i> (Zählen) oder <i>stetige</i> (Zeitmessung) und <i>eindimensionale Variablen</i>	<i>stetige</i> und <i>eindimensionale Variablen</i>	Allgemeine Praxisempfehlungen

Als Ergebnis dieser Untersuchungen zeigt sich dann beispielsweise, ob und wie stark sich die Änderung einer geometrischen oder hydraulischen Variable (zwischen den verschiedenen Tests) auf die ethologische Variable auswirkt und ob es Unterschiede zwischen den Gruppen gibt (z.B. bezogen auf verschiedene Fischarten). Aus diesen Tests werden in der Regel allgemeine Praxisempfehlungen und Richtwerte bezüglich des Baus spezifischer Anlagen abgeleitet. Jedoch ist es nicht möglich einen auslösenden Reiz zu identifizieren, um das Verhalten zu begründen. Gerade dieser Zusammenhang ist jedoch essentiell, wenn es um die Übertragbarkeit der Ergebnisse auf verschiedene Standorte mit womöglich sehr unterschiedlichen Strömungssituationen geht. Dies ist auch der Grund, warum ein reines Zählen von Ereignissen in ethohydraulischen Untersuchungen nicht praktiziert werden sollte (Adam und Lehmann 2011).

Tabelle 5.6: Eingangparameter und Ergebnisse der Bewegungsanalyse innerhalb eines einzelnen Tests am Beispiel eines Rechensetups; „kontinuierlich“ bezieht sich in diesem Fall auf den Variablenwert selbst; die kontinuierlichen, multidimensionalen Variablen können damit auch eine Zuordnung zu räumlich diskreten Zellen besitzen.

Multivariate Analyse innerhalb eines Tests		
Ethologie	Hydraulik	Ergebnis
Raumnutzung und detaillierte Bewegungen der Tiere	detaillierte multidimensionale, strömungsmechanische Analyse	Zusammenhänge zwischen verschiedenen komplexen Verhaltensweisen als Reaktion auf einen hydrodynamischen Reiz; hydraulisch-reaktives Verhalten und folglich ethohydraulische Signaturen
<i>stetige</i> und <i>multidimensionale</i> Variablen	<i>stetige</i> und <i>multidimensionale</i> Variablen	Grundlagenwissen und standortspezifische Detailplanung

Zeitabhängige Fischpositionen/-ausrichtungen von:

- Rotauge 1
- Rotauge 2
- Rotauge 3

$\Delta p_{l-r} = p_l - p_r$ [Pa]

Bewegungsmuster, Ausrichtungen zur Strömung (Rheotaxis) oder dem Hindernis, Schwimgeschwindigkeit, Beschleunigung, Umkehr usw.

Demgegenüber werden bei der Bewegungsanalyse sowohl die Schwimmbahnen der Fische räumlich genauestens verfolgt als auch die Strömungssituation hochaufgelöst erfasst. Für die ethologische Auswertung ist folglich ein Fischtracking entweder automatisiert (hier ist jedoch noch kein robustes funktionstüchtiges System bekannt; siehe Abschnitt 2.5.2) oder manuell mithilfe nachträglicher Videoanalysen (siehe z.B. Abschnitt 4.5.2) notwendig. Die Strömung kann mithilfe hydrodynamisch-numerischer Modelle, die zuvor anhand von Messdaten kalibriert und validiert wurden, visualisiert werden. Als Resultat dieser Art von Untersuchungen ist folglich eine detaillierte ethohydraulische Verschneidung von Fischverhalten und Strömungsreiz möglich. Diese resultiert bestenfalls in neuen ethohydraulischen Signaturen zur Erweiterung des Grundlagenwissens und ermöglicht damit eine standortspezifische Evaluation der Strömungsverhältnisse mit Aussagen über das zu erwartende Fischverhalten und eine entsprechende Anpassung geplanter Anlagen.

Die Bewegungsanalyse schließt in der Regel alle Evaluationsmöglichkeiten der statistischen Analyse ein. Sie besitzt damit einen größeren Ergebnisumfang, aber auch einen deutlich höheren Untersuchungsaufwand. Daher werden oft auch Mischformen angewendet, bei denen statistische Auswertungen durch zwei- oder dreidimensionale Strömungsanalysen ergänzt werden, um qualitativ bestimmte und von den Tieren häufig aufgesuchte Bereiche mit ermittelten Strömungssignaturen in Verbindungen zu bringen. Dafür kann der Aufenthalt der Tiere grob mit aufgezeichnet werden, was z.B. in Form eines einfachen über den Untersuchungsbereich gespannten Rasters geschehen kann. Diese mehrdimensionalen Variablen können jedoch in dieser Form nicht direkt in die statistischen Analysen einfließen, sondern müssen dann in größerem Maße qualitativ ausgewertet werden.

Bei der Analyse von Raumnutzungshäufigkeiten ist grundsätzlich Vorsicht geboten: es sollte nicht der Rückschluss gezogen werden, dass Bereiche, die eine geringe Nutzungshäufigkeit aufweisen, auch zwangsweise eine ungünstige Strömungssituation (die z.B. Meideverhalten auslöst) darstellen. Hier besteht auch die Möglichkeit, dass für die Fische bisher keine Notwendigkeit vorlag, diese Bereiche zu queren. Kerr et al. (2016) nutzen daher für ihre Untersuchungen den Ansatz des rezeptiven Feldes⁶⁴ der Tiere. Sind die hydrodynamischen Wegeoptionen eines Fisches sowie dessen letztendlich gewählter Weg bekannt, können daraus mögliche Strömungspräferenzen identifiziert werden.

Da folglich die alleinige räumliche Position nur wenig Aufschluss über mögliche verhaltensauslösende hydrodynamische Reize gibt, sind weitere Analysen sinnvoll.

Dazu sollte die im vorherigen Abschnitt bereits erwähnte Änderung des Verhaltens (Verhaltensgradient) oder im Speziellen die Änderung der Schwimmmarten für die Identifikation eines verhaltensauslösenden Reizes einbezogen werden. Die Forschung sollte zukünftig also in Richtung der Analyse von Verhaltensgradienten vorangetrieben werden, wozu eine geeignete Fischtracking-Technologie dringend erforderlich ist. Eine Zusammenstellung möglicher ethologischer Parameter ist als Übersicht in **Tabelle 5.7** gegeben.

Wenn die ethohydraulischen Grundlagen es zukünftig erlauben, ist auch eine Zuordnung von Schwimmmarten zu einer bestimmten Kombination aus Verhaltensparametern aus **Tabelle 5.7** möglich, sodass eine Analyse womöglich (teil-)automatisiert erfolgen kann.

⁶⁴ Kerr et al. (2016) bezeichneten es als *mechanosensory field of detection* – siehe auch Abschnitt 5.1.4, Seite 228. Das rezeptive Feld stellt einen den Fisch umgebenden Raum dar, innerhalb dessen er seine Umgebung hydrodynamisch „abtasten“ kann.

Tabelle 5.7: Ethologische Parameter für die Auswertung der Bewegungsanalyse in drei Ebenen; hellblaue Felder heben Parameter (Verhaltensgradienten und -muster) hervor, die sich als vielversprechend erweisen und auf die zukünftig stärker fokussiert werden sollte.

Parameter	Zugeordnete Variable	Erläuterung
Ebene 1 – Geometrie und Zeit Position und Ausrichtung des Fischkörpers	zeitvariable Position/Raumnutzungshäufigkeit	1D/2D/3D-Auswertung möglich; als stetige Variable, wenn genaue Position im Raum definiert wird (Trajektorien, der Fisch als Punkt) als diskrete Variable, wenn Position nur bestimmten Kacheln/Zellen zugeordnet wird (für Raumnutzungshäufigkeit und direkte Gegenüberstellung mit Mess- oder Simulationsdaten in diesen Zellen)
	zeitvariable, rheotaktische Ausrichtung	1D-Ausrichtung des Kopfes (diskrete Variable): negativ/ungerichtet/positiv (z.B. -1/0/1)
	zeitvariabler Fischvektor	definiert durch drei stetige Vektorkomponenten, welche die Ausrichtung in einem definierten Koordinatensystem angeben (2D/3D); Ermittlung des Gierwinkels möglich
	Zustandsdauer	Dauer, die ein bestimmtes Verhalten an einer bestimmten Position gezeigt wird
	Zeitdauer zwischen verschiedenen definierten Ereignissen	Dauer, bis ein bestimmtes Ereignis eintritt oder Dauer zwischen zwei bestimmten Ereignissen
	Häufigkeit	Anzahl einer Verhaltensaussprägung pro Zeit
Ebene 2 – Kinematik Eigenschaften der Fischbewegung basierend auf Daten der Ebene 1	(relative) Schwimmgeschwindigkeit	relative Geschwindigkeit zum Bezugssystem Erde: Berechnung aus dem in einer bestimmten Zeit zurückgelegten Weg; für die Schwimmgeschwindigkeit des Fisches selbst muss die lokale Strömungsgeschwindigkeit aufaddiert werden (Berücksichtigung der Richtung der Vektoren wichtig)
	Beschleunigung/Verzögerung	räumliche oder zeitliche Geschwindigkeitsgradienten; Berechnung aus der Änderung der Schwimmgeschwindigkeit über die Zeit oder den Raum
	Richtungsänderung oder -wechsel	Gradient der Richtung, d.h. Änderung des Winkels im Raum; hier ist relevant, worauf der Winkel bezogen wird: auf den lokalen Geschwindigkeitsvektor (Gierwinkel) oder auf die Neigung zur Koordinatenachse
Ebene 3 – Dynamik Kraftwirkung zwischen Fisch und Fluid	Schwanzschlagfrequenz (erzeugt Vortrieb)	durch die Bewegung von Flossen und Körper wird Vortrieb erzeugt; die Schwanzschlagfrequenz steht mit der Schwimmgeschwindigkeit in Verbindung
	Widerstand	die Bestimmung ist bisher nur in sehr kleiner räumlicher Ausdehnung mithilfe von Particle Image Velocimetry möglich, wobei die auf den Körper wirkenden Druckverläufe indirekt aus der Geschwindigkeit ermittelt und zur Berechnung des Widerstands genutzt werden
Sonstiges	Schwimmuster	Identifikation bestimmter wiederkehrender Schwimmuster, z.B. unter Nutzung von Methoden künstlicher Intelligenz; sowohl zur Identifikation von räumlichen (Sondier-)Mustern als auch von allgemeinen Schwimmmarten (z.B. durch eine bestimmte wiederkehrende Kombination aus Beschleunigung und Verzögerung)
Zusätzlich können diese Daten alters- bzw. größen- oder artenspezifisch ausgewertet werden.		

5.3 (Etho-)hydraulische Parameterbetrachtung

In bisherigen Untersuchungen zum Verhalten von Fischen in der Strömung wurde eine Vielzahl unterschiedlicher Strömungsparameter betrachtet: von der mittleren Geschwindigkeit über deren zeitliche Fluktuationen (z.B. turbulente kinetische Energie, Reynoldsschubspannungen und Vortizität) bis hin zu deren räumlichen Gradienten. Der Druck wurde bisher jedoch noch nicht berücksichtigt, was vermutlich an der schwierigen Messbarkeit und Interpretierbarkeit aufgrund des überlagerten statischen Drucks der Atmosphäre und der Wassersäule liegt. Der Druck – oder besser dessen Gradient – erwies sich jedoch in den obigen Analysen mit der neuen Fischsinnsonde als wertvoller Parameter, der auch mit der Seitenlinie des Fisches erfasst werden kann. Weiterhin wurde auch dessen Einfluss auf die Schwimmdynamik in den Grundlagen erläutert (Abschnitt 2.4.3 und 3.2.7). Aus diesem Grund werden im Folgenden einzelne Aspekte bezüglich des Drucks, der Geschwindigkeit und der Beschleunigung diskutiert, die zu einem Perspektivenwechsel bezüglich der Parameter dienen sollen.

Anschließend werden einige Hinweise zur Beschreibung der Turbulenz aufgeführt. Allgemein herrscht bezüglich des Fischverhaltens in turbulenter Strömung eine sehr kontroverse Diskussion in der Wissenschaft.

Weiterhin soll an dieser Stelle kurz der Vollständigkeit halber erwähnt werden, dass auch geometrische Parameter in ethohydraulischen Untersuchungen relevant sind. Sie nehmen nicht nur Einfluss auf die Strömung, sondern auch auf das Verhalten des Fisches. Als wesentliche Größen können hier die Wassertiefe, Bauwerksdurchlässe (z.B. Bypässe), Wanderhindernisse/Schutzanlagen (z.B. Stababstände am Fischschutzzechen) und charakteristische Bauwerksabmessungen genannt werden. Wichtige Aspekte für den Fisch sind dabei das Deckungsbedürfnis (siehe Adam und Lehmann 2011) sowie der Bewegungsspielraum zum Erhalt des Vortriebs und der Manövrierfähigkeit in der Strömung.

Es zeigt sich also, dass die für die Ethohydraulik relevanten Größen sich in folgende Kategorien eingliedern lassen:

- *Geometrie*: Wassertiefe, Bauwerksdurchlässe, Wanderhindernisse, Schutzanlagen
- *Kinematik*: mittlere Geschwindigkeit und deren räumliche (z.B. Scherung und Rotation, siehe Abschnitt 3.1) und zeitliche Gradienten (z.B. turbulente kinetische Energie und Reynoldsschubspannungen, siehe Abschnitt 3.2)
- *Dynamik*: Druck und momenterzeugende Wirbelstrukturen

5.3.1 Geschwindigkeit, Beschleunigung und Druck

Die Geschwindigkeit ist der wohl am häufigsten betrachtete Parameter in ethohydraulischen Untersuchungen. Was jedoch selten berücksichtigt wird, ist die eigentliche Schwimmgeschwindigkeit des Fisches. Denn der Fisch schwimmt dauerhaft in einem bewegten Bezugssystem⁶⁵. An dieser Stelle wird daher kurz auf die oben bereits beschriebene Relativgeschwindigkeit eingegangen, um zu zeigen, dass die Darstellung des Strömungsfeldes maßgeblich vom Bezugssystem abhängig ist. Damit soll ein neuer Blick auf die Strömung sowie die Fischwahrnehmung gegeben und eine Analogie zu anderen Feldgrößen hergestellt werden.

⁶⁵ Man stelle sich hier vor, der Mensch müsse ständig entgegen der Bewegung der Erde anrennen, um seine räumliche Position zu halten.

Wird das Erdbezugssystem bei der Umströmung eines Fisches betrachtet, laufen die Linien frontal auf diesen zu und umlaufen dessen Körper, wodurch es stromauf zu einer Verzögerung und kurz darauf zu einer Beschleunigung kommt (siehe auch Abschnitt 3.2.7 und 5.1.1, **Abbildung 5.29 a**). Während der Fisch von einem äußeren Betrachter als stationär gesehen wird, muss er jedoch dauerhaft gegen die Strömung anschwimmen. Würde man nun seine bewegte Unterwasserwelt als Bezugssystem betrachten (also würde sich der Beobachter mit der Strömung mitbewegen), ergäbe sich ein anderes Bild der Strömung (**Abbildung 5.29 b**).

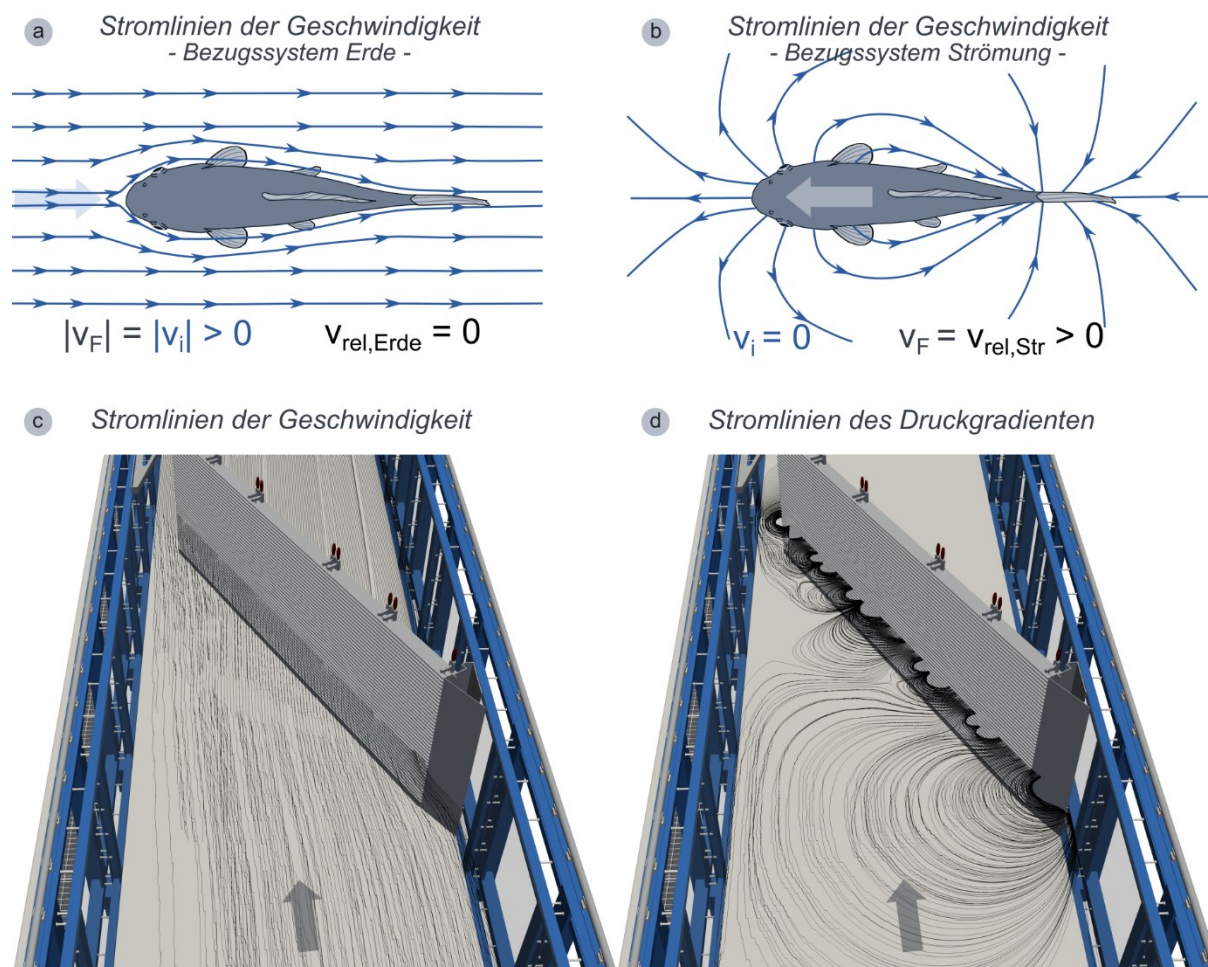


Abbildung 5.29: Stromlinien für dieselbe Strömungssituation, jedoch aus der Sicht zweier unterschiedlicher Bezugssysteme unter der vereinfachten Annahme einer Potentialströmung sowie Vergleich mit den Stromlinien der Geschwindigkeit und des Druckgradienten am Schrägrechensetup: (a) Bezugssystem Erde (fester Beobachter) – Strömungsgeschwindigkeit und Schwimmgeschwindigkeit sind entgegengesetzt gleich groß, sodass der Fisch sich anscheinend nicht fortbewegt (Halten der Position) und die Strömung sich bewegt; (b) Bezugssystem Strömung (mitbewegter Beobachter) – aufgrund des mitbewegten Beobachters scheint keine Strömung vorzuliegen und der Fisch bewegt sich mit seiner Schwimmgeschwindigkeit fort; (c) Stromlinien des Geschwindigkeitsfeldes im Schrägrechensetup (30°); (d) Stromlinien des Druckgradientenfeldes; die Abbildung zeigt die Ergebnisse der 3D-HN-Simulationen mit OpenFOAM (siehe Abschnitt 4.4).

Die Strömung wäre für den Beobachter nicht wahrnehmbar (genauso wie die Erdumdrehung für uns), v_i wäre also null und die wahre Schwimmgeschwindigkeit des Fisches v_F wäre direkt ersichtlich. Dadurch ergäbe sich für den Beobachter dasselbe Bild, wie wenn der Fisch mit dieser Schwimmgeschwindigkeit durch stehendes Wasser schwimmen würde. Er verdrängt das Wasser vor seinem Kopf, wobei dieses um ihn herumströmen muss. Die allgemeine Strömungssituation

ist jedoch dieselbe, es ändert sich lediglich die Betrachtungsweise⁶⁶. Dies konnte für das Geschwindigkeitsprofil unmittelbar vor dem Fisch auch dargelegt werden: Wird der dimensionslose Verlauf der Messungen von Bensing et al. (2022d) zur Geschwindigkeitsbeeinflussung vor einem umströmten Fisch mit dem Verlauf von Stewart et al. (2014) verglichen, die einen Fisch durch stehendes Wasser bewegten, ergibt sich eine gute Übereinstimmung (siehe Anhang A.4, Seite 342).

Dieser Aspekt ist dahingehend relevant, dass die Änderung des Bezugssystems womöglich auch ein besseres Verständnis für das oben bereits erwähnte rezeptive Feld eines Fisches ermöglicht. Hassan (1989) beschrieb die Ausbildung des Feldes um einen Fischkörper beim Schwimmen durch stehendes Wasser bereits mathematisch. Er erläuterte im Zusammenhang mit der hydrodynamischen Bildgebung, dass der Fisch Änderungen dieses Feldes mit der Seitenlinie detektieren kann. Schwimmt der Fisch dabei z.B. an einem Zylinder vorbei, werden die körpernahen Stromlinien zusammengedrückt und es findet eine einseitige Beschleunigung statt. Weiterhin können auch die Analogien zu anderen Feldern genannt werden, wie z.B. zur Schallausbreitung von Dipolen (Kalmijn 1988b) und zum elektrischen Feld eines Fisches mit elektrischem Organ (Bodznick 1989⁶⁷, siehe auch **Abbildung 2.5**).

Neben der Nutzung des eigenen Feldes, kann auch das Feld anderer Fische oder von Strukturen detektiert werden. Dies zeigt sich auch bei dem hier untersuchten Rechensetup. Die Druckgradienten des mithilfe der HN-Simulation berechneten Strömungsfeldes verlaufen analog zu den Stromlinien im Bezugssystem der Strömung (vgl. **Abbildung 5.29 b** und **d**). Natürlich besitzen auch die horizontal verlaufenden Rechenstäbe solche Felder. Da diese jedoch wesentlich schmaler sind, reicht deren Auswirkung nicht weit stromaufwärts. Die Rechenstäbe wurden außerdem im Modell nur vereinfacht abgebildet (siehe Abschnitt 4.4.1). Dusenbery (1992) bezeichnete den Raum bzw. die Reichweite, auf den etwas Einfluss nimmt (wie hier der Rechen), als *active space*. In diesem Bereich ist etwas für ein Lebewesen detektierbar. Dies könnte zukünftig folglich mit dem Konzept des Reaktionsraums verknüpft werden und das oben bereits erwähnte Wenderverhalten in einem gewissen Abstand vor dem Fischschuttrechen in den Untersuchungen von Lehmann et al. (2016) erklären. Auch Sutterlin und Waddy (1975) vermuten eine Orientierung anhand von – wie sie es bezeichneten – Druckdiskontinuitäten.

Einer der Ersten, die diesen Sachverhalt jedoch umfangreich beschrieben, war Dijkgraaf (1947). Er bezeichnete es als Stauungserscheinung (eng. *damming*), welche lokal als eine Art Wasserwiderstand auftritt und sich in den Staudruck (lokale Druckerhöhung) und den Aufstau selbst (lokale Verschiebung der Wasserteilchen) unterscheiden lässt. Weiterhin brachte Dijkgraaf (1952) die Stauungserscheinungen in einen Zusammenhang mit der Wahrnehmung durch die Seitenlinie und grenzte damit den hydrodynamischen Reiz von dem hydroakustischen Reiz, der sich mit Schallgeschwindigkeit ausbreitet und mit dem Innenohr wahrgenommen wird, ab.

Aus obigen Erläuterungen kann folglich eine Analogie zwischen dem Druckgradientenfeld und dem Geschwindigkeitsfeld bei mitbewegtem Bezugssystem dargelegt werden. Es muss lediglich berücksichtigt werden, dass der Gradient in der Regel in Richtung des größten Anstiegs zeigt und die Vektoren damit eine entgegengesetzte Richtung aufweisen. Dieser Sachverhalt wird

⁶⁶ Das Prinzip unterschiedlicher Bezugssysteme wird auch in Schleppkanälen verwendet. Dort werden z.B. Messflügel zur Kalibrierung mit definierter Geschwindigkeit durch stehendes Wasser gezogen.

⁶⁷ Bodznick (1989) verweist darauf, dass das hydrodynamische und elektrische Feld dieselbe räumliche Dipol-Konfiguration sowie eine exponentiell mit der Entfernung abschwächende Intensität aufweisen.

auch in der vereinfachten rechnerischen Betrachtung deutlich. Nimmt man den einfachen Fall der eindimensionalen, inkompressiblen und stationären Euler-Gleichungen an (kann aus der Navier-Stokes-Gleichung aus **Gleichung 3.29** hergeleitet werden), dann ergibt sich:

$$\overbrace{v_x \frac{\partial v_x}{\partial x}}^{\text{konvektive Beschleunigung}} = -\frac{1}{\rho} \frac{\partial p}{\partial x} \quad 5.7$$

mit ρ = Dichte des Fluids [kg/m³]
 v_x = Geschwindigkeit in x-Richtung [m/s]
 p = strömungsmechanischer Druck [N/m²]

Es wird hieraus ersichtlich, dass die Druckänderung in einer Richtung einen negativen Zusammenhang mit der Geschwindigkeitsänderung in dieser Richtung besitzt. Des Weiteren enthält die Gleichung auch den räumlichen Geschwindigkeitsgradienten (SVG, eng. *spatial velocity gradient*), der in den letzten beiden Jahrzehnten verstärkt untersucht wurde und oft als Beschleunigung (hier als Geschwindigkeitsänderung über eine Strecke) bezeichnet wird. Zwar ist dies eine stark vereinfachte Betrachtung, da keine Einflüsse der Turbulenz und nur eine Richtung einbezogen werden, jedoch kann das Prinzip damit gut veranschaulicht werden. Denn die beiden Feldgrößen stehen bekanntlich miteinander in Verbindung und die Änderung des Druckes (Druckgradient) führt zur Änderung der Geschwindigkeit (Beschleunigung/Verzögerung).

In Enders et al. (2009) wurde speziell die Geschwindigkeitsänderung zwischen Schwanz und Kopf über die Körperlänge des Fisches betrachtet. Es wird dabei beschrieben, dass Fische bei zu großen räumlichen Geschwindigkeitsänderungen eine Fluchtreaktion zeigen. Hervorzuheben ist vor allem, dass sie für die getesteten Lachssmolts einen Grenzwert für den SVG von ca. 1 cm/(s·cm) definierten und dieser Wert unabhängig von den absoluten Geschwindigkeiten war. Russon (2011) spezifiziert die Erkenntnisse weiterhin mit Studien zu Bachforellen. Hierbei wird beschrieben, dass ab einem SVG von $0,11 \pm 0,03$ cm/(s·cm) eine Drehung von zuvor ggf. negativ-rheotaktischer in eine positiv-rheotaktische Ausrichtung zu erkennen ist. Ab einem SVG von $0,79 \pm 0,26$ cm/(s·cm) zeigen die Tiere dann eine Fluchtreaktion in Richtung Oberstrom. Entsprechend verringert sich die Akzeptanz eines Bypasses bei zu hohen räumlichen Geschwindigkeitsgradienten im Bereich des Einstiegs (Bensing et al. 2022a). Dies konnte auch bei den Annäherungen an den Bypass im in dieser Arbeit untersuchten Versuchsaufbau nachgewiesen werden.

Der räumliche Geschwindigkeitsgradient kann bei hoher räumlicher Auflösung sowohl messtechnisch als auch anhand von hydrodynamisch-numerischen Simulationen ermittelt werden. Die Messung des Druckgradienten, wie sie in dieser Arbeit durchgeführt wurde, muss zukünftig weiter optimiert werden. Die Integration weiterer Drucksensoren entlang der Flanke kann dabei für die Annäherung an Öffnungen eingesetzt werden, wie es in den Versuchen von Enders et al. (2009) beschrieben wurde. Andere Arten der großräumigen messtechnischen Erfassung des Drucks sind nicht bekannt. In einigen Studien wurde höchstens kleinräumig eine Umrechnung der ermittelten Geschwindigkeitsfelder in Druckfelder durchgeführt.

Die weiterführende Betrachtung des SVG und des Druckgradienten wird folglich als vielversprechend angesehen und es sollte zukünftig weiter untersucht werden, ab welchem Grenzwert der räumlichen Beschleunigung eine Änderung des Verhaltens (Verhaltensgradient) zu beobachten ist.

5.3.2 Hinweise zur Turbulenz

Zwar kann im Rahmen dieser Arbeit keine detaillierte Turbulenzanalyse mehr durchgeführt werden, jedoch sollen im Folgenden einige Hinweise gegeben werden, die im Laufe der Bearbeitung aufgekommen sind. In Abschnitt 3.2 wurde bereits auf die Grundlagen der Reynoldszerlegung und die turbulenten Eigenschaften der Strömung eingegangen. Die Strömung kann folglich in einen mittleren Term und einen Schwankungsterm, der die turbulente Strömungsbewegung charakterisiert, zerlegt werden. Walzen⁶⁸ und Rezirkulationszonen, die sich hinter Bauwerkskanten ausbilden und quasi-stationär sind, werden dabei hauptsächlich durch den mittleren Term charakterisiert. Demgegenüber werden Wirbelstrukturen, die sich von festen Oberflächen ablösen und mit der Strömung transportiert werden, vor allem durch den Schwankungsterm beschrieben. Dieser entspricht wiederum einem zeitlichen Geschwindigkeitsgradienten. Wird bezüglich der transportierten Wirbel außerdem das mitbewegte Bezugssystem betrachtet, werden die Wirbel als sich drehende Strukturen sichtbar, während sie sich im Bezugssystem Erde aufgrund der Überlagerung mit dem stationären, mittleren Strömungsanteil eher als ein „Hin- und Her-Zappeln“ des Geschwindigkeitsvektors ausprägen⁶⁹.

Darlegungen zu turbulenten Strömungsgrößen, deren Berechnung und dem Fischverhalten gibt es in der Literatur eine Vielzahl – hier sind vor allem die sehr umfangreichen Untersuchungen von Pavlov et al. (2000) zu nennen. Des Weiteren haben Lacey et al. (2012) das sogenannte IPOS-Framework entwickelt, in dem sie turbulente Strömungsgrößen in verschiedene Bereiche untergliedern: (1) die Intensität ($I = \textit{intensity}$), (2) die Periodizität ($P = \textit{periodicity}$), (3) die Orientierung ($O = \textit{orientation}$) und (4) der Maßstab ($S = \textit{scale}$). Für die einzelnen Kategorien werden verschiedene Parameter zu deren Beschreibung genannt. Das Problem an dieser Stelle ist, dass viel Theorie kursiert, aber oft (a) keine präzisen, (b) kontroverse oder (c) keine Definitionen gegeben werden. Dies ist höchstwahrscheinlich auch der Grund dafür, warum die Theorie so selten umgesetzt und angewendet wird.

Als klares Beispiel kann die Turbulenzintensität genannt werden. Eine Übersicht einiger, möglicher Definitionen aus unterschiedlichen Quellen wurde entsprechend ihrer originalen Darstellungen in Anhang A.11 aufgeführt. Es zeigt sich, dass die Turbulenzintensität sehr unterschiedlich definiert wurde. Die häufigste Form entspricht auch der in DIN EN 61400-1 (VDE 0127-1) für Windkraftanlagen definierten Form. Dort wird die Standardabweichung „einer“ Geschwindigkeit auf „eine“ mittlere Geschwindigkeit bezogen – also in der Form $TI = \textit{std}(v_i) / \bar{v}_i$. Dadurch ergibt sich wiederum die nächste Schwierigkeit, da nicht genau definiert wird, auf welche Geschwindigkeiten sich dies bezieht (durch die Fragezeichen in der Formel gekennzeichnet). Es können einzelne Geschwindigkeitskomponenten gemeint sein oder auch die resultierende Geschwindigkeit – beides taucht in der Literatur auf. Ebenso kann für die mittlere Geschwindigkeit die lokale, zeitgemittelte Geschwindigkeit gemeint sein oder aber auch die über einen bestimmten Raum (z.B. das gesamte Untersuchungsgebiet) gemittelte Geschwindigkeit. Auch das wird aus den Beschreibungen meist nicht deutlich herausgearbeitet.

Bei Normalisierung mit der mittleren lokalen Geschwindigkeit stellt sich außerdem die Frage nach der Aussagekraft. Betrachtete man beispielweise zwei Punkte mit ähnlichen Schwankungsanteilen, ergibt sich auch eine ähnliche Standardabweichung. Geht jedoch in dem einen Punkt

⁶⁸ Walzen stellen in der Regel Rezirkulationszonen mit horizontaler Achse dar.

⁶⁹ An dieser Stelle hilft auch die Betrachtung der komplexen Zahlenebene, die sehr schön zur Veranschaulichung der Fourier Transformation genutzt werden kann.

die mittlere Geschwindigkeit gegen Null, während sie in dem anderen sehr groß ist, ergeben sich zwei völlig unterschiedliche Turbulenzintensitäten. Im Punkt mit geringer Geschwindigkeit wird sie folglich enorm groß, was aber in diesem Fall nicht gleichbedeutend mit einer für den Fisch anspruchsvollen Situation sein muss – denn die Schwankungen sind in beiden Fällen dieselben. Weiterhin ist die Gleichung für eine mittlere Geschwindigkeit von null nicht definiert, wie auch Herwig (2004) betont.

In vielen weiteren Studien besitzt die Turbulenzintensität außerdem eine Vielzahl möglicher Unterteilungen und Spezifikationen sowie unterschiedliche Symbole und Einheiten (vgl. Anhang A.11). Daher wird die Annahme getroffen, dass der Begriff „Intensität“ in der Literatur sehr häufig nicht ausschließlich im Sinne der hydromechanischen Größe genutzt wird, sondern eher die Stärke oder Heftigkeit turbulenter Schwankungen ganz allgemein beschreiben soll.⁷⁰ Dies wird gerade dann deutlich, wenn auch die turbulente kinetische Energie k (siehe **Gleichung 3.42**) auch als Turbulenzintensität bezeichnet wird.

Da die Intensität außerdem im physikalischen Sinne einer Leistung pro Fläche mit der Einheit Watt pro Quadratmeter entspricht und die meist verwendete Form der Turbulenzintensität einheitenlos ist, erweist sich der Begriff grundsätzlich als nicht präzise. Da sich bei der Recherche starke Überschneidungen mit dem Turbulenzgrad zeigten (z.B. Herwig 2004; Prandtl et al. 1990; siehe Seite 387), wird an dieser Stelle die deutliche Empfehlung zur Verwendung dieser Bezeichnung sowie der zugehörigen mathematischen Definition gegeben.

Die Vermischung der Begrifflichkeiten und Definitionen bezüglich der Turbulenzintensität in der Literatur erschwert damit eine Vergleichbarkeit und kann im schlimmsten Fall sogar aufgrund der unterschiedlichen Definitionen zu gegensätzlichen Aussagen führen.

Diese Diskussion soll darauf hinauslaufen, dass die gewählten Parameter einer genauen Prüfung ihrer Aussagekraft im Zusammenhang mit dem Fischverhalten bedürfen und daher stets hinterfragt werden sollten. Es wurde bereits darauf eingegangen, dass Fische sogar turbulente Zonen bevorzugen, da sie dadurch Informationen über die Strömung erhalten, die sie beispielsweise zur rheotaktischen Ausrichtung nutzen können (siehe Abschnitt 2.3.2). Ebenso wurde dargelegt, dass die Tiere gezielt Wirbelstrukturen zur energiesparenden Fortbewegung nutzen (siehe Abschnitt 2.4.3) oder in Rezirkulationszonen verharren (z.B. Adam und Lehmann 2011; Tarrade et al. 2008). Dennoch gibt es auch Bereiche oder Situationen, in denen Turbulenzen gemieden werden – gerade dann, wenn dies zu einer instabilen Körperlage führen kann (Webb und Cotel 2011b). Um beides zu vereinen, stellten Smith et al. (2014) die Hypothese zur Anziehung und Meidung von Turbulenz auf (siehe Abschnitt 3.5.3, Seite 153). Und selbst wenn nicht periodisch und unvorhersehbar auftretende Turbulenzen den Fischen eine höhere Leistung abverlangen (Alexandre et al. 2013; Tritico und Cotel 2010), ist dies nicht gleichbedeutend mit einem Meiden dieser Bereiche.

Ein wichtiger Punkt, den Lacey et al. (2012) ansprechen, sind die Unterschiede im Turbulenzspektrum (siehe Abschnitt 3.2.4), die zwischen Natur und Labor auftreten. Dieser Aspekt bedarf

⁷⁰ Da Intensität eigentlich eine physikalische Größe darstellt, findet man sogar auf Wikipedia die folgende Aussage: „Außerhalb der Physik wird der Begriff in ungenauer Weise auch für „Stärke“, „Kraft“, „Amplitude“, oder „Pegel“ verwendet.“ ([https://de.wikipedia.org/wiki/Intensit%C3%A4t_\(Physik\)](https://de.wikipedia.org/wiki/Intensit%C3%A4t_(Physik)), abgerufen am 25.04.2020); auch im Englischsprachigen wird die synonyme Verwendung des Begriffes der „Intensität“ für Stärke usw. als „umgangssprachlicher Gebrauch“ bezeichnet (<https://en.wikipedia.org/wiki/Intensity>, abgerufen am 15.01.2023)

zukünftig weiterer Untersuchungen, indem das Spektrum der Turbulenz an verschiedenen wasserbaulichen Anlagen umfangreicher untersucht und kategorisiert wird, wie es in Ansätzen für natürliche Habitate getan wurde (siehe Lacey et al. 2012; Wilkes et al. 2013).

Zur Beschreibung der Stärke der Turbulenz werden folglich meist zeitliche Geschwindigkeitsgradienten im Rahmen der statistischen Beschreibung der Turbulenz verwendet. Auf Basis dieser statistischen Untersuchungen ist es jedoch oft schwierig, eine Aussage über die Struktur, z.B. den Verlauf der Achse, eines Wirbels zu erhalten. Daher können die Ansätze der strukturellen Beschreibung der Turbulenz in Form der kohärenten Strukturen ein zielführender Ansatz sein. In Abschnitt 3.2.4 wurde in **Gleichung 3.51** das Q-Kriterium vorgestellt, das auch im Zusammenhang mit fischökologischen Studien erwähnt wird (z.B. Haselbauer und Martinez 2011; Roth et al. 2021).

Meist findet die Berechnung anhand hydrodynamisch-numerischer Simulationen statt, jedoch kann es auch bei der Anwendung kleinräumiger und hochaufgelöster Messtechnik (z.B. PIV, siehe Abschnitt 3.4.1) ermittelt werden. Für das hier untersuchte Schrägrechensetup sind die Ergebnisse der hydrodynamisch-numerischen Simulation in **Abbildung 5.30** dargestellt. Um zu zeigen, wie sich die Wahl der Grenze für das Q-Kriterium auf die Visualisierung auswirkt, wurden zwei verschiedene Isoflächen dargestellt: für $0,50 \text{ s}^{-2}$ und für 15 s^{-2} . In diesem Fall sind die Einflüsse des im Q-Kriterium enthaltenen Anteils des Wirbeltensors stromauf des Rechens fast nicht zu erkennen, weshalb keine Beeinflussung der Fische durch größere Wirbelstrukturen oberstromig des Rechens vermutet wird.

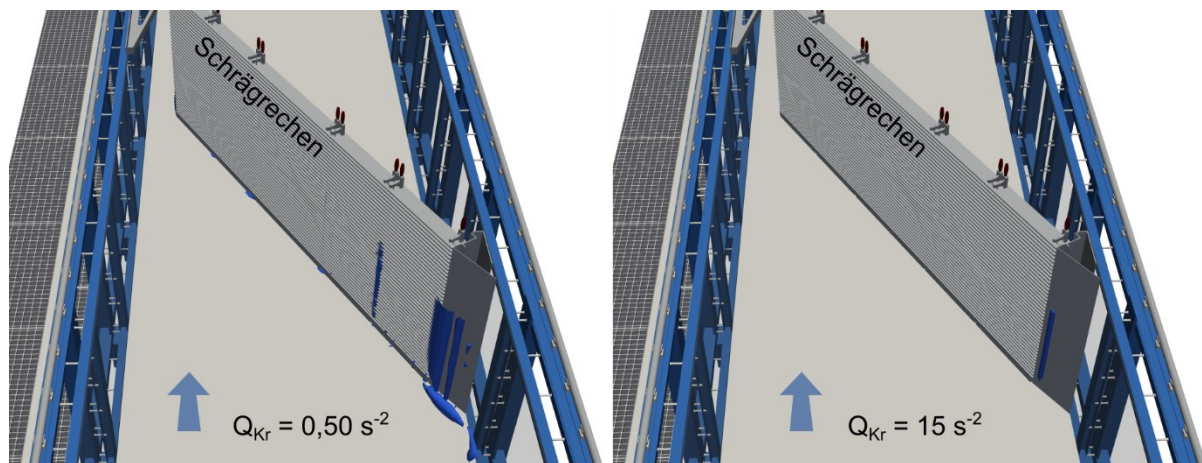


Abbildung 5.30: Visualisierung des Q-Kriteriums am Schrägrechensetup (30°): es wird ersichtlich, wie sich die Änderung des Grenzwertes für die Isofläche des Q-Kriteriums auf die räumliche Ausbreitung der dargestellten Strukturen auswirkt

Um demgegenüber ein anderes Beispiel und damit die mögliche Bedeutung des Q-Kriteriums darzulegen, wird eine Untersuchung am Flachrechen betrachtet (Lehmann et al. 2021a, **Abbildung 5.31**). In diesem Beispiel konnte der sich in Strömungsrichtung rechtsseitig des Rechens ausbildende, luftziehende Wirbel durch das Q-Kriterium sehr gut abgebildet werden. Dieser Wirbel zeigte in den Lebendtierversuchen sogar eine Gefährdung der Stabilität der Fische. Auch

Tritico und Cotel (2010) gehen auf eine mögliche Körperrotation der Tiere bei zu großer Wirbelstärke (Vortizität⁷¹) ein. Da diese Wirbelstärke bei positivem Q-Kriterium den überwiegenden Anteil darstellt, bekräftigt dies eine zukünftig verstärkte Betrachtung dieses Parameters für die strukturelle Visualisierung der Turbulenz. Folglich muss weiter untersucht werden, welche konkreten Grenzwerte in Kombination mit Fischlängen womöglich zu einer Destabilisierung führen können.

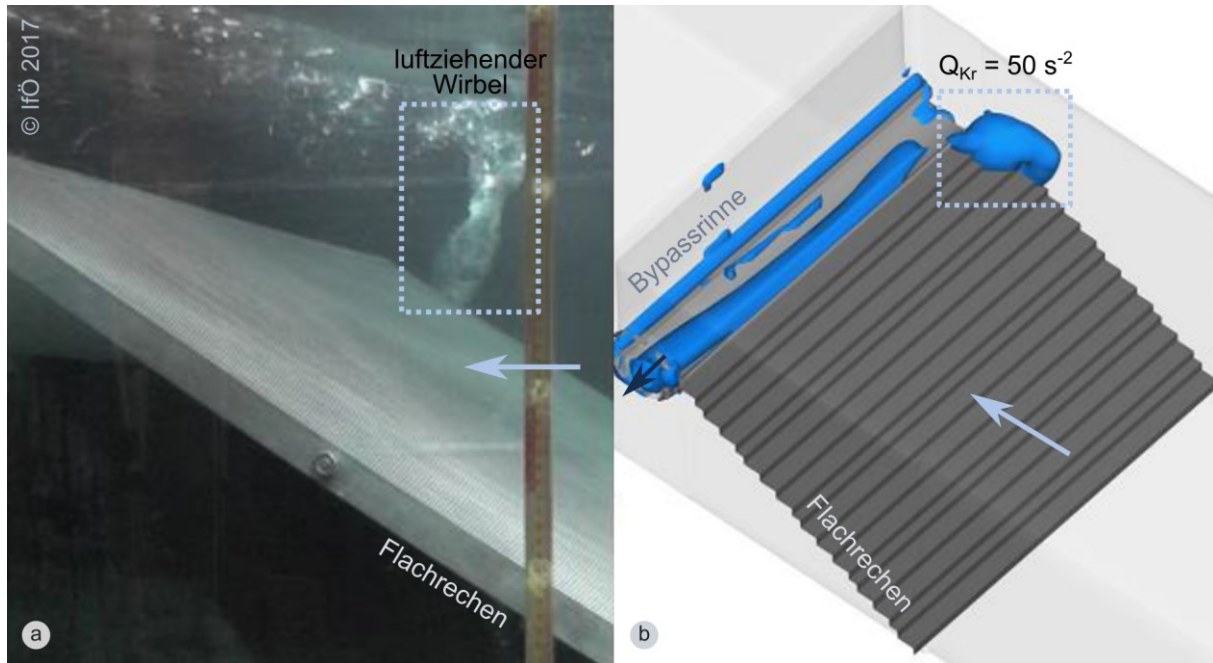


Abbildung 5.31: Q-Kriterium am Flachrechensetup: (a) Aufnahme eines luftziehenden Wirbels während der ethohydraulischen Versuche (Foto: Institut für angewandte Ökologie, IfÖ 2017); (b) Ermittlung des Q-Kriteriums anhand hydrodynamisch-numerischer Simulationen (mit Flow-3D® von Flow Science, Inc.; aus Heid 2017)

⁷¹ Die Vortizität (resultierend aus der zweifachen Rotation, siehe Abschnitt 3.1 und 3.2.2) stellt ebenfalls eine Differenz räumlicher Geschwindigkeitsgradienten dar.

6 Empfehlungen zur ethohydraulischen Modellierung

Erkenntnis hängt [...] einerseits mit Entlastung vom „Druck der Realität“, andererseits mit analogisierender Merkmalsübertragung zusammen.

(Stachowiak 1980)

Anhand der aus der Grundlagenanalyse sowie der Datenauswertung resultierenden Erkenntnisse wird im folgenden Kapitel noch einmal auf die drei Forschungsgegenstände fokussiert. Dazu werden die wesentlichen Ergebnisse und Empfehlungen zusammengefasst.

6.1 Ethologische und hydraulische Beschreibung

Welche ethologischen und hydraulischen Parameter können für ethohydraulische Untersuchungen zielführend genutzt werden? Und wie können diese Parameter messtechnisch und numerisch evaluiert und analysiert werden?

Im Rahmen der Arbeit konnten bezüglich der ethologischen und hydraulischen Beschreibung drei wesentliche Hypothesen und Konzepte entwickelt werden, die zukünftig weiteren Untersuchungen bedürfen: der Fischkörper als Geschwindigkeits-Druck-Wandler, das ethohydraulische Gradientenkonzept sowie die Einteilung hydraulischer Parameter in informationsbasierte und leistungs-basierte Größen.

Zur Relevanz des Fischkörpers

- Es konnte mithilfe der simultanen FSS- und ADV-Messungen gezeigt werden, dass der Fischkörper als eine Art **Geschwindigkeits-Druck-Wandler** dient und Geschwindigkeitsfluktuationen voraussichtlich **dreidimensional** aufgezeichnet werden können – vertikal und längs der Körperoberfläche mit den unterschiedlich ausgerichteten Epidermalneuromasten und normal zur Körperoberfläche mit den Kanalneuromasten (*Hypothese* anhand der messtechnischen Analyse). Die Information zum Geschwindigkeitsanteil in oberflächennormaler Richtung resultiert folglich aus der Umwandlung der Geschwindigkeit in einen (Stau-)Druck und konnte mit der

FSS gemessen werden. Daraus folgt, dass die Geschwindigkeiten zukünftig bei neuroethologischen Betrachtungen unbedingt dreidimensional analysiert werden sollten. (Abschnitt 5.1.1)

- Die eben genannte Energieumwandlung gilt sowohl für die **konvektiv transportierten Fluktuationen** (Informationstransport) als auch für das **lokale mittlere Geschwindigkeitsfeld**. Die Information bleibt sogar trotz des den Fisch umgebenden Druckfelds und damit der Verringerung der Transportgeschwindigkeit (mit dem Transportmedium Wasser) erhalten und ist **beidseitig in entgegengesetzter Wirkrichtung** detektierbar. (Abschnitt 5.1.1 und 5.1.2)
- Den Fischkörper selbst umgibt ebenfalls ein in der Literatur mehrfach erwähntes Druckfeld. Da dieses bisher nur im Zusammenhang mit der Bewegung im stehenden Wasser in Verbindung gebracht wurde, wurde in dieser Arbeit auf den Wechsel des Bezugssystems hingewiesen. Das **Druckfeld** stellt dabei das **rezeptive Feld** des Fisches dar. Der Einfluss dieses Feldes wurde in der Literatur vielfach mit ein bis zwei Körperlängen definiert. In den vorliegenden Untersuchungen zeigte sich anhand der Korrekturfunktion ebenfalls, dass der Einfluss des Fischkörpers auf die Strömung sich im Abstand von einer Fischlänge auf weniger als 1% der ungestörten Geschwindigkeit verringerte und für die drei getesteten Geschwindigkeiten ungefähr gleich war (siehe Anhang A.4, Seite 342). Bezüglich der genauen Ausdehnung des rezeptiven Feldes sowie einer präzisen Definition ist noch Forschungsbedarf. (Abschnitt 5.3.1)

Das ethohydraulische Gradientenkonzept

- In der gesichteten Literatur zur Sinnesphysiologie wurde die Relevanz der **Reizänderung für die Sinneszellen** hervorgehoben. (Abschnitt 2.2)
- In der gesichteten Literatur zur Orientierung im Raum wurde die Relevanz des **Gradientenfeldes für die Orientierung** (mit Bezug zu den Taxien) hervorgehoben. (Abschnitt 2.3.2)
- In der gesichteten Literatur zur Schwimmkinematik wurde die **Änderung des Schwimmverhaltens** bzw. konkret der Schwimmarbeit in Abhängigkeit von der Strömungsgeschwindigkeit beschrieben. Dabei wird jeweils eine für den relevanten Geschwindigkeitsbereich effiziente Schwimmgeschwindigkeit gewählt. (Abschnitt 2.4.2 und 5.2.1)
- In der Hydromechanik führen Änderungen der Geometrie oder wasserbaulichen Struktur auch zu Änderungen, des sie umgebenden **Strömungsfelds**. Viele oft genutzte Strömungsgrößen können dabei auch als **räumliche und zeitliche Gradienten** der Geschwindigkeit beschrieben werden – turbulente kinetische Energie, Beschleunigungen, Vortizität, Scherungen usw. (Abschnitt 3.1 und 3.2)
- Die Änderung des Druckfeldes aufgrund der „Stauungserscheinungen“ kann bspw. in Form einer **hydrodynamischen Bildgebung** genutzt werden. (Abschnitt 5.1.3)
- Zukünftig sollte weiterhin untersucht werden, ob sich mithilfe von **Druckgradienten** oder der **räumlichen Geschwindigkeitsgradienten** (SVG, eng. *spatial velocity*)

gradients) in Verbindung mit getestetem Fischverhalten **Reaktionsräume** abgrenzen lassen, in denen Fische ein bestimmtes reproduzierbares Verhalten zeigen. (Abschnitt 5.3.1)

- Es zeigt sich, dass **Gradienten in der Ethohydraulik** in vielerlei Hinsicht eine bedeutende Rolle spielen und daher zukünftig im Rahmen eines ethohydraulischen Gradientenkonzeptes weiter untersucht werden sollten.

Informationsbasierte und leistungsorientierte Parameter

- Oft wird die Sinneswahrnehmung der Fische bei ethohydraulischen Untersuchungen nicht im Detail berücksichtigt. Daher findet keine ausreichende Trennung zwischen Parametern statt, die **Informationen** liefern, und denen, die sich auf die **Leistung** der Tiere kräftezehrend auswirken. (Abschnitt 5.1.4)
- **Zeitgemittelte Strömungsfelder** beziehen sich vor allem auf die Leistung der Tiere (Widerstand durch die auf den Körper wirkenden Druckunterschiede) und dienen zur großräumigen Orientierung (Gradientenfelder).
- **Zeitliche Schwankungsgrößen** liefern in der Regel Informationen und können der kleinräumigen Orientierung dienen. Je nach Ausmaß der Schwankungen kann auch die Stabilität der Tiere jedoch beeinflusst werden. Hier besteht ebenfalls Forschungsbedarf.

Weitere Parameter, Messtechnik und Numerik

- Zukünftig sollten die oben bereits erwähnten **Druckgradienten** im Zusammenhang mit dem Fischverhalten genauer untersucht werden. Diese können analog zu den bereits häufiger betrachteten **räumlichen Geschwindigkeitsgradienten** gesehen werden. Hier bedarf es einer genaueren Analyse bezüglich deren Eignung und Relevanz. (Abschnitt 5.3.1)
- Für die Bestimmung der Druckgradienten sind aktuell noch hydrodynamisch-numerische Simulationen nötig, da die Messtechnik zur hochaufgelösten Aufzeichnung von Druckgradienten zunächst weiter optimiert werden muss. Erste Tests zur Bestimmung des Druckgradienten über die Breite der FSS zeigen jedoch bereits vielversprechende Ergebnisse. Die räumlichen Geschwindigkeitsgradienten können mithilfe etablierter Geschwindigkeitsmesstechnik analysiert werden. (Abschnitt 5.1.5)
- Ebenso ist zukünftig die nähere Analyse des **Q-Kriteriums** als Maß für kohärente Strukturen von Bedeutung. Da als Basis ein räumlich hochaufgelöstes Strömungsfeld vorliegen muss, ist die Bestimmung für die im wasserbaulichen Kontext notwendige Größenordnung nur mithilfe hydrodynamisch-numerischer Simulationen möglich. Da hier eine maßgebliche, visuelle Analyse der Wirbelstrukturen erfolgt, bedarf es außerdem der Erarbeitung von Empfehlungen für die geeignete Wahl des Wertebereichs zur Visualisierung. (Abschnitt 5.3.2)
- Eine weiterhin große Wissenslücke liegt im Bereich der verschiedenen **turbulenzbeschreibenden Parameter** und deren Wirkung auf Fische vor. Die Aussagen in

der Literatur sind immer wieder sehr kontrovers, wobei sich das Bild einer situativen Turbulenzpräferenz immer weiter verstärkt. Manche Autoren beschreiben die Bevorzugung turbulenter Bereiche, was mit dem möglichen Informationstransport verknüpft wird. Andere Autoren heben die leistungsschwächenden Auswirkungen der Turbulenz hervor. Diesbezüglich bedarf es dringend einer detaillierten und gut geplanten Untersuchung, um mehr Klarheit zu schaffen und die möglichen Auswirkungen der Turbulenz beim Bau von Anlagen zur Durchgängigkeit zu berücksichtigen. (Abschnitt 5.3.2)

- Daran anknüpfend sind die in der Literatur vorzufindenden Definitionen einzelner Parameter – im Speziellen der **Turbulenzintensität** – sehr konfus. Es bedarf damit einer einheitlichen und klaren Definition für die zukünftige Anwendung. Ob die Turbulenzintensität im ethohydraulischen Kontext einen geeigneten Parameter darstellt, ist stark in Frage zu stellen. (Abschnitt 5.3.2)
- Bezüglich der **Messtechnik** wurde sowohl für **ethologische** (Tabelle 2.2) als auch für **hydraulische Zusammenhänge** (Tabelle 3.2) eine Übersicht gegeben, um diese in zukünftigen Untersuchungen zielführend wählen und einsetzen zu können.
- Auch die erarbeitete Zusammenstellung von in der Literatur im Zusammenhang mit dem Fischverhalten genannten **Verhaltensweisen** (Tabelle 5.4) kann als Basis für zukünftige Verhaltensanalysen dienen. Sie sollte weiter ausgearbeitet und spezifiziert werden, sodass ein international einheitliches Verständnis verwendeter Begrifflichkeiten vorliegt. (Abschnitt 5.2.1)
- Dringend notwendig ist die Weiterentwicklung eines geeigneten **Fischtrackingsystems**, um zukünftig eine detaillierte Verschneidung des hydrodynamischen Reizes mit der Reaktion des Fisches durchführen zu können. (Abschnitt 2.5.2 und 5.2.2)
- Die Messung mit der **Fischsinnessonde (FSS)** hat sich als vielversprechender Ansatz herausgestellt, um Gradienten direkt messen zu können. Dennoch besteht bezüglich ihres Einsatzes sowie ihrer Ausstattung in einigen Punkten noch Optimierungsbedarf. (Abschnitt 5.1.5)
- Zukünftig können mit einer **weiterentwickelten FSS** noch folgende Punkte untersucht werden: (1) Kann ein zeitlicher Versatz der links- und rechtsseitig empfangenen Signale zur **Richtungsbestimmung** beitragen? Für diesen Aspekt ist eine höhere Abtastrate der FSS nötig. (2) Kann die **konvektive Geschwindigkeit** anhand des Wirbeltransportes entlang der Flanken bestimmt werden? Für diesen Aspekt sind mehrere seitlich aufgereichte Drucksensoren nötig. (3) Es können noch weitere aufgezeichnete Parameter der FSS (z.B. das Magnetfeld oder die Temperatur) analysiert und Ansätze zur Berücksichtigung der **multimodalen Wahrnehmung** der Fische entwickelt werden. (Abschnitt 5.1.5)

6.2 Hydraulische Strukturen

Welche Parameter/Informationen gehen von wasserbaulichen Strukturen aus? Wie kann Fischverhalten an wasserbaulichen Strukturen kategorisiert werden?

Anhand der Untersuchungen konnte das bisher in der Literatur allgemein beschriebene Verhalten von Fischen an einem Fischschutzrechen beispielhaft angewendet werden (5.2.1). Fische versuchen bei ihrer Wanderung stets Energie einzusparen und passen daher ihr Verhalten der vorliegenden Situation entsprechend an. Dafür haben sie beispielsweise verschiedene Schwimmarten zum Verharren an Strukturen oder der Wand entwickelt, die sie selbst an dem einfachen Rechensetup zeigten. Der Stützrahmen des Rechens, auf dem die horizontal verlaufenden Rechenstäbe aufliegen, stellt dabei eine solche Struktur dar. Im Hinblick auf eine reale Anlage werden diese Bereiche wesentlich größer sein und den Tieren dort je nach allgemeiner Strömungssituation eine Möglichkeit zum Verharren anbieten. Ausschlaggebend ist dabei auch die Größe der Struktur im Verhältnis zur Fischgröße. Auch das Auffinden des Bypasses wird an einer Anlage im Freiland um ein Vielfaches schwieriger, da das Verhältnis von durchströmtem Rechenquerschnitt zum Öffnungsquerschnitt eines Bypasses um ein Vielfaches größer ist.

Die Strukturen machen sich über ihr Druckfeld bemerkbar (Abschnitt 5.1.3 und 5.3.1), welches analog zum rezeptiven Feld des Fisches gesehen werden kann. Dadurch wird deutlich, dass nicht nur das eigene rezeptive Feld des Fisches zur Wahrnehmung relevant ist, sondern auch die Reichweite, über die sich Informationen über die Umgebung im Strömungsfeld ausbreiten. Wie oben bereits beschrieben wurde, stellt sich hier die Frage, ob diese Druckfelder bei der Definition von Reaktionsräumen helfen.

Vorsicht ist außerdem bezüglich der theoretischen Zerlegung des Geschwindigkeitsvektors in verschiedentlich ausgerichtete Anteile geboten (Abschnitt 5.1.4). Diese oft praktizierte Zerlegung ist nur dann sinnvoll, wenn auch eine Oberfläche vorliegt, auf die sie sich als Strömungsdruck auswirken kann. Dann findet eine Kraftwirkung auf diese Fläche statt, was im ethohydraulischen Kontext interpretiert werden kann. Ein halbdurchlässiger Rechen stellt hierbei keine feste Oberfläche dar.

Für die Beschreibung der an wasserbaulichen Strukturen vorliegenden Informationen ist die Wanderrichtung von Bedeutung. Die vorliegenden Untersuchungen wurden an einem Setup für den Fischabstieg durchgeführt, weshalb hier die Druckausbreitung im Aufstau maßgeblich diskutiert wurde. Für den aufsteigenden Fisch ergibt sich jedoch ein anderes Bild. Daher ist es möglich, dass der Fisch bei der Auf- und Abwanderung zwar gleiche hydrodynamische Reize, jedoch andere Muster als Anhaltspunkte nutzt und sich seinem Ziel durch andere Annäherungsstrategien nähert. Für die Differenzierung bezüglich des Auf- und Abstiegs ist somit ebenfalls weitere Forschung nötig.

Für die Auffindbarkeit und Akzeptanz von Anlagen zur Fischdurchgängigkeit muss zukünftig die bereits erwähnte Strategie der Tiere bei der Annäherung verstanden werden. Deshalb ist eine genaue Analyse der Bewegungs- oder speziell der Sondiermuster unter Einbezug der *Standard Search Theory* (Abschnitt 5.2.1) ratsam.

Zuletzt sei noch erwähnt, dass im Rahmen einer genaueren Untersuchung relevanter Turbulenzparameter eine Datensammlung zu dem Spektrum von an Wasserkraftanlagen auftretenden turbulenten Schwankungsgrößen angestellt werden sollte – getrennt nach Fischauf- und

Fischabstieg. Dadurch könnten mögliche Wertebereiche den in natürlichen Fischhabitaten vorkommenden Schwankungsbereichen gegenübergestellt werden, was eine Bewertung der Relevanz dieser Parameter für den Fisch ermöglichen könnte.

6.3 Verknüpfung der Disziplinen

Wie können die Erkenntnisse dieser Arbeit zukünftig in ethohydraulischen Modellen sinnvoll angewendet werden?

Bezüglich der Verknüpfung der Disziplinen besteht wohl der größte Forschungsbedarf und hier ist eine Ausarbeitung und Zusammenstellung von neuen Methoden sinnvoll. Die in dieser Arbeit betrachtete Art der ethohydraulischen Modellierung bezieht sowohl numerische als auch messtechnische Analysen in Betracht und versucht sie mit dem Fischverhalten in Verbindung zu bringen. Der Fokus liegt in der Regel auf wasserbaulichen Anlagen. Jedoch leisten auch Modelle anderer Größenskalen von den sehr kleinen neuroethologischen Modellen über die schwimm-dynamischen Analysen bis hin zu den sehr großräumigen Makro-Habitatmodellen einen Beitrag zum Verständnis der Zusammenhänge zwischen Fisch und Strömung. Ein verstärkter fachlicher Austausch zwischen diesen Teildisziplinen ist zukünftig sinnvoll. Die Zusammenstellung der Grundlagen in den Kapiteln 2 und 3 sollen dahingehend bereits zur Verbesserung der ethohydraulischen Modellierung dienen, indem ein Überblick über viele relevante Aspekte gegeben wird.

Die ethohydraulische Signatur

Ethohydraulische Signaturen stellen die grundlegende Basis für die Interpretation von Strömungssignaturen dar. Basierend auf den Erkenntnissen dieser Arbeit ist eine weitere Untersuchung der Druckgradienten zur Entwicklung einer solchen Signatur sinnvoll. In welcher Form dies genau stattfinden kann, ist noch unklar, da es hierfür einer genaueren Gegenüberstellung von Verhalten und Strömungsreiz bedarf. Eine Bewegung der Tiere entlang von Gradienten scheint jedoch anhand der qualitativen Beobachtungen wahrscheinlich. Es wird außerdem davon ausgegangen, dass insbesondere eine Kombination verschiedener Parameter (z.B. Geschwindigkeit und Druckgradient) ausschlaggebend für ein bestimmtes Verhalten sein kann, weshalb der Fokus nicht zu stark auf einzelne Größen gelegt werden sollte.

Auch das vorgestellte Portfolio an Verhaltensweisen sowie die Ansätze zur Quantifizierung des Verhaltens in Form von Verhaltensgradienten können zukünftig dazu dienen, ethohydraulische Signaturen einfacher zu erarbeiten. Außerdem sei an dieser Stelle erwähnt, dass ein Fisch nur auf einen hydrodynamischen Reiz reagiert, wenn er diesen auch bewusst wahrnimmt. Daher ist es wichtig die Grundlagen der Sinnesphysiologie (Abschnitt 2.2) sowie der Interaktion zwischen Fisch und Fluid bei der Lokomotion (Abschnitt 2.4) bei der Wahl möglicher Parameter für einen Reiz stets zu berücksichtigen.

Wichtig ist auch, dass ein Transfer zur Natur stattfindet, um die Bedeutung von Modelleffekten im Labor, z.B. Einfluss der Modellränder und Trübung, zu überprüfen. Gerade die Trübung ist ein relevanter Punkt, da sich in zahlreichen Studien zeigte, dass die Tiere beim Wegfall eines Sinnesorgans und der Kompensation durch ein anderes Sinnesorgan auch ein anderes Verhalten

aufweisen. Wenn die Sicht beispielsweise aufgrund der Trübung oder der schwachen Lichtverhältnisse in größerer Tiefe eingeschränkt ist, muss der Fisch stärker anhand der Informationen seiner Seitenlinie manövrieren.

Weiterentwicklung der Messtechnik und Datenauswertung

Aus der Arbeit wird auch die Bedeutung der Entwicklung neuer Messtechnik und der Erprobung neuer Ansätze deutlich. Die einfache Messtechnik zeigte bereits eine gute Einsatzfähigkeit und konnte erste Einblicke in die hydrodynamischen Bilder vor dem Rechen ermöglichen. Die Weiterentwicklung solcher Messtechnik wird daher als sehr wichtig angesehen, da das Verständnis des verhaltensauslösenden, hydrodynamischen Reizes ein wichtiges Kernstück der ethohydraulischen Modellierung darstellt.

Als herausfordernd erwies sich jedoch die Einarbeitung in die theoretische Berechnung und Visualisierung verschiedenster Strömungsgrößen basierend auf den großen Datenmengen, die eine Programmierung zwingend erforderlich machte. In der Literatur sind oft nur kleine Anhaltspunkte, aber keine konkreten Vorgehensweisen zur Messdatenauswertung zu finden. Einige Autoren beschreiben mögliche Parameter, die mit dem Fischverhalten gekoppelt werden können, ermitteln diese aber selbst nicht. Somit kursiert in der Literatur sehr viel Theorie ohne deren konkrete Anwendung. Dies ist unter anderem ein Grund für die ausführliche Darlegung der Berechnungsgrundlagen in Kapitel 3, die zukünftig bei der Datenanalyse unterstützen sollen. Ein Ziel ist darauf aufbauend, eine Anwendungssoftware zur ethohydraulischen Modellierung zu entwickeln. Dahingehend ist auch die bereits mehrfach erwähnte, zukünftige Verwendung von Methoden der künstlichen Intelligenz wichtig.

Ein sehr wichtiger Punkt ist auch die mehrfach erwähnte Weiterentwicklung eines robusten Fischtrackingsystems. Hierzu wurden im Rahmen dieser Arbeit ebenfalls erste Tests mit einer Tiefenkamera (Intel® RealSense™ D455) während der Lebendtierversuche durchgeführt. Erste Fischpositionen konnten bereits extrahiert werden, weshalb zukünftig vertiefte Untersuchungen geplant sind.

Das Reaktionsraummodell (RRM, eng. *reactive region model*)

Basierend auf den Ergebnissen der Arbeit wird weiterhin die Entwicklung eines Reaktionsraummodells empfohlen. Dabei werden keine Individuen selbst modelliert, sondern der Modellansatz stellt Räume dar, in denen mit großer Wahrscheinlichkeit ein bestimmtes Verhalten eintreten wird. Die Grenzen dieser Bereiche werden von den Tieren meist durch ein Sondierverhalten abgetastet. Wie oben beschrieben, sollte dabei nicht auf einen Strömungsparameter fokussiert, sondern mehrere integriert werden: Strömungsgeschwindigkeiten können grundsätzlich Aufschluss über die Leistungsfähigkeit geben, räumliche Geschwindigkeits- oder Druckgradienten können zu starke Änderungen hervorheben, die der Fisch womöglich als bedrohlich ansieht und das Q-Kriterium kann destabilisierende Wirbel identifizieren. Für die Herstellung der Durchgängigkeit an einer untersuchten Anlage ist es dann z.B. wichtig, dass Bereiche, in denen Fische ein Verharren zeigen, miteinander über Bereiche verknüpft sind, die sie durch Dauerschwimmen passieren können. Zusätzlich sollte hier auch eine Unterscheidung zwischen der Aufstiegs- und der Abstiegsbewegung sowie der relevanten Zielfischart und ggf. den Größenklassen getroffen werden. Nicht zuletzt sollten auch allgemeine geometrische Größen, wie z.B. die Wassertiefe, der Öffnungsquerschnitt eines Bypasses oder auch die Schlitzweite in einer Aufstiegsanlage, als Parameter mit einfließen, um den Anforderungen der Tiere zu genügen.

Aufgrund der räumlichen Ausbreitung der Turbulenz sowie auch des räumlichen Bewegungsspielraumes der aquatischen Lebewesen ist außerdem eine dreidimensionale Betrachtung der Strömung sowie der Modellierung an wasserbaulichen Anlagen notwendig. Adhikari und Longmire (2013) beschreiben unter anderem, dass es durch eine Extrapolation dreidimensionaler Wirbelstrukturen aus planaren Daten zu Fehlinterpretationen und gravierenden Fehlern kommen kann. Daher ist bei der Reduktion der Dimensionalität stets zu prüfen, ob diese hinsichtlich abzubildender Aspekte gerechtfertigt ist (Herwig und Schmandt 2015). Gerade beim Fischabstieg ist dies unter Berücksichtigung der großen Fläche des Fischschutzrechens und dem in einer bestimmten Wassertiefe angeordneten und sehr viel kleineren Bypass essentiell.

Und auch wenn die Verknüpfung der Disziplinen sehr komplex erscheint, macht die folgende Aussage von Barth und Schmid (2001) doch Hoffnung: „Die detaillierten zeitlichen und räumlichen Charakteristika verschiedener Reizmuster aus der Umwelt sind meist von beängstigender Komplexität. Es hat sich jedoch gezeigt, dass die Information, die ein Lebewesen nutzt, um seinen Weg durch die Umwelt zu finden, wesentlich einfacher ist.“ [übersetzt aus dem Englischen]

7 Fazit

Sucht man nach Lösungen für die Probleme, die sich für Fische beim Auf- oder Abstieg in einem verbauten Gewässer ergeben [...], sind weitere quantitative Verhaltensuntersuchungen mit allen relevanten Fischarten im Labor sowie im ökophysiologische[n] Versuch im Freiland unumgänglich. Wenn diese systematischen Versuche nicht erfolgen besteht die Gefahr, dass Millionenbeträge beim Bau von Fischauf- und Fischabstiegsanlagen vergeudet werden.

(Bleckmann et al. 2010)

Die vorliegende Arbeit liefert zum einen eine Zusammenfassung über einen Großteil der für ethohydraulische Untersuchungen relevanten Grundlagen – sowohl bezüglich der biologischen als auch der ingenieurwissenschaftlichen Disziplin. Zum anderen werden neue Möglichkeiten zur ethohydraulischen Analyse vorgestellt sowie Ideen für deren zukünftige Weiterentwicklung erarbeitet. Insbesondere die Verknüpfung der beiden Disziplinen stellt sich dabei als große Herausforderung dar. Der Unterschied zwischen Kausalität und Korrelation ist nicht immer eindeutig und bedarf einer genauen Beobachtung und einer guten Kenntnis der Biologie der Tiere.

Wie aus der Arbeit deutlich wurde, liegt eine Schwierigkeit der Ökohydraulik oder im Speziellen auch der Ethohydraulik darin, dass mittlerweile eine Vielzahl verschiedener Fachdisziplinen involviert sind und man es dadurch kaum bewältigt, den Überblick zu behalten. Außerdem werden dadurch zahlreiche Aspekte mehrfach erarbeitet, wie auch Nestler et al. (2016) schreiben. Ein verstärkter fachübergreifender Austausch ist hierbei dringend notwendig.

Die Technik unterliegt einer fortlaufenden Entwicklung und die Methoden verbessern sich stets. Dies wurde auch durch die in der Arbeit verwendete Messtechnik – die Fischeinmesssonde (FSS) – deutlich. Eine kostengünstige Technologie, die mit drei Drucksensoren und einer inertialen Messeinheit bereits einen kleinen Einblick in die hydrodynamische Umgebung von Fischen bieten kann. So korrelierten die mit einem Acoustic Doppler Velocimeter (ADV) ermittelten Geschwindigkeitsdaten und die Druckdaten der FSS trotz der verschiedenen Geräte und Messprinzipien deutlich. Auch wenn für die FSS noch ein Optimierungspotential aufgezeigt wurde, lieferte sie im ersten Einsatz bereits verwertbare Ergebnisse. Es zeigte sich, dass die senkrecht zur Fischeoberfläche wirkenden Fluktuationen einen großen Einfluss auf die Druckmessungen haben, der bilaterale Druckgradient der FSS mit dem senkrecht zur Fischlängsachse wirkenden

Geschwindigkeitsanteil eine lineare Beziehung aufweist und die Fische daher mit ihrer Seitenlinie womöglich gerade diese Anteile in Form des Staudrucks zwischen den Poren ihrer Seitenlinie erfassen. Es wird die Hypothese aufgestellt, dass daher mithilfe der Epidermal- und Kanalneuromasten eine dreidimensionale Erfassung der Strömungsfluktuationen möglich ist. Der als eine Art Geschwindigkeits-Druck-Wandler wirkende Fischkörper ist für diese Art der Wahrnehmung von großer Bedeutung.

Weiterhin wurde auch eine deutliche Grenze zwischen der Information, die der Fisch als Signal aufnimmt, und der auf den Fischkörper wirkenden Kraft, dem Strömungswiderstand, gezogen. Häufig werden diese Parameter in der Literatur vermischt. Bei der Wahl der zu untersuchenden Strömungsgrößen sollte dabei stets das Untersuchungsziel fokussiert und dementsprechend eine geeignete Wahl getroffen werden, um sinnesphysiologische und schwimmkinematische Aspekte einzubeziehen. Hinzu kommt, dass die gewählten strömungsmechanischen Größen teilweise nicht einheitlich definiert sind oder aus vielen Veröffentlichungen deren Berechnung nicht ersichtlich ist. Sehr deutlich wurde dies am Beispiel der Turbulenzintensität diskutiert. Eine Vergleichbarkeit der Untersuchungen ist erst gegeben, wenn auch ein einheitliches Verständnis der untersuchten Größen vorliegt – eine Standardisierung ist damit dringend notwendig.

Es zeigte sich außerdem, dass Gradienten in der Ethohydraulik in vielerlei Hinsicht von Bedeutung sind. Im sinnesphysiologischen Kontext findet man in einer Vielzahl an Literatur die Aussage, dass die Sinnessysteme für Veränderungen und nicht für Konstanz ausgelegt sind. Unterschiede, Differenzen, Änderungen, Fluktuationen oder Asymmetrie – alles Begriffe, die verwendet werden, um die Orientierung im Raum anhand von räumlichen und zeitlichen Gradienten zu beschreiben.

Letztendlich wird auch durch die Änderung des Verhaltens eines Fisches eine Änderung seiner Wahrnehmung deutlich und es kann auf einen verhaltensauslösenden Reiz geschlossen werden. Als Verhaltensgradient wurde der Übergang verschiedener Schwimmmarten beschrieben. Es zeigte sich bereits eine Vielzahl erkannter Verhaltensweisen, die unter anderem auf das in dieser Arbeit untersuchte Schrägrechensetup angewendet werden konnten. Genauere Definition, mögliche Zusammenführungen und Ergänzungen dieser Verhaltensweisen sowie deren genaue Differenzierung zu den Schwimmmarten müssen zukünftig noch vorgenommen werden – mit dem Ziel ein international genutztes Portfolio genau beschriebener Schwimmmarten (eng. *gaits*) zu erarbeiten und dieses als Basis für weitere ethohydraulische Untersuchungen nutzen zu können.

Trotz der bereits erwähnten weit vorangeschrittenen Technik, liegt ein großes Defizit in der Analyse des Fischverhaltens. Bisher gibt es kein geeignetes Kamera-Software-Paket zum robusten Tracking von Fischbewegungen im Raum. Die verfügbaren Systeme sind meist räumlich nur sehr begrenzt, sehr teuer, aufgrund der Trübung oder schwacher Lichtverhältnisse nicht praktikabel oder geben nicht den ausreichenden Datenumfang in genügender Qualität wieder. Auch Überschneidungen der Individuen im Schwarm erschweren das Ganze. Zwar ermöglicht die Particle Image Velocimetry (PIV) eine simultane Analyse von Fischverhalten und Strömung und ist mittlerweile sogar dreidimensional anwendbar, jedoch ist auch diese Technik sehr teuer und nur für einen begrenzten Raum im Bereich schwimmkinematischer Untersuchungen einsetzbar. Ebenso ist an dieser Stelle nicht ganz klar, inwieweit der Laser oder das Seedingmaterial (Kunststoff-Mikropartikel) das Fischverhalten beeinflussen bzw. den Fisch sogar schädigen. Aber auch

wenn eine genaue Analyse mithilfe eines Fischtrackingsystems viele wertvolle, ergänzende Parameter liefern kann, wird es die ethologische Beobachtung nie vollständig ersetzen.

Während die Technologie immer weiter voranschreitet, geraten alte Grundlagen wiederum immer mehr in Vergessenheit. So schrieb Dijkgraaf bereits im Jahr 1947 von den Stauungserscheinungen, die zwar heute hin und wieder erwähnt, aber dann doch selten näher betrachtet werden. Diese Stauungserscheinungen (eng. *damming*), die von festen Oberflächen ausgehen, kann der Fisch als Druckgradienten erfassen und u.a. bei Einschränkung seiner anderen Sinne womöglich mit seinem Seitenlinienorgan detektieren und für eine hydrodynamische Bildgebung nutzen. Womöglich dienen diese hydrodynamischen Bilder, wie es auch beispielhaft für die Messung mit der bewegten Sonde am Schrägrechensetup gezeigt wurde, dem Fisch zur Orientierung. Gleichzeitig wird es als möglich erachtet, dass die Druckgradienten der Stauungserscheinungen auch Reaktionsräume (eng. *reactive regions*) abgrenzen. Und nicht zuletzt kann auch der Fisch selbst durch das ihn bei der Relativbewegung zur Strömung umgebende Druckfeld seine nähere Umgebung – innerhalb seines rezeptiven Feldes (eng. *receptive field*; viele nennen ca. eine Fischkörperlänge) – aus der Ferne abtasten.

Im Rahmen der ethohydraulischen Modellierung wird versucht, all diese Aspekte zusammenzuführen. Diese reichen von den Möglichkeiten und Restriktionen der Wahrnehmung mit den verschiedenen Sinnesorganen der Fische und ihrer Verknüpfung mit den kleinskaligen, konvektiv transportierten Wirbelstrukturen bis hin zu den kilometerlangen Wanderungen und den bevorzugten Routen entlang der Gewässer. Für die Modellierung können sowohl physikalische, ethohydraulische Untersuchungen im Labor und Freiland also auch hydrodynamisch-numerische Computermodelle eingesetzt werden. Letztere können nach erfolgreicher Kalibrierung und Validierung anhand von Messdaten vor allem für die hochaufgelöste Analyse zu untersuchender Strömungsgrößen hilfreich sein. Neben der gemittelten Geschwindigkeit und einigen Parametern zur Beschreibung der Turbulenz wird in den letzten Jahren verstärkt der räumliche Geschwindigkeitsgradient ethohydraulisch untersucht. Eine Änderung der Geschwindigkeit (also eine Beschleunigung) geht wiederum mit einer Druckänderung einher. Aus diesem Grund findet der so oft vernachlässigte Druck hier besondere Beachtung, was aufgrund der oben bereits erwähnten Stauungserscheinungen sowie weiterer, in der Arbeit erwähnter Aspekte auch gut begründet ist.

In vielen Bereichen der ethohydraulischen Modellierung besteht jedoch weiterhin Forschungsbedarf – sei es die genauere Ausarbeitung von Analysemethoden, die Berücksichtigung art- und altersspezifischer Aspekte, die Untersuchung von nicht-hydromechanischen Einflussfaktoren auf den ethohydraulischen Versuch (z.B. dunkle Felder auf dem Boden, der Lichteinfall) oder die erwähnten Weiterentwicklungen bezüglich der Schwimmmarten und des Fischtrackings. Auch kann die Temperatur als Einflussfaktor zukünftig zum einen wegen der Erwärmung der Gewässer als auch dem Wärmeeintrag der Industrie eine zunehmend größere Rolle spielen. Dies ist ein Aspekt der auch mit der FSS zukünftig weiter untersucht werden kann. Ebenso wie die Analyse der ergänzend aufgezeichneten Magnetfelddaten. Dies führt unweigerlich irgendwann zu dem Punkt, an dem die Frage steht, wann die Komplexität der in der Modellierung untersuchten Größen den erhofften Zweck überschreitet. Hilfestellung kann dabei jedenfalls durch den Einsatz von Methoden zur künstlichen Intelligenz gegeben werden, um beispielsweise Muster zwischen Verhalten und abiotischen Einflüssen zu erkennen. Allgemein kann durch die genannten Methoden die nachweislich multimodale Wahrnehmung der Fische besser analysiert werden.

Der nächste wichtige Entwicklungsschritt im Rahmen der ethohydraulischen Modellierung ist jedoch zunächst die Durchführung von systematischen, ethohydraulischen Grundlagenuntersuchungen. Wie es eingangs des Kapitels im Zitat von Prof. Bleckmann bereits beschrieben wurde, sind diese dringend notwendig. Erst wenn die grundlegenden Prinzipien (zumindest in den Ansätzen) verstanden sind, die einen Fisch antreiben, können auch die Anlagen zur Verbesserung der Durchgängigkeit zielführend umgesetzt werden. Dazu müssen die grundlegenden, voraussichtlich angeborenen (Erkundungs-) Strategien und Taktiken, die ein Fisch bei seiner Wanderung nutzt, verstanden und als (strömungsmechanische) Wegweiser genutzt werden. Auch sollte Ethohydraulik zu diesem Zweck verstärkt im Freiland stattfinden.

Leider scheint ein Fisch jedoch in der Gesellschaft zur Zeit keinen hohen Stellenwert zu besitzen und wird häufig als gefühlloses Objekt anstatt als fühlendes Individuum verstanden. Auch von politischer Seite besteht hier zukünftig verstärkt Handlungsbedarf.

„When we come to understand fishes as conscious individuals, we may cultivate a new relationship to them. In the immortal words of an unknown poet: “Nothing has changed except my attitude – so everything has changed.” (Balcombe 2016)

Literaturverzeichnis

- Abel, E. F. (1954). Lichtrückenreflex eines Fisches in der blauen Grotte. *Österreichische Zoologische Zeitschrift* 4, 397–401.
- Aberle, J./Rennie, C. D./Admiraal, D. M./Muste, M. (Hg.) (2017). *Experimental hydraulics: Methods, instrumentation, data processing and management. Volume II: Instrumentation and Measurement Techniques*. Leiden, The Netherlands/Boca Raton, CRC Press/Balkema.
- Adam, B./Engler, O./Lehmann, B. (2022). Zum Einfluss der Beleuchtung auf die Funktion von Fisch-aufstiegsanlagen und Kreuzungsbauwerken. *Wasserwirtschaft* 112 (6), 26–30.
<https://doi.org/10.1007/s35147-022-1075-9>.
- Adam, B./Engler, O./Lehmann, B./Kissel, G./Eggers, F. (2019a). Beeinflussung der Effizienz von Fischwegen an Wasserkraftanlagen durch die Lichtverhältnisse. Endbericht, Az. 33647/01. Deutschen Bundesstiftung Umwelt. Osnabrück. Online verfügbar unter https://www.dbu.de/OPAC/ab/DBU-Abschlussbericht-AZ-33647_01-Hauptbericht.pdf (abgerufen am 07.01.2023).
- Adam, B./Engler, O./Schwevers, U. (2019b). HDX-Monitoring: Wupper. Projektendbericht im Auftrag der Bezirksregierung Düsseldorf. Institut für angewandte Ökologie. Online verfügbar unter https://www.brd.nrw.de/system/files/media/document/2022-04/20190214_5_54_HDX_Monitoring_Wupper_Endbericht_2019.pdf (abgerufen am 06.10.2022).
- Adam, B./Lehmann, B. (2011). *Ethohydraulik. Grundlagen, Methoden und Erkenntnisse*. Berlin, Springer.
- Adam, B./Schürmann, M./Schwevers, U. (2013). Zum Umgang mit aquatischen Organismen. Wiesbaden, Springer Fachmedien.
- Adam, B./Schwevers, U./Dumont, U. (1999). Beiträge zum Schutz abwandernder Fische - Verhaltensbeobachtungen in einem Modellgerinne. Solingen, Natur & Wissenschaft.
- Adhikari, D./Longmire, E. K. (2013). Infrared tomographic PIV and 3D motion tracking system applied to aquatic predator-prey interaction. *Measurement Science and Technology* 24 (2), 1–17.
<https://doi.org/10.1088/0957-0233/24/2/024011>.
- Admiraal, D. M. (2017). Chapter 5. Experiment execution (sections 5.1.2, 5.2.1-5.2.5, 5.2.8). In: M. Muste/D. A. Lyn/D. M. Admiraal et al. (Hg.). *Experimental hydraulics: Methods, instrumentation, data processing and management. Volume I: Fundamentals and Methods*. Leiden, The Netherlands/Boca Raton, CRC Press/Balkema, 252–254.
- Agarwal, M./Deshpande, V./Katoshevski, D./Kumar, B. (2021). A novel Python module for statistical analysis of turbulence (P-SAT) in geophysical flows. *Scientific reports* 11 (1), 3998.
<https://doi.org/10.1038/s41598-021-83212-1>.
- Aiello, B. R./Hardy, A. R./Westneat, M. W./Hale, M. E. (2018). Fins as mechanosensors for movement and touch-related behaviors. *Integrative and comparative biology* 58 (5), 844–859.
<https://doi.org/10.1093/icb/icy065>.

- Akanyeti, O./Thornycroft, P. J. M./Lauder, G. V./Yanagitsuru, Y. R./Peterson, A. N./Liao, J. C. (2016). Fish optimize sensing and respiration during undulatory swimming. *Nature communications* 7, 11044. <https://doi.org/10.1038/ncomms11044>.
- AKNIR (2019). Leitfaden "Elektromagnetische Felder". Arbeitskreis "Nichtionisierende Strahlung" des Fachverbandes für Strahlenschutz e.V. Köln.
- Alexander, R. M. (1989). Optimization and gaits in the locomotion of vertebrates. *Physiological reviews* 69 (4), 1199–1227. <https://doi.org/10.1152/physrev.1989.69.4.1199>.
- Alexander, R. M. (2003). *Principles of animal locomotion*. Princeton, New Jersey/Oxfordshire, England, Princeton University Press.
- Alexandre, C. M./Quintella, B. R./Silva, A. T./Mateus, C. S./Romão, F./Branco, P./Ferreira, M. T./Almeida, P. R. (2013). Use of electromyogram telemetry to assess the behavior of the Iberian barbel (*Luciobarbus bocagei* Steindachner, 1864) in a pool-type fishway. *Ecological Engineering* 51, 191–202. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2012.12.047>.
- Altmann, G. (2011). *Die Orientierung der Tiere im Raum*. 3. Aufl. Hohenwarsleben, Westarp Wissenschaftenverlagsgesellschaft.
- Anderson, E. J./McGillis, W. R./Grosenbaugh, M. A. (2001). The boundary layer of swimming fish. *Journal of Experimental Biology* 204 (1), 81–102. <https://doi.org/10.1242/jeb.204.1.81>.
- Armstrong, J. D./Hunter, D.-C./Fryer, R. J./Rycroft, P./Orpwood J. (2015). Behavioural responses of atlantic salmon to mains frequency magnetic fields. 6. Aufl. *Scottish Marine and Freshwater Science*. <https://doi.org/10.7489/1621-1>.
- Arnold, G. P. (1974). Rheotropism in fishes. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society* 49 (4), 515–576. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1974.tb01173.x>.
- Arnold, G. P./Webb, Paul W./Holford, B. H. (1991). The Role of the Pectoral Fins in Station-Holding of Atlantic Salmon Parr (*Salmo Salar* L.). *Journal of Experimental Biology* 156 (1), 625–629. <https://doi.org/10.1242/jeb.156.1.625>.
- Ashraf, I./Bradshaw, H./Ha, T.-T./Halloy, J./Godoy-Diana, R./Thiria, B. (2017). Simple phalanx pattern leads to energy saving in cohesive fish schooling. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 114 (36), 9599–9604. <https://doi.org/10.1073/pnas.1706503114>.
- Audira, G./Sampurna, B./Juniardi, S./Liang, S.-T./Lai, Y.-H./Hsiao, C.-D. (2018). A simple setup to perform 3D locomotion tracking in zebrafish by using a single camera. *Inventions* 3 (1), 11. <https://doi.org/10.3390/inventions3010011>.
- Avila, K./Moxey, D./Lozar, A. de/Avila, M./Barkley, D./Hof, B. (2011). The onset of turbulence in pipe flow. *Science* 333 (6039), 192–196. <https://doi.org/10.1126/science.1203223>.
- Azuma, A. (2006). *The biokinetics of flying and swimming*. 2. Aufl. Reston, American Institute of Aeronautics and Astronautics.
- Bainbridge, R. (1958). The speed of swimming of fish as related to size and to the frequency and amplitude of the tail beat. *Journal of Experimental Biology* 35 (1), 109–133. <https://doi.org/10.1242/jeb.35.1.109>.
- Bainbridge, R. (1960). Speed and stamina in three fish. *Journal of Experimental Biology* 37 (1), 129–153. <https://doi.org/10.1242/jeb.37.1.129>.
- Bainbridge, R. (1962). Training, Speed and Stamina in Trout. *Journal of Experimental Biology* 39 (4), 537–555. <https://doi.org/10.1242/jeb.39.4.537>.
- Bak-Coleman, J./Court, A./Paley, D. A./Coombs, S. (2013). The spatiotemporal dynamics of rheotactic behavior depends on flow speed and available sensory information. *The Journal of experimental biology* 216 (21), 4011–4024. <https://doi.org/10.1242/jeb.090480>.
- Baker, C. F./Montgomery, J. C. (1999). Lateral line mediated rheotaxis in the Antarctic fish *Pagothenia borchgrevinki*. *Polar Biology* 21 (5), 305–309. <https://doi.org/10.1007/s003000050366>.

- Baker, C. V. H. (2019). The development and evolution of lateral line electroreceptors: Insights from comparative molecular approaches. In: B. A. Carlson/J. A. Sisneros/A. N. Popper et al. (Hg.). *Electroreception: Fundamental insights from comparative approaches*. Cham, Springer International Publishing, 25–62.
- Baker, C. V. H./Modrell, M. S./Gillis, J. A. (2013). The evolution and development of vertebrate lateral line electroreceptors. *The Journal of experimental biology* 216 (13), 2515–2522. <https://doi.org/10.1242/jeb.082362>.
- Balcombe, J. P. (2016). *What a fish knows. The inner lives of our underwater cousins*. New York, Scientific American/Farrar Straus and Giroux.
- Barth, F. G./Schmid, A. (Hg.) (2001). *Ecology of sensing*. Berlin Heidelberg, Springer.
- Beal, D. N./Hover, F. S./Triantafyllou, M. S./Liao, J. C./Lauder, G. V. (2006). Passive propulsion in vortex wakes. *Journal of Fluid Mechanics* 549, 385–402. <https://doi.org/10.1017/S0022112005007925>.
- Beamish, F. W. H. (1978). Swimming capacity. In: W. S. Hoar/D. J. Randall (Hg.). *Locomotion*. New York, Academic Press, 101–187.
- Beck, C. (2020). Fish protection and fish guidance at water intakes using innovative curved-bar rack bypass systems. Dissertation. Zürich, ETH Zürich. <https://doi.org/10.3929/ethz-b-000439606>.
- Beckmann, M./Erős, T./Schmitz, A./Bleckmann, H. (2010). Number and distribution of superficial neuromasts in twelve common European cypriniform fishes and their relationship to habitat occurrence. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie* 95 (3), 273–284. <https://doi.org/10.1002/iroh.200911185>.
- Belletti, B./Garcia de Leaniz, C./Jones, J./Bizzi, S./Börger, L./Segura, G./Castelletti, A./van de Bund, W./Aarestrup, K./Barry, J./Belka, K./Berkhuisen, A./Birnie-Gauvin, K./Bussetini, M./Carolli, M./Consuegra, S./Dopico, E./Feierfeil, T./Fernández, S./Fernandez Garrido, P./Garcia-Vazquez, E./Garrido, S./Giannico, G./Gough, P./Jepsen, N./Jones, P. E./Kemp, P./Kerr, J./King, J./Łapińska, M./Lázaro, G./Lucas, M. C./Marcello, L./Martin, P./McGinnity, P./O'Hanley, J./Olivo Del Amo, R./Parasiewicz, P./Pusch, M./Rincon, G./Rodriguez, C./Royte, J./Schneider, C. T./Tummers, J. S./Vallesi, S./Vowles, A./Verspoor, E./Wanningen, H./Wantzen, K. M./Wildman, L./Zalewski, M. (2020). More than one million barriers fragment Europe's rivers. *Nature* 588 (7838), 436–441. <https://doi.org/10.1038/s41586-020-3005-2>.
- Benitez, J.-P./Dierckx, A./Nzau Matondo, B./Rollin, X./Ovidio, M. (2018). Movement behaviours of potamodromous fish within a large anthropised river after the reestablishment of the longitudinal connectivity. *Fisheries Research* 207, 140–149. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2018.06.008>.
- Bensing, K./Kopecki, I./Tuhtan, J. A./Ortlepp, J./Becker, A./Schneider, M./Lehmann, B. (2022a). MeMo Fischabstieg - Entwicklung eines kombinierten Mess-/Modelliersystems zur Planung, Bewertung und Optimierung von Fischabstiegseinrichtungen an Wasserkraftanlagen. Abschlussbericht, Az. 33867/01-32. Deutsche Bundesstiftung Umwelt. Osnabrück.
- Bensing, K./Lehmann, B. (2018). Wasserkraftanlage Glüder/Wupper. Erstellung, Kalibrierung und Anwendung eines 3D-hydrodynamisch-numerischen Strömungsmodells. Ergebnisbericht zum Forschungsprojekt. Bezirksregierung Düsseldorf. Düsseldorf.
- Bensing, K./Lehmann, B. (2019). Zur Effektivität von Einschwimmsperren aus Steinriegeln. *Wasserwirtschaft* (9), 34–39. <https://doi.org/10.1007/s35147-019-0221-5>.
- Bensing, K./Tuhtan, J. A./Lehmann, B. (2022b). Fischverhalten besser verstehen mithilfe von Multiparameterdaten. Tagungsbeitrag - 45. Dresdner Wasserbaukolloquium, Nachhaltigkeit im Wasserbau - Umwelt, Transport, Energie, 14./15.06.2022 in Dresden. *Dresdner Wasserbauliche Mitteilungen - Heft 68*, Hrsg: Stamm, J; Graw, K.-U.

- Bensing, K./Tuhtan, J. A./Toming, G./Becker, A./Kopecki, I./Schneider, M./Ortlepp, J./Lehmann, B. (2022c). Application of a fish-shaped probe at an angled rack: introducing the fish sensory sonde (FSS). Conference Paper - 14th International Symposium on Ecohydraulics, Nanjing, China, 10.-13.10.2022. Proceedings 14th International Symposium on Ecohydraulics. Online verfügbar unter <https://www.iahr.org/library/infor?pid=22034>.
- Bensing, K./Tuhtan, J. A./Toming, G./Khan, A. H./Lehmann, B. (2022d). Fish body geometry reduces the upstream velocity profile in subcritical flowing waters. *Aquatic Sciences* 84 (3), 32. <https://doi.org/10.1007/s00027-022-00863-6>.
- Berge, J. A. (1979). The perception of weak electric A.C. currents by the european eel, *Anguilla anguilla*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology* 62 (4), 915–919. [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(79\)90028-8](https://doi.org/10.1016/0300-9629(79)90028-8).
- Berger, C. (2018). Rechenverluste und Auslegung von (elektrifizierten) Schrägrechen anhand ethohydraulischer Studien. Dissertation. Darmstadt, Mitteilungen des Instituts für Wasserbau und Wasserwirtschaft der Technischen Universität Darmstadt.
- Bernadsky, G./Sar, N./Rosenberg, E. (1993). Drag reduction of fish skin mucus: Relationship to mode of swimming and size. *Journal of Fish Biology* 42 (5), 797–800. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1993.tb00385.x>.
- Bie, J. de (2017). Quantification of the collective response of fish to hydrodynamics for improving downstream fish passage facilities. Dissertation. Southampton, University of Southampton.
- Binder, M. D./Hirokawa, N./Windhorst, U. (2009). *Encyclopedia of neuroscience*. Berlin, Heidelberg, Springer.
- Biron, P./Roy, A. G./Best, J. L. (1995). A scheme for resampling, filtering, and subsampling unevenly spaced laser Doppler anemometer data. *Mathematical Geology* 27 (6), 731–748. <https://doi.org/10.1007/BF02273535>.
- Biswas, K. P./Karmarkar, S. P. (1976). Response of fishes to the underwater D.C. field. *Fishery Technology* 13 (2), 91–100.
- Blake, R. W. (1979). The energetics of hovering in the mandarin fish (*Synchropus Picturatus*). *Journal of Experimental Biology* 82 (1), 25–33. <https://doi.org/10.1242/jeb.82.1.25>.
- Blake, R. W./Chan, K. H. S. (2010). Biomechanics of rheotactic behaviour in fishes. In: P. Domenici/B. G. Kapoor (Hg.). *Fish locomotion. An eco-ethological perspective*. Enfield, N.H., Science Publishers, 40–61.
- Blaxter, J. H. S. (1969). Swimming speeds of fish. *FAO Fisheries Report* 2, 69–100.
- Blaxter, J. H. S. (1988). Sensory performance, behavior, and ecology of fish. In: J. Atema/R. R. Fay/A. N. Popper et al. (Hg.). *Sensory biology of aquatic animals*. New York, Springer, 203–232.
- Blažka, P./Volf, M./Cepala, M. (1960). A new type of respirometer for the determination of the metabolism of fish in an active state. *Physiologia Bohemoslovaca* 9, 553–558.
- Bleckmann, H. (1994). *Reception of hydrodynamic stimuli in aquatic and semiaquatic animals*. Stuttgart, G. Fischer.
- Bleckmann, H. (2004a). 3-D-orientation with the octavolateralis system. *Journal of Physiology* 98 (1-3), 53–65. <https://doi.org/10.1016/j.jphysparis.2004.03.015>.
- Bleckmann, H./Mogdans, J./Dehnhardt, G. (2001). Lateral line research: the importance of using natural stimuli in studies of sensory systems. In: F. G. Barth/A. Schmid (Hg.). *Ecology of sensing*. Berlin Heidelberg, Springer, 149–167.
- Bleckmann, H./Mogdans, J./Dehnhardt, G. (2003). Processing of dipole and more complex hydrodynamic stimuli under still- and running-water conditions. In: S. P. Collin/N. J. Marshall (Hg.). *Sensory processing in aquatic environments*. New York, Springer, 108–121.

- Bleckmann, H./Mogdans, J./Engelmann, J./Kröther, S./Hanke, W. (2004b). Wie Fische Wasser fühlen: Das Seitenliniensystem. *Biologie in unserer Zeit* 34 (6), 358–365.
- Bleckmann, H./Przybilla, A./Baier, B./Klein, A. (2010). Das Schwimmverhalten von Fischen in laminarer und turbulenter Umgebung. *Ökologische Grundlagen, Mess- und Modellierungsansätze. Kolloquiumsreihe der BAW und BfG*, 11. und 12. Mai 2010 in Karlsruhe, 17–22.
- Bleckmann, H./Tittel, G./Blübaum-Gronau, E. (1989). The lateral line system of surface-feeding fish: Anatomy, physiology, and behavior. In: S. Coombs/P. Görner/H. Münz (Hg.). *The mechanosensory lateral line. Neurobiology and Evolution*. New York, Springer-Verlag New York, 501–526.
- Bleckmann, H./Zelick, R. (2009). Lateral line system of fish. *Integrative Zoology* 4 (1), 13–25.
- Blonder, B./Lamanna, C./Violle, C./Enquist, B. J. (2014). The n-dimensional hypervolume. *Global Ecology and Biogeography* 23 (5), 595–609. <https://doi.org/10.1111/geb.12146>.
- Böckmann, I. (2020). Entwicklung eines Verfahrenskataloges für statistisch abgesicherte ethohydraulische Forschungen. Dissertation. Darmstadt, Mitteilungen des Instituts für Wasserbau und Wasserwirtschaft der Technischen Universität Darmstadt.
- Bodznick, D. (1989). Comparisons between electrosensory and mechanosensory lateral line systems. In: S. Coombs/P. Görner/H. Münz (Hg.). *The mechanosensory lateral line. Neurobiology and Evolution*. New York, Springer-Verlag New York, 653–678.
- Bodznick, D./Montgomery, J. C. (2005). The physiology of low-frequency electrosensory systems. In: T. H. Bullock/C. D. Hopkins/A. N. Popper et al. (Hg.). *Electroreception*. New York, Springer, 132–153.
- Bodznick, D./Montgomery, J. C./Carey, M. (1999). Adaptive mechanisms in the elasmobranch hind-brain. *The Journal of experimental biology* 202 (10), 1357–1364. <https://doi.org/10.1242/jeb.202.10.1357>.
- Boiten, W. (2008). *Hydrometry. A comprehensive introduction to the measurement of flow in open channels*. 3. Aufl. Rotterdam, CRC Press Balkema.
- Bone, Q. (1975). Muscular and energetic aspects of fish swimming. In: T. Y.-T. Wu/C. J. Brokaw/C. Brennen (Hg.). *Swimming and flying in nature. Volume 2*. New York, Springer US, 493–528.
- Borazjani, I./Sotiropoulos, F. (2010). On the role of form and kinematics on the hydrodynamics of self-propelled body/caudal fin swimming. *The Journal of experimental biology* 213 (1), 89–107. <https://doi.org/10.1242/jeb.030932>.
- Bot, D. M./Wolf, B. J./van Netten, S. M. (2021). The quadrature method: A novel dipole localisation algorithm for artificial lateral lines compared to state of the art. *Sensors* 21 (13), (4558) 0-51. <https://doi.org/10.3390/s21134558>.
- Böttcher, H./Unfer, G./Zeiringer, B./Schmutz, S./Aufleger, M. (2015). Fischschutz und Fischabstieg – Kenntnisstand und aktuelle Forschungsprojekte in Österreich. *Österreichische Wasser- und Abfallwirtschaft* 67 (7-8), 299–306. <https://doi.org/10.1007/s00506-015-0248-5>.
- Böttcher, J. (2020). *Kompodium Messtechnik und Sensorik. Ein Grundlagenüberblick für die Praxis mit Multiple Choice-Zertifikatstest auf www.messtechnik-und-sensorik.org*. 2. Aufl. Norderstedt, BoD – Books on Demand.
- Boyn, S. (2019). Die piezoresistive Druckmesstechnik. Keller Druckmesstechnik. Online verfügbar unter <https://download.keller-druck.com/api/download/TcyEX9Ug2P8gw36uhvXAZc/de/2019-01.pdf> (abgerufen am 22.09.2022).
- Braithwaite, V. A./Boulcott, P. (2007). Pain perception, aversion and fear in fish. *Diseases of aquatic organisms* 75 (2), 131–138. <https://doi.org/10.3354/dao075131>.
- Brandl, A./Mader, H./Käfer, S./Laaha, G. (2022). Temperatur als Schlüsselreiz für die Auffindbarkeit von Fischaufstiegsanlagen. *Wasserwirtschaft* (4), 12–18. <https://doi.org/10.1007/s35147-022-0984-y>.

- Branover, G. G./Vasiliev, A. S./Gleiser, S. I./Tsinober, A. B. (1971). A study of the behaviour of eel in artificial and natural magnetic fields and the analysis of their mechanism of reception (Russ.). *Journal of Ichthyology* (11), 608–614.
- Braun, C. B./Coombs, S. (2000). The overlapping roles of the inner ear and lateral line: the active space of dipole source detection. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* 355 (1401), 1115–1119. <https://doi.org/10.1098/rstb.2000.0650>.
- Breder, C. M. (1926). The locomotion of fishes. *Zoologica : scientific contributions of the New York Zoological Society* 4 (5), 159–297. <https://doi.org/10.5962/p.203769>.
- Brett, J. R. (1964). The respiratory metabolism and swimming performance of young sockeye salmon. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 21 (5), 1183–1226. <https://doi.org/10.1139/f64-103>.
- Brijs, J./Sandblom, E./Axelsson, M./Sundell, K./Sundh, H./Kiessling, A./Berg, C./Gräns, A. (2019). Remote physiological monitoring provides unique insights on the cardiovascular performance and stress responses of freely swimming rainbow trout in aquaculture. *Scientific reports* 9 (1), 9090. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-45657-3>.
- Buffin-Bélanger, T./Roy, A. G. (2005). 1 min in the life of a river: selecting the optimal record length for the measurement of turbulence in fluvial boundary layers. *Geomorphology* 68 (1-2), 77–94. <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2004.09.032>.
- Bullock, T. H. (1973). Seeing the world through a new sense: Electroreception in fish. Sharks, catfish, and electric fish use low- or high-frequency electroreceptors, actively and passively, in object detection and social communication. *American Scientist* 61 (3), 316–325.
- Bullock, T. H./Hopkins, C. D./Popper, A. N./Fay, R. R. (Hg.) (2005). *Electroreception*. New York, Springer.
- Burge, E. L. (1939a). Demonstration of electrical polarity in the fish and in the human. *The American Journal of Physiology* 126 (3), 450–451.
- Burge, W. E. (1939b). Further study on the electrical theory of anesthesia. *The American Journal of Physiology* 126 (3), 451.
- Butail, S./Paley, D. A. (2012). Three-dimensional reconstruction of the fast-start swimming kinematics of densely schooling fish. *Journal of the Royal Society, Interface* 9 (66), 77–88. <https://doi.org/10.1098/rsif.2011.0113>.
- Calles, O./Greenberg, L. (2009). Connectivity is a two-way street—the need for a holistic approach to fish passage problems in regulated rivers. *River Research and Applications* 25 (10), 1268–1286. <https://doi.org/10.1002/rra.1228>.
- Campbell, N. A./Reece, J. B./Urry, L. A./Cain, M. L./Wassermann, S. A./Minorsky, P. V./Jackson, R. B. (2008). *Biology*. 8. Aufl. San Francisco, CA, Pearson Benjamin Cummings.
- Campenhausen, C. von/Riess, I./Weissert, R. (1981). Detection of stationary objects by the blind cave fish *Anoptichthys jordani* (Characidae). *Journal of comparative physiology* 143 (3), 369–374. <https://doi.org/10.1007/BF00611175>.
- Cano-Barbacid, C./Radinger, J./Argudo, M./Rubio-Gracia, F./Vila-Gispert, A./García-Berthou, E. (2020). Key factors explaining critical swimming speed in freshwater fish: a review and statistical analysis for Iberian species. *Scientific reports* 10 (1), 18947. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-75974-x>.
- Castro, I. P./Vanderwel, C. (2021). *Turbulent flows: An introduction*. IOP Publishing.
- Castro-Santos, T./Goerig, E./He, P./Lauder, G. V. (2022). Applied aspects of locomotion and biomechanics. In: S. J. Cooke/N. A. Fänge/A. P. Farrell et al. (Hg.). *Conservation physiology for the anthropocene – A systems approach. Part A*. Elsevier, 91–140.

- Castro-Santos, T./Haro, A. (2010). Fish guidance and passage at barriers. In: P. Domenici/B. G. Kapoor (Hg.). *Fish locomotion. An eco-ethological perspective*. Enfield, N.H., Science Publishers, 62–89.
- Castro-Santos, T./Letcher, B. H. (2010). Modeling migratory energetics of Connecticut River American shad (*Alosa sapidissima*): implications for the conservation of an iteroparous anadromous fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 67 (5), 806–830.
<https://doi.org/10.1139/F10-026>.
- Cea, L./Puertas, J./Pena, L. (2007). Velocity measurements on highly turbulent free surface flow using ADV. *Experiments in Fluids* 42 (3), 333–348. <https://doi.org/10.1007/s00348-006-0237-3>.
- Chagnaud, B. P./Bleckmann, H./Hofmann, M. H. (2007). Kármán vortex street detection by the lateral line. *Journal of comparative physiology. A, Neuroethology, sensory, neural, and behavioral physiology* 193 (7), 753–763. <https://doi.org/10.1007/s00359-007-0230-1>.
- Chagnaud, B. P./Bleckmann, H./Hofmann, M. H. (2008a). Lateral line nerve fibers do not code bulk water flow direction in turbulent flow. *Zoology* 111 (3), 204–217.
<https://doi.org/10.1016/j.zool.2007.07.009>.
- Chagnaud, B. P./Brücker, C./Hofmann, M. H./Bleckmann, H. (2008b). Measuring flow velocity and flow direction by spatial and temporal analysis of flow fluctuations. *Journal of Neuroscience* 28 (17), 4479–4487. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4959-07.2008>.
- Chagnaud, B. P./Coombs, S. (2014). Information encoding and processing by the peripheral lateral line system. In: S. Coombs/H. Bleckmann/R. R. Fay et al. (Hg.). *The lateral line system*. New York, Springer New York, 151–194.
- Chagnaud, B. P./Engelmann, J./Fritzsche, B./Glover, J. C./Straka, H. (2017). Sensing external and self-motion with hair cells: A comparison of the lateral line and vestibular systems from a developmental and evolutionary perspective. *Brain, behavior and evolution* 90 (2), 98–116.
<https://doi.org/10.1159/000456646>.
- Chanson, H./Trevethan, M./Koch, C. (2007). Discussion of “Turbulence measurements with acoustic Doppler velocimeters” by Carlos M. García, Mariano I. Cantero, Yarko Niño, and Marcelo H. García. *Journal of Hydraulic Engineering* 133 (11), 1283–1286.
[https://doi.org/10.1061/\(ASCE\)0733-9429\(2007\)133:11\(1283\)](https://doi.org/10.1061/(ASCE)0733-9429(2007)133:11(1283)).
- Cheng, S./Zhao, K./Zhang, D. (2019). Abnormal water quality monitoring based on visual sensing of three-dimensional motion behavior of fish. *Symmetry* 11 (9), 1179.
<https://doi.org/10.3390/sym11091179>.
- Chew, G. L./Brown, G. E. (1989). Orientation of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) in normal and null magnetic fields. *Canadian Journal of Zoology* 67 (3), 641–643. <https://doi.org/10.1139/z89-092>.
- Clauss, W./Clauss, C. (2007). *Tierphysiologie kompakt*. München, Elsevier Spektrum Akad. Verl.
- Cohen, J. (1988). *Statistical power analysis for the behavioral sciences*. 2. Aufl. Hoboken, Taylor and Francis.
- Colgan, P. (1993). The motivational basis of fish behaviour. In: T. J. Pitcher (Hg.). *Behaviour of teleost fishes*. 2. Aufl. London, Chapman & Hall, 23–46.
- Collin, S. P./Shand, J. (2003). Retinal sampling and the visual field in fishes. In: S. P. Collin/N. J. Marshall (Hg.). *Sensory processing in aquatic environments*. New York, Springer, 139–169.
- Colvert, B./Kanso, E. (2016). Fishlike rheotaxis. *Journal of Fluid Mechanics* 793, 656–666.
<https://doi.org/10.1017/jfm.2016.141>.
- Constantinescu, G./Balachandar, R./Abad, J./Li, D. (2017). Chapter 6. Data analysis: Identification of coherent structures (sections 6.14). In: M. Muste/D. A. Lyn/D. M. Admiraal et al. (Hg.). *Experimental hydraulics: Methods, instrumentation, data processing and management*. Volume I: Fundamentals and Methods. Leiden, The Netherlands/Boca Raton, CRC Press/Balkema, 383–395.

- Cooke, S. J./Midwood, J. D./Thiem, J. D./Klimley, P./Lucas, M. C./Thorstad, E. B./Eiler, J./Holbrook, C./Ebner, B. C. (2013). Tracking animals in freshwater with electronic tags: past, present and future. *Animal Biotelemetry* 1 (1), 5. <https://doi.org/10.1186/2050-3385-1-5>.
- Cooke, S. J./Thorstad, E. B./Hinch, S. G. (2004). Activity and energetics of free-swimming fish: insights from electromyogram telemetry. *Fish and Fisheries* 5 (1), 21–52. <https://doi.org/10.1111/j.1467-2960.2004.00136.x>.
- Coombs, S. (1999). Signal detection theory, lateral-line excitation patterns and prey capture behaviour of mottled sculpin. *Animal Behaviour* 58 (2), 421–430. <https://doi.org/10.1006/anbe.1999.1179>.
- Coombs, S./Bak-Coleman, J./Montgomery, J. (2020). Rheotaxis revisited: a multi-behavioral and multisensory perspective on how fish orient to flow. *The Journal of experimental biology* 223 (23). <https://doi.org/10.1242/jeb.223008>.
- Coombs, S./Braun, C. B. (2003). Information processing by the lateral line system. In: S. P. Collin/N. J. Marshall (Hg.). *Sensory processing in aquatic environments*. New York, Springer, 122–138.
- Coombs, Sheryl/Janssen, John/Webb, Jacqueline F. (1988). Diversity of lateral line systems: Evolutionary and functional considerations. In: J. Atema/R. R. Fay/A. N. Popper et al. (Hg.). *Sensory biology of aquatic animals*. New York, Springer, 553–593.
- Coombs, Sheryl/Montgomery, John (2014). The role of flow and the lateral line in the multisensory guidance of orienting behaviors. In: H. Bleckmann/J. Mogdans/S. L. Coombs (Hg.). *Flow sensing in air and water. Behavioral, neural and engineering principles of operation*. Berlin, Heidelberg, Springer, 65–101.
- Cotel, A. J./Webb, P. W./Tritico, H. (2006). Do brown trout choose locations with reduced turbulence? *Transactions of the American Fisheries Society* 135 (3), 610–619. <https://doi.org/10.1577/T04-196.1>.
- Cox, J. P. L. (2008). Hydrodynamic aspects of fish olfaction. *Journal of the Royal Society, Interface* 5 (23), 575–593. <https://doi.org/10.1098/rsif.2007.1281>.
- Cresci, A. (2020). Magnetic and celestial orientation of migrating European glass eels (*Anguilla anguilla*). Dissertation. Coral Gables, Florida, University of Miami.
- Cresci, A./Durif, C. M./Paris, C. B./Shema, S. D./Skiftesvik, A. B./Browman, H. I. (2019). Glass eels (*Anguilla anguilla*) imprint the magnetic direction of tidal currents from their juvenile estuaries. *Communications biology* 2, 366. <https://doi.org/10.1038/s42003-019-0619-8>.
- CSA Ocean Sciences Inc. and Exponent (2019). Evaluation of potential EMF effects on fish species of commercial or recreational fishing importance in southern New England. VA. OCS Study BOEM 2019-049. U.S. Department of the Interior, Bureau of Ocean Energy Management, Office of Renewable Energy Programs. Headquarters, Sterling.
- Cuchet, M. (2014). Fish protection and downstream migration at hydropower intakes. Investigation of fish behavior under laboratory conditions. München/Obernach, Walchensee, TUM, Lehrstuhl für Wasserbau und Wasserwirtschaft; Versuchsanst. für Wasserbau und Wasserwirtschaft.
- Curcic-Blake, B./van Netten, S. M. (2006). Source location encoding in the fish lateral line canal. *Journal of Experimental Biology* 209 (8), 1548–1559. <https://doi.org/10.1242/jeb.02140>.
- Daniel, T. L. (1981). Fish mucus: in situ measurements of polymer drag reduction. *The Biological Bulletin* 160 (3), 376–382. <https://doi.org/10.2307/1540846>.
- D'Août, K./Aerts, P. (1999). A kinematic comparison of forward and backward swimming in the eel *Anguilla anguilla*. *The Journal of experimental biology* 202 (11), 1511–1521. <https://doi.org/10.1242/jeb.202.11.1511>.
- Davidson, P. A. (2015). *Turbulence. An introduction for scientists and engineers*. Oxford, Oxford University Press Incorporated.

- DeAngelis, D. L./Yeh, G. T. (1984). An introduction to modeling migratory behavior of fishes. In: J. D. McCleave/G. P. Arnold/J. J. Dodson et al. (Hg.). *Mechanisms of migration in fishes*. Boston, MA, Springer, 445–469.
- Defila, R./Di Giulio, A. (Hg.) (2018). *Transdisziplinär und transformativ forschen. Eine Methodensammlung*. Wiesbaden, Springer VS.
- Degenhardt, M. M. (2022). *Methoden des kamerabasierten Fischtrackings*, (unveröffentlicht). Bachelorarbeit. Darmstadt, Technische Universität Darmstadt.
- Degner, S. L./Hawryshyn, C. W. (2001). Orientation of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) to multiple patches of linearly polarized light. *Canadian Journal of Zoology* 79 (3), 407–415. <https://doi.org/10.1139/cjz-79-3-407>.
- Del Álamo, J. C./Jiménez, J. (2009). Estimation of turbulent convection velocities and corrections to Taylor's approximation. *Journal of Fluid Mechanics* 640, 5–26. <https://doi.org/10.1017/S0022112009991029>.
- Delavan, S. K./Sood, S./Pérez-Fuentetaja, A./Hannes, A. R. (2017). Anthropogenic turbulence and velocity barriers for upstream swimming fish: A field study on emerald shiners (*Notropis atherinoides*) in the Upper Niagara River. *Ecological Engineering* 101, 91–106. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2016.12.022>.
- Delcourt, J./Denoël, M./Ylief, M./Poncin, P. (2013). Video multitracking of fish behaviour: a synthesis and future perspectives. *Fish and Fisheries* 14 (2), 186–204. <https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2012.00462.x>.
- Denker, A. (1935). Zur Morphologie und Histologie des Fischlabyrinths. *Archiv für Ohren-, Nasen- und Kehlkopfheilkunde* 139 (4), 321–368. <https://doi.org/10.1007/BF01583524>.
- Denton, E. J./Gray, J. A. B. (1988). Mechanical factors in the excitation of the lateral lines of fishes. In: J. Atema/R. R. Fay/A. N. Popper et al. (Hg.). *Sensory biology of aquatic animals*. New York, Springer, 595–617.
- Detert, M./Schütz, C./Czerny, R. (2018). Development and tests of a 3d fish-tracking videometry system for an experimental flume. *E3S Web of Conferences* 40, 3018. <https://doi.org/10.1051/e3sconf/20184003018>.
- Deutschlander, M. E./Phillips, J. B./Borland, S. C. (1999). The case for light-dependent magnetic orientation in animals. *The Journal of experimental biology* 202 (8), 891–908. <https://doi.org/10.1242/jeb.202.8.891>.
- Di Santo, V./Goerig, E./Wainwright, D. K./Akanyeti, O./Liao, J. C./Castro-Santos, T./Lauder, G. V. (2021). Convergence of undulatory swimming kinematics across a diversity of fishes. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 118 (49). <https://doi.org/10.1073/pnas.2113206118>.
- Díaz Lozada, J. M./García, C. M./Scacchi, G./Oberg, K. A. (2021). Dynamic selection of exposure time for turbulent flow measurements. *Journal of Hydraulic Engineering* 147 (10). [https://doi.org/10.1061/\(ASCE\)HY.1943-7900.0001922](https://doi.org/10.1061/(ASCE)HY.1943-7900.0001922).
- Digumarti, S. T./Chaurasia, G./Taneja, A./Siegwart, R./Thomas, A./Beardsley, P. (2016). Underwater 3D capture using a low-cost commercial depth camera. *Conference Paper - IEEE Winter Conference on Applications of Computer Vision (WACV)*, 07.-10.03.2016 in Lake Placid, NY, 1–9. <https://doi.org/10.1109/WACV.2016.7477644>.
- Dijkgraaf, S. (1940). Untersuchungen ber den Temperatursinn der Fische. *Journal of Comparative Physiology A* 27 (5), 587–605. <https://doi.org/10.1007/BF00297915>.
- Dijkgraaf, S. (1947). Über die Reizung des Ferntastsinns bei Fischen und Amphibien. *Experientia* (3), 206–208.
- Dijkgraaf, S. (1952). Bau und Funktionen der Seitenorgane und des Ohrlabyrinths bei Fischen. *Experientia* 8 (6), 205–216. <https://doi.org/10.1007/BF02170714>.

- Dijkgraaf, S. (1968). Electroreception in the catfish, *Amiurus nebulosus*. *Experientia* 24 (2), 187–188. <https://doi.org/10.1007/BF02146979>.
- Dijkgraaf, S. (1989). A short personal review of the history of lateral line research. In: S. Coombs/P. Görner/H. Münz (Hg.). *The mechanosensory lateral line. Neurobiology and Evolution*. New York, Springer-Verlag New York, 7–14.
- Dijkgraaf, S./Verheijen, F. J. (1950). Neue Versuche über das Tonunterscheidungsvermögen der Elritze. *Journal of Comparative Physiology A* 32 (3), 248–256. <https://doi.org/10.1007/BF00344526>.
- Dill, L. M. (1974). The escape response of the zebra danio (*Brachydanio rerio*) I. The stimulus for escape. *Animal Behaviour* 22 (3), 711–722. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(74\)80022-9](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(74)80022-9).
- Dombroski, D. E./Crimaldi, J. P. (2007). The accuracy of acoustic Doppler velocimetry measurements in turbulent boundary layer flows over a smooth bed. *Limnology and Oceanography: Methods* 5 (1), 23–33. <https://doi.org/10.4319/lom.2007.5.23>.
- Domenici, P. (2010). Escape responses in fish: Kinematics, performance and behavior. In: P. Domenici/B. G. Kapoor (Hg.). *Fish locomotion. An eco-ethological perspective*. Enfield, N.H., Science Publishers, 123–170.
- Domenici, P./Blake, R. (1997). The kinematics and performance of fish fast-start swimming. *The Journal of experimental biology* 200 (8), 1165–1178. <https://doi.org/10.1242/jeb.200.8.1165>.
- Domenici, P./Kapoor, B. G. (Hg.) (2010). *Fish locomotion. An eco-ethological perspective*. Enfield, N.H., Science Publishers.
- Donley, J. M./Dickson, K. A. (2000). Swimming kinematics of juvenile kawakawa tuna (*Euthynnus affinis*) and chub mackerel (*Scomber japonicus*). *Journal of Experimental Biology* 203 (20), 3103–3116. <https://doi.org/10.1242/jeb.203.20.3103>.
- Doroudian, B./Bagherimiyab, F./Lemmin, U. (2010). Improving the accuracy of four-receiver acoustic Doppler velocimeter (ADV) measurements in turbulent boundary layer flows. *Limnology and Oceanography: Methods* 8, 575–591. <https://doi.org/10.4319/lom.2010.8.575>.
- Douglas, R./Djamgoz, M. (1990). *The visual system of fish*. Dordrecht, Springer Netherlands.
- Dressel, G./Berger, W./Heimerl, K./Winiwarter, V. (2014). *Interdisziplinär und transdisziplinär forschen. Praktiken und Methoden*. Bielefeld, Transcript.
- Du Clos, K. T./Dabiri, J. O./Costello, J. H./Colin, S. P./Morgan, J. R./Fogerson, S. M./Gemmell, B. J. (2019). Thrust generation during steady swimming and acceleration from rest in anguilliform swimmers. *The Journal of experimental biology* 222 (22). <https://doi.org/10.1242/jeb.212464>.
- Dubief, Y./Delcayre, F. (2000). On coherent-vortex identification in turbulence. *Journal of Turbulence* 1, N11. <https://doi.org/10.1088/1468-5248/1/1/011>.
- Dubrovinskaya, E./Dalglish, F./Ouyang, B./Casari, P. (2018). Underwater LiDAR signal processing for enhanced detection and localization of marine life. *Convergence Paper - 2018 OCEANS - MTS/IEEE Kobe Techno-Oceans (OTO)*, 28.05.-31.05.2018 in Kobe, Japan. *Proceedings*, 1–8. <https://doi.org/10.1109/OCEANSKOB.2018.8559113>.
- Dumont, U./Anderer, P./Schwevers, U. (2005). *Handbuch Querbauwerke*. Ministerium für Umwelt und Naturschutz, Landwirtschaft und Verbraucherschutz des Landes Nordrhein-Westfalen, MUNLV. Düsseldorf.
- Durgesh, V./Thomson, J./Richmond, M. C./Polagye, B. L. (2014). Noise correction of turbulent spectra obtained from acoustic doppler velocimeters. *Flow Measurement and Instrumentation* 37, 29–41. <https://doi.org/10.1016/j.flowmeasinst.2014.03.001>.
- Durif, C. M. F./Browman, H. I./Phillips, J. B./Skiftesvik, A. B./Vøllestad, L. A./Stockhausen, H. H. (2013). Magnetic compass orientation in the European eel. *PloS one* 8 (3), e59212. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0059212>.

- Dusenbery, D. B. (1992). *Sensory ecology. How organisms acquire and respond to information.* New York, Freeman.
- Dusenbery, D. B. (2001). Physical constraints in sensory ecology. In: F. G. Barth/A. Schmid (Hg.). *Ecology of sensing.* Berlin Heidelberg, Springer, 1–18.
- DVWK (1996). *Fischaufstiegsanlagen - Bemessung, Gestaltung, Funktionskontrolle.* Merkblätter zur Wasserwirtschaft 232. Bonn, Deutscher Verband für Wasserwirtschaft und Kulturbau e.V., Wirtschafts- und Verlagsgesellschaft Gas und Wasser mbH.
- DWA (2005). *Fischschutz- und Fischabstiegsanlagen. Bemessung, Gestaltung, Funktionskontrolle.* 2. Aufl. Hennef, Deutsche Vereinigung für Wasserwirtschaft, Abwasser und Abfall e.V.
- DWA (2014). *Merkblatt DWA-M 509 - Fischaufstiegsanlagen und fischpassierbare Bauwerke – Gestaltung, Bemessung, Qualitätssicherung.* Hennef, Deutsche Vereinigung für Wasserwirtschaft, Abwasser und Abfall e.V.
- DWA (2021). *DWA-Themen. Methodische Grundlagen zur standörtlichen Evaluierung des Fischschutzes und Fischabstiegs.* Hennef, Deutsche Vereinigung für Wasserwirtschaft, Abwasser und Abfall e.V.
- Dykgraaf, S. (1933). Untersuchungen über die Funktion der Seitenorgane an Fischen. *Journal of Comparative Physiology A* 20 (1-2), 162–214. <https://doi.org/10.1007/BF00340757>.
- Ehrenfried, K. (2003). *Strömungsakustik I. Skript zur Vorlesung.* Technische Universität Berlin. Berlin.
- El Daou, H./Salumae, T./Ristolainen, A./Toming, G./Listak, M./Kruusmaa, M. (2011). A bio-mimetic design and control of a fish-like robot using compliant structures. *Conferencepaper - 15th International Conference on Advanced Robotics (ICAR 2011, IEEE), 20.-23.6.2011 in Tallinn, Estonia,* 563–568. <https://doi.org/10.1109/ICAR.2011.6088645>.
- Elder, J./Coombs, S. (2015). The influence of turbulence on the sensory basis of rheotaxis. *Journal of comparative physiology. A, Neuroethology, sensory, neural, and behavioral physiology* 201 (7), 667–680. <https://doi.org/10.1007/s00359-015-1014-7>.
- Ellerby, D. J. (2013). Swimming flumes as a tool for studying swimming behavior and physiology: Current applications and future developments. In: A. P. Palstra/J. V. Planas (Hg.). *Swimming physiology of fish. Towards using exercise to farm a fit fish in sustainable aquaculture.* Berlin, Heidelberg, Springer, 345–375.
- Eloy, C. (2012). Optimal Strouhal number for swimming animals. *Journal of Fluids and Structures* 30, 205–218. <https://doi.org/10.1016/j.jfluidstructs.2012.02.008>.
- ELWAS-WEB (2022). *Detailinformation Pegel Glüder (2736731000100).* Ministerium für Umwelt und Naturschutz, Landwirtschaft und Verbraucherschutz des Landes Nordrhein-Westfalen, MUNLV. Online verfügbar unter [https://www.elwasweb.nrw.de/elwas-web/data/ow/menge/pegel/pegelDetailsTab.xhtml?jsessionid= \(abgerufen am 16.03.2022\)](https://www.elwasweb.nrw.de/elwas-web/data/ow/menge/pegel/pegelDetailsTab.xhtml?jsessionid= (abgerufen am 16.03.2022)).
- Enders, E. C./Gessel, M. H./Williams, J. G. (2009). Development of successful fish passage structures for downstream migrants requires knowledge of their behavioural response to accelerating flow. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 66 (12), 2109–2117. <https://doi.org/10.1139/F09-141>.
- Enders, E./Scruton, D. A. (2006). Potential application of bioenergetics models to habitat modeling and importance of appropriate metabolic rate estimates with special consideration for Atlantic Salmon. *Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences No. 2641.* Fisheries and Oceans Canada. St. John's.
- Engelmann, J./Hanke, W./Bleckmann, H. (2002). Lateral line reception in still- and running water. *Journal of comparative physiology. A, Neuroethology, sensory, neural, and behavioral physiology* 188 (7), 513–526. <https://doi.org/10.1007/s00359-002-0326-6>.

- Engelmann, J./Hanke, W./Mogdans, J./Bleckmann, H. (2000). Hydrodynamic stimuli and the fish lateral line. *Nature* 408 (6808), 51–52. <https://doi.org/10.1038/35040706>.
- Enger, P. S./Kalmijn, Ad. J./Sand, O. (1989). Behavioral investigations on the functions of the lateral line and inner ear in predation. In: S. Coombs/P. Görner/H. Münz (Hg.). *The mechanosensory lateral line. Neurobiology and Evolution*. New York, Springer-Verlag New York, 575–587.
- Evans, B. I. (2004). A fish's eye view of habitat change. In: G.v.d. Emde/J. Mogdans/B. G. Kapoor (Hg.). *The senses of fish. Adaptations for the reception of natural stimuli*. Dordrecht, Springer-Science+Business Media, 1–30.
- Ewert, J.-P. (1976). *Neuro-Ethologie. Einführung in die neurophysiologischen Grundlagen des Verhaltens*. Berlin/Heidelberg, Springer.
- Failetta, R./Blandin, A./Paris, C. B./Koubbi, P./Irisson, J.-O. (2015). Sun-compass orientation in mediterranean fish larvae. *PLoS one* 10 (8), e0135213. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0135213>.
- Ferziger, J. H./Perić, M./Street, R. L. (2020). *Numerische Strömungsmechanik*. 2. Aufl. Berlin, Heidelberg, Springer.
- Fiedler, H. E./Kirmse, C./Sammler, B./Seifert, G./Kähler, C. J./Hilberg, D. (2003). *Turbulente Strömungen. Vorlesungsskript*. Technische Universität Berlin, Hermann-Föttinger-Institut für Strömungsmechanik; Technische Universität Braunschweig, Institut für Strömungsmechanik. Berlin.
- Fiedler, K. (1991). *Lehrbuch der speziellen Zoologie. Band II: Wirbeltiere. 2. Teil: Fische*. Hg. von Dietrich Starck/Alfred Kaestner. Jena, Fischer.
- Fish, F. E. (1999). Energetics of swimming and flying in formation. *Comments on Theoretical Biology* 5 (5), 283–304.
- Fish, F. E. (2006). Diversity, mechanics and performance of natural aquatic propulsors. In: R. Liebe (Hg.). *Flow Phenomena in Nature. Volume 1*. WIT Press, 57–87.
- Fish, F. E. (2010). Swimming strategies for energy economy. In: P. Domenici/B. G. Kapoor (Hg.). *Fish locomotion. An eco-ethological perspective*. Enfield, N.H., Science Publishers, 90–122.
- Flammang, B. E./Lauder, G. V. (2013). Pectoral fins aid in navigation of a complex environment by bluegill sunfish under sensory deprivation conditions. *The Journal of experimental biology* 216 (16), 3084–3089. <https://doi.org/10.1242/jeb.080077>.
- Flock, A. (1964). Structure of the macula utriculi with special reference to directional interplay of sensory responses as revealed by morphological polarization. *The Journal of cell biology* 22, 413–431. <https://doi.org/10.1083/jcb.22.2.413>.
- Flock, A./Wersäll, J. (1962). A study of the orientation of the sensory hairs of the receptor cells in the lateral line organ of fish, with special reference to the function of the receptors. *The Journal of cell biology* 15 (1), 19–27. <https://doi.org/10.1083/jcb.15.1.19>.
- Floryan, D./van Buren, T./Smits, A. J. (2018). Efficient cruising for swimming and flying animals is dictated by fluid drag. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 115 (32), 8116–8118. <https://doi.org/10.1073/pnas.1805941115>.
- Formicki, K./Bonisławska, M./Jasiński, M. (1997). Spatial orientation of trout (*Salmo trutta* L.) and rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss* Walb.) embryos in natural and artificial magnetic fields. *Acta Ichthyologica et Piscatoria* 27 (2), 29–40. <https://doi.org/10.3750/AIP1997.27.2.03>.
- Forward, R. B./Horch, K. W./Waterman, T. H. (1972). Visual orientation at the water surface by the teleost *Zenarchopterus*. *The Biological Bulletin* 143 (1), 112–126. <https://doi.org/10.2307/1540332>.
- Fraenkel, G. S./Gunn, D. L. (1961). *The orientation of animals. Kineses, taxes and compass relations*. 1940. Aufl. New York, Dover Publ., Inc.

- Franca, M. J./Lemmin, U. (2006). Eliminating velocity aliasing in acoustic Doppler velocity profiler data. *Measurement Science and Technology* 17 (2), 313–322. <https://doi.org/10.1088/0957-0233/17/2/012>.
- Franosch, J.-M. P./Sichert, A. B./Suttner, M. D./van Hemmen, J. L. (2005). Estimating position and velocity of a submerged moving object by the clawed frog *Xenopus* and by fish--a cybernetic approach. *Biological Cybernetics* 93 (4), 231–238. <https://doi.org/10.1007/s00422-005-0005-0>.
- Friard, O./Gamba, M. (2016). BORIS: a free, versatile open-source event-logging software for video/audio coding and live observations. *Methods in Ecology and Evolution* 7 (11), 1325–1330. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12584>.
- Friedman, S. T./Price, S. A./Wainwright, P. C. (2021). The effect of locomotion mode on body shape evolution in teleost fishes. *Integrative Organismal Biology* 3 (1), obab016. <https://doi.org/10.1093/iob/obab016>.
- Frings, S. (2021). *Die Sinne der Tiere. Lehrbuch der vergleichenden Sinnesphysiologie*. Berlin, Heidelberg, Springer-Verlag.
- Frings, S./Müller, F. (2014). *Biologie der Sinne. Vom Molekül zur Wahrnehmung*. Berlin, Heidelberg, Springer Spektrum.
- Frisch, K. v. (1938). Über die Bedeutung des Sacculus und der Lagena für den Gehörsinn der Fische. *Journal of Comparative Physiology A* 25 (5), 703–747. <https://doi.org/10.1007/BF00340903>.
- Frisch, K. v./Stetter, H. (1932). Untersuchungen über den Sitz des Gehörsinnes bei der Elritze. *Journal of Comparative Physiology A* 17 (4), 686–801. <https://doi.org/10.1007/BF00339067>.
- Fuentes-Pérez, J. F. (2019). Flow sensing with pressure sensor-based artificial lateral lines: from the laboratory to the field. Doctoral Thesis. Tallinn University of Technology.
- Fuentes-Pérez, J. F./Kalev, K./Tuhtan, J. A./Kruusmaa, M. (2016). Underwater vehicle speedometry using differential pressure sensors: Preliminary results. Conferencepaper - Autonomous Underwater Vehicles 2016 : IEEE/OES Autonomous Underwater Vehicles (AUV), 6.-9.11.2016 Tokyo, Japan, 156–160. <https://doi.org/10.1109/AUV.2016.7778664>.
- Fuentes-Pérez, J. F./Meurer, C./Tuhtan, J. A./Kruusmaa, M. (2018). Differential pressure sensors for underwater speedometry in variable velocity and acceleration conditions. *IEEE Journal of Oceanic Engineering*, 1–9. <https://doi.org/10.1109/JOE.2017.2767786>.
- Garcia, C. M./Jackson, P. R./Garcia, M. H. (2006). Confidence intervals in the determination of turbulence parameters. *Experiments in Fluids* 40 (4), 514–522. <https://doi.org/10.1007/s00348-005-0091-8>.
- Gatzweiler, J./Lehmann, B./Mewis, P./Redeker, M. (2016). Eignung von 3-D-HN-Modellen zur hydraulischen Optimierung von Umlenkbecken von Beckenpässen. *Wasserwirtschaft* 106 (7-8), 18–24. <https://doi.org/10.1007/s35147-016-0107-8>.
- Gazzola, M./Argentina, M./Mahadevan, L. (2014). Scaling macroscopic aquatic locomotion. *Nature Physics* 10 (10), 758–761. <https://doi.org/10.1038/NPHYS3078>.
- Gemmell, B. J./Colin, S. P./Costello, J. H./Dabiri, J. O. (2015). Suction-based propulsion as a basis for efficient animal swimming. *Nature communications* 6, 8790. <https://doi.org/10.1038/ncomms9790>.
- Ghaib, K. (2018). Die Volume-of-Fluid-Methode, ein Verfahren zur Simulation von Zweiphasenströmung. *Chemie Ingenieur Technik* 90 (3), 316–323. <https://doi.org/10.1002/cite.201700136>.
- Ghaib, K. (2019). *Einführung in die numerische Strömungsmechanik*. Wiesbaden, Springer Fachmedien Wiesbaden.
- Gibbs, M. A./Northcutt, R. G. (2004). Development of the lateral line system in the shovelnose sturgeon. *Brain, behavior and evolution* 64 (2), 70–84. <https://doi.org/10.1159/000079117>.

- Gillis, G. B. (1998). Environmental effects on undulatory locomotion in the American eel *Anguilla rostrata*: kinematics in water and on land. *Journal of Experimental Biology* 201 (7), 949–961. <https://doi.org/10.1242/jeb.201.7.949>.
- Gisen, D. C./Schütz, C./Weichert, R. B. (2022). Development of behavioral rules for upstream orientation of fish in confined space. *PloS one* 17 (2), e0263964. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0263964>.
- Goodwin, R. A./Nestler, J. M./Anderson, J. J./Weber, L. J./Loucks, D. P. (2006). Forecasting 3-D fish movement behavior using a Eulerian–Lagrangian–agent method (ELAM). *Ecological Modelling* 192 (1-2), 197–223. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.08.004>.
- Gordon, N. D./McMahon, T. A./Finlayson, B. L./Gippel, C. J./Nathan, R. J. (2006). *Stream hydrology. An introduction for ecologists*. 2. Aufl. Chichester, Wiley.
- Goring, D. G./Nikora, V. I. (2002). Despiking Acoustic Doppler Velocimeter Data. *Journal of Hydraulic Engineering* 128 (1), 117–126. [https://doi.org/10.1061/\(asce\)0733-9429\(2002\)128:1\(117\)](https://doi.org/10.1061/(asce)0733-9429(2002)128:1(117)).
- Gough, P./Philipsen, P./Schollema, P. P./Wanningen, H. (2012). *From sea to source: International guidance for the restoration of fish migration highways*. Veendam (Netherlands), Regional Water Authority Hunze en Aa's.
- Goulet, J. (2010). *Information processing in the lateral-line system of fish*. Dissertation. München, Technische Universität München. Online verfügbar unter <https://mediatum.ub.tum.de/doc/959089/959089.pdf>.
- Goulet, J./Engelmann, J./Chagnaud, B. P./Franosch, J.-M. P./Suttner, M. D./van Hemmen, J. L. (2008). Object localization through the lateral line system of fish: theory and experiment. *Journal of comparative physiology. A, Neuroethology, sensory, neural, and behavioral physiology* 194 (1), 1–17. <https://doi.org/10.1007/s00359-007-0275-1>.
- Greenshields, C. J./Weller, H. G. (2022). *Notes on computational fluid dynamics. General principles*. Reading, UK, CFD Direct Limited.
- Greve, R. (2003). *Kontinuumsmechanik. Ein Grundkurs für Ingenieure und Physiker*. Berlin, Heidelberg, Springer.
- Gulyás, M./Bencsik, N./Pusztai, S./Liliom, H./Schlett, K. (2016). AnimalTracker: An ImageJ-based tracking API to create a customized behaviour analyser program. *Neuroinformatics* 14 (4), 479–481. <https://doi.org/10.1007/s12021-016-9303-z>.
- Guo, C.-y./Kuai, Y.-f./Han, Y./Xu, P./Fan, Y.-w./Yu, C.-d. (2022). Hydrodynamic analysis of propulsion process of zebrafish. *Physics of Fluids* 34 (2), 21910. <https://doi.org/10.1063/5.0076561>.
- Guthrie, D. M. (1980). *Neuroethology. An introduction*. Oxford, Blackwell.
- Haefner, J. W./Bowen, M. D. (2002). Physical-based model of fish movement in fish extraction facilities. *Ecological Modelling* 152 (2-3), 227–245. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(02\)00006-6](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(02)00006-6).
- Hahn, G. (1960). Ferntastsinn und Strömungssinn beim augenlosen Höhlenfisch *Anoptichthys jordani* Hubbs und Innes im Vergleich zu einigen anderen Teleostiern. *Naturwissenschaften* 47 (24), 611. <https://doi.org/10.1007/BF00602234>.
- Halsband, E. (1954). Die anodische Reaktion der Fische im elektrischen Feld, 218–222.
- Han, P./Lauder, G. V./Dong, H. (2020). Hydrodynamics of median-fin interactions in fish-like locomotion: Effects of fin shape and movement. *Physics of Fluids* 32 (1), 11902. <https://doi.org/10.1063/1.5129274>.
- 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. *Journal of Experimental Biology* 207 (9), 1585–1596. <https://doi.org/10.1242/jeb.00922>.

- 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. *Journal of Experimental Biology* 203 (7), 1193–1200. <https://doi.org/10.1242/jeb.203.7.1193>.
- Hansen, A./Reutter, K. (2004). Chemosensory systems in fish: Structural, functional and ecological aspects. In: G.v.d. Emde/J. Mogdans/B. G. Kapoor (Hg.). *The senses of fish. Adaptations for the reception of natural stimuli*. Dordrecht, Springer-Science+Business Media, 55–89.
- Hanson, M./Westerberg, H. (1986). Occurrence and properties of magnetic material in European eel (*Anguilla Anguilla* L.). *Journal of Magnetism and Magnetic Materials* 54-57, 1467–1468. [https://doi.org/10.1016/0304-8853\(86\)90887-5](https://doi.org/10.1016/0304-8853(86)90887-5).
- Hara, T. J. (1992). *Fish chemoreception*. Dordrecht, Springer Netherlands.
- Harrevel, A. v. (1938). On galvanotropism and oscillotaxis in fish. *Journal of Experimental Biology* 15 (2), 197–208. <https://doi.org/10.1242/jeb.15.2.197>.
- Haselbauer, M./Martinez, C. B. (2011). Turbulente Strukturen als Erfolgskriterium von Fischaufstiegsanlagen. *Wasserwirtschaft* 101 (9), 42–45. <https://doi.org/10.1365/s35147-011-0128-2>.
- Hasler, A. D./Horrall, R. M./Wisby, W. J./Braemer, W. (1958). Sun-orientation and homing in fishes. *Limnology and Oceanography* 3 (4), 353–361. <https://doi.org/10.4319/lo.1958.3.4.0353>.
- Hasler, A. D./Schwassmann, H. O. (1960). Sun orientation of fish at different latitudes. *Cold Spring Harbor symposia on quantitative biology* 25, 429–441. <https://doi.org/10.1101/sqb.1960.025.01.045>.
- Hasler, A. D./Wisby, W. J. (1951). Discrimination of stream odors by fishes and its relation to parent stream behavior. *The American Naturalist* 85 (823), 223–238. <https://doi.org/10.1086/281672>.
- Hassan, E. S. (1985). Mathematical analysis of the stimulus for the lateral line organ. *Biological Cybernetics* 52 (1), 23–36. <https://doi.org/10.1007/BF00336932>.
- Hassan, E. S. (1989). Hydrodynamic imaging of the surroundings by the lateral line of the blind cave fish *Anoptichthys jordani*. In: S. Coombs/P. Görner/H. Münz (Hg.). *The mechanosensory lateral line. Neurobiology and Evolution*. New York, Springer-Verlag New York, 217–227.
- Hatai, S./Kokubo, S./Abe, N. (1932). The earth currents in relation to the responses of catfish. *Proceedings of the Imperial Academy* 8 (10), 478–481. <https://doi.org/10.2183/pjab1912.8.478>.
- Hauer, C. (2014). *Ökohydraulik*. *Österreichische Wasser- und Abfallwirtschaft* 66 (5-6), 157–158. <https://doi.org/10.1007/s00506-014-0157-z>.
- Hawryshyn, C. W. (2003). Mechanisms of ultraviolet polarization vision in fishes. In: S. P. Collin/N. J. Marshall (Hg.). *Sensory processing in aquatic environments*. New York, Springer, 252–265.
- Hawryshyn, C. W./Arnold, M. G./Bowering, E./Cole, R. L. (1990). Spatial orientation of rainbow trout to plane-polarized light: The ontogeny of E-vector discrimination and spectral sensitivity characteristics. *Journal of Comparative Physiology A* 166 (4). <https://doi.org/10.1007/BF00192027>.
- Heid, K. (2017). *Ethohydraulische Modellierung eines Flachrechens und Evaluation anhand realer Fischversuche*, (unveröffentlicht). Masterthesis. Darmstadt, Technische Universität Darmstadt.
- Hejazi, K./Falconer, R. A./Seifi, E. (2016). Denoising and despiking ADV velocity and salinity concentration data in turbulent stratified flows. *Flow Measurement and Instrumentation* 52, 83–91. <https://doi.org/10.1016/j.flowmeasinst.2016.09.010>.
- Heldmaier, G./Neuweiler, G. (2003). *Vergleichende Tierphysiologie*. Band 1: Neuro- und Sinnesphysiologie. Berlin, Springer.
- Helfman, G. S./Collette, B. B./Facey, D. E./Bowen, B. W. (2009). *The diversity of fishes. Biology, evolution, and ecology*. 2. Aufl. Oxford, Wiley-Blackwell.
- Hellinger, J./Hoffmann, K.-P. (2009). Magnetic field perception in the rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *Journal of Comparative Physiology A* 195 (9), 873–879. <https://doi.org/10.1007/s00359-009-0466-z>.

- Hemelrijk, C. K./Reid, D. A.P./Hildenbrandt, H./Padding, J. T. (2015). The increased efficiency of fish swimming in a school. *Fish and Fisheries* 16 (3), 511–521. <https://doi.org/10.1111/faf.12072>.
- Herrmann, B./Siegler Schmidt, J. (2017). *Umweltgeschichte in Beispielen*. Wiesbaden, Springer Fachmedien Wiesbaden.
- Herwig, H. (2004). *Strömungsmechanik A-Z. Eine systematische Einordnung von Begriffen und Konzepten der Strömungsmechanik*. Wiesbaden, Vieweg.
- Herwig, H. (2016). *Strömungsmechanik. Einführung in die Physik von technischen Strömungen*. 2. Aufl. Wiesbaden, Springer Fachmedien Wiesbaden.
- Herwig, H./Schmandt, B. (2015). *Strömungsmechanik. Physik - mathematische Modelle - thermodynamische Aspekte*. 3. Aufl. Berlin, Heidelberg, Springer Berlin Heidelberg.
- Heskestad, G. (1965). A generalized Taylor hypothesis with application for high Reynolds number turbulent shear flows. *Journal of Applied Mechanics* 32 (4), 735–739. <https://doi.org/10.1115/1.3627310>.
- Higgs, D. M. (2004). Neuroethology and sensory ecology of teleost ultrasound detection. In: G.v.d. Emde/J. Mogdans/B. G. Kapoor (Hg.). *The senses of fish. Adaptations for the reception of natural stimuli*. Dordrecht, Springer-Science+Business Media, 173–188.
- Hildebrandt, J.-P./Bleckmann, H./Homberg, U./Lay, M. (2021). *Penzlin - Lehrbuch der Tierphysiologie*. 9. Aufl. Berlin, Heidelberg, Springer-Verlag.
- Hirt, C.W./Nichols, B.D (1981). Volume of fluid (VOF) method for the dynamics of free boundaries. *Journal of Computational Physics* 39 (1), 201–225. [https://doi.org/10.1016/0021-9991\(81\)90145-5](https://doi.org/10.1016/0021-9991(81)90145-5).
- Hoagland, H. (1933). Electrical responses from the lateral-line nerves of catfish. I. *The Journal of general physiology* 16 (4), 695–714. <https://doi.org/10.1085/jgp.16.4.695>.
- Hoar, W. S./Randall, D. J. (Hg.) (1978). *Locomotion*. New York, Academic Press.
- Hofer, B. (1908). Studien über die Hautsinnesorgane der Fische. I. Teil. Die Funktion der Seitenorgane bei den Fischen. *Berichte aus der Kgl. Bayerischen Biologischen Versuchsstation in München* 1, 115–164.
- Holmén, V. (2012). *Methods for vortex identification*. Masterthesis. Lund, Schweden, Lund University. Online verfügbar unter <https://lup.lub.lu.se/student-papers/search/publication/3241710>.
- Holst, E. von (1935). Über den Lichttrückenreflex bei Fischen. *Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli, Milano* 15, 143–158.
- Holst, E. von/Kaiser, H./Schoen, L./Roebig, G./Göldner, G. (1950). Die Arbeitsweise des Statolithenapparates bei Fischen. *Journal of Comparative Physiology A* 32 (1-2), 60–120. <https://doi.org/10.1007/BF00340661>.
- Höntzsch GmbH & Co. KG (2023). *Geschwindigkeitsmessung in fließenden Gewässern wie Bächen und Flüssen*. Online verfügbar unter <https://www.hoentzsch.com/de/branchen/stroemungsmessung-in-fliessgewaessern> (abgerufen am 03.02.2023).
- Hoyt, J. W. (1975). Hydrodynamic drag reduction due to fish slimes. In: T. Y.-T. Wu/C. J. Brokaw/C. Brennen (Hg.). *Swimming and flying in nature*. Volume 2. New York, Springer US, 653–672.
- Huang, C. J./Ma, H./Guo, J./Dai, D./Qiao, F. (2018). Calculation of turbulent dissipation rate with acoustic Doppler velocimeter. *Limnology and Oceanography: Methods* 16 (5), 265–272. <https://doi.org/10.1002/lom3.10243>.
- Huang, C./Qiao, F./Ma, H. (2020). Noise reduction of acoustic Doppler velocimeter data based on Kalman filtering and autoregressive moving average models. *Acta Oceanologica Sinica* 39 (12), 106–113. <https://doi.org/10.1007/s13131-020-1641-x>.
- Hudspeth, A. J. (1989). How the ear's works work. *Nature* 341 (6241), 397–404. <https://doi.org/10.1038/341397a0>.

- Hunt, J. C. R./Wray, A. A./Moin, P. (1988). Eddies, streams, and convergence zones in turbulent flows. In *Studying Turbulence Using Numerical Simulation Databases*, 2. Proceedings of the 1988 Summer Program p 193-208 (SEE N89-24538 18-34), 193–208.
- Hurth, D./Lemmin, U. (2001). A correction method for turbulence measurements with a 3D acoustic Doppler velocity profiler. *Journal of Atmospheric and Oceanic Technology* 18 (3), 446–458.
- Hüsgen, S./Hartmann, F. (2018). Erfahrungen und Möglichkeiten mit dem Ultraschall-Doppler-Profil-Strömungsmesser in der fischereisachverständigen Anwendung. Tagungsbeitrag - 29. SVK Fischereitagung, 05.-06.03.2018 in Künzell/Fulda, 1–30.
- HYGON (2022). Wasserstand des Pegels Glüder. Hydrologische Rohdaten Online. Landesamt für Natur, Umwelt und Verbraucherschutz Nordrhein-Westfalen. Online verfügbar unter <https://luadb.it.nrw.de/LUA/hygon/pegel.php?stationsname=Glueder&ersterAufruf=aktuelle-Werte> (abgerufen am 16.03.2022).
- Illies, J. (1961). Versuch einer allgemeinen biozönotischen Gliederung der Fließgewässer. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie* 46 (2), 205–213. <https://doi.org/10.1002/iroh.19610460205>.
- Islam, M. R./Zhu, D. Z. (2013). Kernel density-based algorithm for despiking ADV data. *Journal of Hydraulic Engineering* 139 (7), 785–793. [https://doi.org/10.1061/\(ASCE\)HY.1943-7900.0000734](https://doi.org/10.1061/(ASCE)HY.1943-7900.0000734).
- Janssen, J. (2000). Toxicity of Co₂: Implications for lateral line studies. *Journal of comparative physiology. A, Sensory, neural, and behavioral physiology* 186 (10), 957–960. <https://doi.org/10.1007/s003590000148>.
- Janssen, J. (2004). Lateral line sensory ecology. In: G.v.d. Emde/J. Mogdans/B. G. Kapoor (Hg.). *The senses of fish. Adaptations for the reception of natural stimuli*. Dordrecht, Springer-Science + Business Media, 231–264.
- Jens, G./Born, O./Hohlstein, R./Kämmereit, M./Klupp, R./Labatzki, P./Mau, G./Seifert, K./Wondrak, P. (1997). *Fischwanderhilfen: Notwendigkeit, Gestaltung, Rechtsgrundlagen*. Schriftenreihe Verband Deutscher Fischereiverwaltungsbeamter und Fischereiwissenschaftler 11.
- Jeong, J./Hussain, F. (1995). On the identification of a vortex. *Journal of Fluid Mechanics* 285, 69–94. <https://doi.org/10.1017/S0022112095000462>.
- Jesson, M./Sterling, M./Bridgeman, J. (2013). Despiking velocity time-series—Optimisation through the combination of spike detection and replacement methods. *Flow Measurement and Instrumentation* 30, 45–51. <https://doi.org/10.1016/j.flowmeasinst.2013.01.007>.
- Jesus, J./Cortes, R./Teixeira, A. (2021). Acoustic and light selective behavioral guidance systems for freshwater fish. *Water* 13 (6), 745. <https://doi.org/10.3390/w13060745>.
- Jiang, Y./Ma, Z./Zhang, D. (2019). Flow field perception based on the fish lateral line system. *Bioinspiration & biomimetics* 14 (4), 41001. <https://doi.org/10.1088/1748-3190/ab1a8d>.
- Jobling, M. (1995). *Environmental biology of fishes*. London, Chapman & Hall.
- Johnson, Z. V./Arrojwala, M. T. S./Aljapur, V./Lee, T./Lancaster, T. J./Lowder, M. C./Gu, K./Stockert, J. I./Lecesne, R. L./Moorman, J. M./Streelman, J. T./McGrath, P. T. (2020). Automated measurement of long-term bower behaviors in Lake Malawi cichlids using depth sensing and action recognition. *Scientific reports* 10 (1), 20573. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-77549-2>.
- Jónsson, L. (1980). Chemical stimuli: Role in the behavior of fishes. In: M. A. Ali (Hg.). *Environmental physiology of fishes*. New York, Springer, 353–367.
- Jorde, K./Schneider, M. (2015a). 6 Schnittstellen Physik - Biologie [Kapitel 6]. In: WSWU/DWA (Hg.). *Durchgängigkeit und Habitatmodellierung von Fließgewässern. Wiederherstellen der Durchgängigkeit, Funktionskontrolle von Wanderhilfen, Habitate und ihre Beschreibung*. Weimar, Bauhaus-Universitätsverlag als Imprint von VDG Weimar, 175–188.

- Jorde, K./Schneider, M. (2015b). 8 Praktischer Einsatz von Habitatmodellen [Kapitel 8]. In: WSWU/DWA (Hg.). Durchgängigkeit und Habitatmodellierung von Fließgewässern. Wiederherstellen der Durchgängigkeit, Funktionskontrolle von Wanderhilfen, Habitate und ihre Beschreibung. Weimar, Bauhaus-Universitätsverlag als Imprint von VDG Weimar, 235–242.
- Kalmijn, A. J. (1974). The detection of electric fields from inanimate and animate sources other than electric organs. In: A. Fessard (Hg.). Electroreceptors and other specialized receptors in lower vertebrates. Berlin, Heidelberg, Springer, 147–200.
- Kalmijn, A. J. (1988a). Detection of weak electric fields. In: J. Atema/R. R. Fay/A. N. Popper et al. (Hg.). Sensory biology of aquatic animals. New York, Springer, 151–186.
- Kalmijn, Ad. J. (1988b). Hydrodynamic and acoustic field detection. In: J. Atema/R. R. Fay/A. N. Popper et al. (Hg.). Sensory biology of aquatic animals. New York, Springer, 83–130.
- Kalmijn, Ad. J. (1989). Functional evolution of lateral line and inner ear sensory systems. In: S. Coombs/P. Görner/H. Münz (Hg.). The mechanosensory lateral line. Neurobiology and Evolution. New York, Springer-Verlag New York, 187–215.
- Kamermans, M./Hawryshyn, C. (2011). Teleost polarization vision: how it might work and what it might be good for. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* 366 (1565), 742–756. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0211>.
- Kappeler, P. M. (2017). *Verhaltensbiologie*. 4. Aufl. Berlin/Heidelberg, Springer Spektrum.
- Karlsson, L. (1985). Behavioural responses of European silver eels (*Anguilla anguilla*) to the geomagnetic field. *Helgoländer Meeresuntersuchungen* 39 (1), 71–81. <https://doi.org/10.1007/BF01997522>.
- Kazemi, M./Khorsandi, B./Mydlarski, L. (2021). Effect of acoustic Doppler velocimeter sampling volume size on measurements of turbulence. *Journal of Atmospheric and Oceanic Technology* 38 (2), 259–268. <https://doi.org/10.1175/JTECH-D-20-0174.1>.
- Keller, B. A./Putman, N. F./Grubbs, R. D./Portnoy, D. S./Murphy, T. P. (2021). Map-like use of Earth's magnetic field in sharks. *Current biology : CB* 31 (13), 2881–2886.e3. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.03.103>.
- Keller, C. H. (2004). Electroreception: Strategies for separation of signals from noise. In: G.v.d. Emde/J. Mogdans/B. G. Kapoor (Hg.). *The senses of fish. Adaptations for the reception of natural stimuli*. Dordrecht, Springer-Science+Business Media, 330–361.
- Kellogg, W. N. (1958). Galvanotropism as an avoidance response. *Journal of comparative and physiological psychology* 51 (6), 652–657. <https://doi.org/10.1037/h0038750>.
- Kemp, P. S./Katopodis, C. (2016). Introducing the *Journal of Ecohydraulics*: Fundamental and applied research on the road to transdisciplinarity. *Journal of Ecohydraulics* 1 (1-2), 1–4. <https://doi.org/10.1080/24705357.2016.1259139>.
- Kerr, J. R./Manes, C./Kemp, P. S. (2016). Assessing hydrodynamic space use of brown trout, *Salmo trutta*, in a complex flow environment: a return to first principles. *The Journal of experimental biology* 219 (21), 3480–3491. <https://doi.org/10.1242/jeb.134775>.
- Keuneke, R./Massmann, E. (2021). Ziele für den Fischschutz und Fischabstieg in Deutschland. *Korrespondenz Wasserwirtschaft* 14 (12), 786–789. <https://doi.org/10.3243/kwe2021.12.005>.
- Kirschvink, J. L./Gould, J. L. (1981). Biogenic magnetite as a basis for magnetic field detection in animals. *Bio Systems* 13 (3), 181–201. [https://doi.org/10.1016/0303-2647\(81\)90060-5](https://doi.org/10.1016/0303-2647(81)90060-5).
- Klein, A./Bleckmann, H. (2017). The muscle activity of trout exposed to unsteady flow. *Journal of Comparative Physiology A* 203 (3), 163–173. <https://doi.org/10.1007/s00359-016-1144-6>.
- Klopries, E.-M. (2018). Ethohydraulische und hydronumerische Untersuchungen an Rechen und Kaplan-turbinen als Beitrag zur Reduktion der Aalschädigung an Laufwasserkraftanlagen. Dissertation. RWTH Aachen University.

- Koopman, B. O. (1980). Search and screening. New York, Pergamon.
- Köse, Ö. (2013). Various filtering algorithms used to eliminate outliers in velocity time series obtained by ADVs (acoustic Doppler velocimeter). *Arabian Journal of Geosciences* 6 (7), 2691–2697. <https://doi.org/10.1007/s12517-012-0523-8>.
- Kotrschal, K./Essler, H. (1995). Goals and approaches in the analysis of locomotion in fish, with a focus on laboratory studies. *Reviews in Fisheries Science* 3 (2), 171–200. <https://doi.org/10.1080/10641269509388571>.
- Krajew, A. P. (1957). Grundlagen der Geoelektrik. Berlin, Verlag Technik.
- Kramer, B. (1996). Electroreception and communication in fishes. Stuttgart, Fischer.
- Kroese, A. B. A./van Netten, S. M. (1989). Sensory transduction in lateral line hair cells. In: S. Coombs/P. Görner/H. Münz (Hg.). *The mechanosensory lateral line. Neurobiology and Evolution*. New York, Springer-Verlag New York, 265–284.
- Kühn, A. (1919). Die Orientierung der Tiere im Raum. Jena, Verlag von Gustav Fischer.
- Kuhn, O./Schulze, J./Spieler, D. (1955). Untersuchungen über die Ursache der galvanotaktischen Reaktionen bei Fischen. *Experientia* 11 (8), 327–329. <https://doi.org/10.1007/BF02158404>.
- Kulpa, M./Bak-Coleman, J./Coombs, S. (2015). The lateral line is necessary for blind cavefish rheotaxis in non-uniform flow. *The Journal of experimental biology* 218 (10), 1603–1612. <https://doi.org/10.1242/jeb.119537>.
- Lacey, R. W. J./Neary, V. S./Liao, J. C./Enders, E. C./Tritico, H. M. (2012). The IPOS framework: Linking fish swimming performance in altered flows from laboratory experiments to rivers. *River Research and Applications* 28 (4), 429–443. <https://doi.org/10.1002/rra.1584>.
- Lacey, R. W. J./Rennie, Colin D. (2012). Laboratory investigation of turbulent flow structure around a bed-mounted cube at multiple flow stages. *Journal of Hydraulic Engineering* 138 (1), 71–84. [https://doi.org/10.1061/\(ASCE\)HY.1943-7900.0000476](https://doi.org/10.1061/(ASCE)HY.1943-7900.0000476).
- Lacoursière, J. O./Craig, D. A. (1990). A small flume for studying the influence of hydrodynamic factors on benthic invertebrate behaviour. *Journal of the North American Benthological Society* 9 (4), 358–367. <https://doi.org/10.2307/1467903>.
- Ladich, F. (2004). Sound production and acoustic communication. In: G.v.d. Emde/J. Mogdans/B. G. Kapoor (Hg.). *The senses of fish. Adaptations for the reception of natural stimuli*. Dordrecht, Springer-Science+Business Media, 210–230.
- Ladich, F. (2019). Ecology of sound communication in fishes. *Fish and Fisheries* 20 (3), 552–563. <https://doi.org/10.1111/faf.12368>.
- Ladich, F./Schulz-Mirbach, T. (2016). Diversity in fish auditory systems: One of the riddles of sensory biology. *Frontiers in Ecology and Evolution* 4, 28. <https://doi.org/10.3389/fevo.2016.00028>.
- Lane, S. N./Biron, P. M./Bradbrook, K. F./Butler, J. B./Chandler, J. H./Crowell, M. D./McLelland, S. J./Richards, K. S./Roy, A. G. (1998). Three-dimensional measurement of river channel flow processes using acoustic doppler velocimetry. *Earth Surface Processes and Landforms* 23 (13), 1247–1267. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1096-9837\(199812\)23:13<1247::AID-ESP930>3.0.CO;2-D](https://doi.org/10.1002/(SICI)1096-9837(199812)23:13<1247::AID-ESP930>3.0.CO;2-D).
- Larinier, M./Travade, F./Porcher, J. P. (2002). Fishways: biological basis, design criteria and monitoring. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*. 354 [suppl.].
- Lauder, G. V. (2015). Fish locomotion: Recent advances and new directions. *Annual review of marine science* 7, 521–545. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-010814-015614>.
- Lauder, G. V./Tangorra, J. L. (2015). Fish locomotion: Biology and robotics of body and fin-based movements. In: R. Du/Z. Li/K. Youcef-Toumi et al. (Hg.). *Robot fish*. Berlin, Heidelberg, Springer, 25–49.

- Lauder, G. V./Tytell, E. D. (2006). Hydrodynamics of undulatory propulsion. In: R. S. Shadwick/G. V. Lauder (Hg.). *Fish biomechanics*. Elsevier, 425–468.
- Lauder, B. E./Spalding, D. B. (1974). The numerical computation of turbulent flows. *Computer Methods in Applied Mechanics and Engineering* 3 (2), 269–289. [https://doi.org/10.1016/0045-7825\(74\)90029-2](https://doi.org/10.1016/0045-7825(74)90029-2).
- Laurien, E./Oertel, H. [JR.] (2013). *Numerische Strömungsmechanik. Grundgleichungen und Modelle - Lösungsmethoden - Qualität und Genauigkeit*. 5. Aufl. Wiesbaden, Springer Vieweg.
- Laverack, M. S. (1988). The diversity of chemoreceptors. In: J. Atema/R. R. Fay/A. N. Popper et al. (Hg.). *Sensory biology of aquatic animals*. New York, Springer, 287–312.
- Lehmann, B. (2019). *Fischschutz an der WKA Kostheim/Main mit einer "Multifeldrechenanlage"*. Tagungsbeitrag - 30. SVK - Fischereitagung, 11.-12. März 2019 in Künzell bei Fulda Tagungsbad.
- Lehmann, B./Adam, B./Engler, O./Hecht, V./Schneider, K. (2016). *Ethohydraulische Untersuchungen zur Verbesserung des Fischschutzes an Wasserkraftanlagen*. *Naturschutz und Biologische Vielfalt Heft 151*. Münster, LV Buch Verlag.
- Lehmann, B./Adam, B./Engler, O./Kissel, G. (2021a). *Dimensionierung und Anordnung von Fischschutzeinrichtungen vor Wasserkraftanlagen*. *Naturschutz und Biologische Vielfalt Heft 169*. Münster, LV Buch Verlag.
- Lehmann, B./Bensing, K./Adam, B./Schwevers, U./Tuhtan, J. A. (2021b). *Ethohydraulik. Eine Methode für naturverträglichen Wasserbau*. Wiesbaden, Springer Spektrum.
- Lemasson, B. H./Haefner, J. W./Bowen, M. D. (2014). Schooling increases risk exposure for fish navigating past artificial barriers. *PloS one* 9 (9), e108220. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0108220>.
- Lemmin, Ulrich/Rolland, Thierry (1997). Acoustic velocity profiler for laboratory and field studies. *Journal of Hydraulic Engineering* 123 (12), 1089–1098. [https://doi.org/10.1061/\(ASCE\)0733-9429\(1997\)123:12\(1089\)](https://doi.org/10.1061/(ASCE)0733-9429(1997)123:12(1089)).
- Levine, J. S./Lobel, P. S./MacNichol, E. F. (1980). Visual communication in fishes. In: M. A. Ali (Hg.). *Environmental physiology of fishes*. New York, Springer, 447–475.
- Lhermitte, R./Serafin, R. (1984). Pulse-to-pulse coherent Doppler sonar signal processing techniques. *Journal of Atmospheric and Oceanic Technology* 1 (4), 293–308. [https://doi.org/10.1175/1520-0426\(1984\)001<0293:PTPCDS>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0426(1984)001<0293:PTPCDS>2.0.CO;2).
- Li, G./Kolomenskiy, D./Liu, H./Thiria, B./Godoy-Diana, R. (2019). On the interference of vorticity and pressure fields of a minimal fish school. *Journal of Aero Aqua Bio-mechanisms* 8 (1), 27–33. <https://doi.org/10.5226/jabmech.8.27>.
- Li, G./Kolomenskiy, D./Liu, H./Thiria, B./Godoy-Diana, R. (2022). Hydrodynamical fingerprint of a neighbour in a fish lateral line. *Frontiers in robotics and AI* 9, 825889. <https://doi.org/10.3389/frobt.2022.825889>.
- Li, L./Liu, D./Deng, J./Lutz, M. J./Xie, G. (2021). Fish can save energy via proprioceptive sensing. *Bioinspiration & biomimetics* 16 (5). <https://doi.org/10.1088/1748-3190/ac165e>.
- Liao, J. C. (2004). Neuromuscular control of trout swimming in a vortex street: implications for energy economy during the Karman gait. *Journal of Experimental Biology* 207 (20), 3495–3506. <https://doi.org/10.1242/jeb.01125>.
- Liao, J. C. (2006). The role of the lateral line and vision on body kinematics and hydrodynamic preference of rainbow trout in turbulent flow. *Journal of Experimental Biology* 209 (20), 4077–4090. <https://doi.org/10.1242/jeb.02487>.
- Liao, J. C. (2007). A review of fish swimming mechanics and behaviour in altered flows. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* 362 (1487), 1973–1993. <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2082>.

- Liao, J. C./Akanyeti, O. (2017). Fish swimming in a Kármán vortex street: Kinematics, sensory biology and energetics. *Marine Technology Society journal* 51 (5), 48–55.
<https://doi.org/10.4031/MTSJ.51.5.8>.
- Liao, J. C./Beal, D. N./Lauder, G. V./Triantafyllou, M. S. (2003). The Kármán gait: novel body kinematics of rainbow trout swimming in a vortex street. *Journal of Experimental Biology* 206 (6), 1059–1073. <https://doi.org/10.1242/jeb.00209>.
- Liao, J. C./Cotel, A. (2013). Effects of turbulence on fish swimming in aquaculture. In: A. P. Palstra/J. V. Planas (Hg.). *Swimming physiology of fish. Towards using exercise to farm a fit fish in sustainable aquaculture*. Berlin, Heidelberg, Springer, 109–127.
- Lighthill, M. J. (1960). Note on the swimming of slender fish. *Journal of Fluid Mechanics* 9 (2), 305–317. <https://doi.org/10.1017/S0022112060001110>.
- Lighthill, M. J. (1970). Aquatic animal propulsion of high hydromechanical efficiency. *Journal of Fluid Mechanics* 44 (02), 265. <https://doi.org/10.1017/S0022112070001830>.
- Lighthill, M. J. (1971). Large-amplitude elongated-body theory of fish locomotion. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences* 179 (1055), 125–138.
- Lindsey, C. C. (1978). Form, function, and locomotory habits in fish. In: W. S. Hoar/D. J. Randall (Hg.). *Locomotion*. New York, Academic Press, 1–100.
- Lohmann, K. J. (2007). Sea turtles: Navigating with magnetism. *Current biology : CB* 17 (3), R102-4. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2007.01.023>.
- Lohmann, K. J./Putman, N. F./Lohmann, C. M. F. (2008). Geomagnetic imprinting: A unifying hypothesis of long-distance natal homing in salmon and sea turtles. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105 (49), 19096–19101. <https://doi.org/10.1073/pnas.0801859105>.
- Lohrmann, A./Cabrera, R./Kraus, N. C. (1995). Acoustic-Doppler velocimeter (ADV) for laboratory use. Conference Paper - Proceeding of Conference on Fundamentals and Advancements in Hydraulic Measurements and Experimentation, August 1994; Pugh, C. A. (ed.), American Society of Civil Engineers: Buffalo, New York, 351–365.
- Lu, Z. (2004). Neural mechanisms of hearing in fishes. In: G.v.d. Emde/J. Mogdans/B. G. Kapoor (Hg.). *The senses of fish. Adaptations for the reception of natural stimuli*. Dordrecht, Springer-Science+Business Media, 147–172.
- LUBW (2007). Durchgängigkeit für Tiere in Fließgewässern. Leitfaden Teil 2 - Umgehungsgewässer und fischpassierbare Querbauwerke. Karlsruhe, Landesanstalt für Umwelt Baden-Württemberg.
- LUBW (2016). HANDREICHUNG. Fischschutz und Fischabstieg an Wasserkraftanlagen. Fachliche Grundlagen. Karlsruhe, Landesanstalt für Umweltschutz Baden-Württemberg.
- Lucas, K. N./Lauder, G. V./Tytell, E. D. (2020). The fish body functions as an airfoil: Surface pressures generate thrust during carangiform locomotion. *bioRxiv - Preprint*.
<https://doi.org/10.1101/2020.02.20.958389>.
- Lucas, M. C./Baras, E. (2000). Methods for studying spatial behaviour of freshwater fishes in the natural environment. *Fish and Fisheries* 1 (4), 283–316. <https://doi.org/10.1046/j.1467-2979.2000.00028.x>.
- Lucas, M. C./Baras, E. (2001). *Migration of freshwater fishes*. Oxford, Blackwell Science.
- Lück, H. E./Miller, R./Rechtien, W. (Hg.) (1984). *Geschichte der Psychologie. Ein Handbuch in Schlüsselbegriffen*. München, Urban & Schwarzenberg.
- Lucon-Xiccato, T./Loosli, F./Conti, F./Foulkes, N. S./Bertolucci, C. (2022). Comparison of anxiety-like and social behaviour in medaka and zebrafish. *Scientific reports* 12 (1), 10926.
<https://doi.org/10.1038/s41598-022-14978-1>.
- Lugt, H. J. (1983). *Vortex flow in nature and technology*. New York, Wiley.

- Lyn, D. A./Tripathi, S. (2017). Chapter 6. Data analysis (sections 6.1-6.9, 6.11-6.13, 6.15). In: M. Muste/D. A. Lyn/D. M. Admiraal et al. (Hg.). *Experimental hydraulics: Methods, instrumentation, data processing and management*. Volume I: Fundamentals and Methods. Leiden, The Netherlands/Boca Raton, CRC Press/Balkema, 295–406.
- Lynch, D. K. (2015). Snell's window in wavy water. *Applied optics* 54 (4), B8-11. <https://doi.org/10.1364/AO.54.0000B8>.
- Lyon, E. P. (1904). On rheotropism I. - Rheotropism in fishes. *American Journal of Physiology-Legacy Content* 12 (2), 149–161. <https://doi.org/10.1152/ajplegacy.1904.12.2.149>.
- Ma, Y./Varadan, V. V./Varadan, V. K. (1987). Acoustic response of sedimentary particles in the near field of high-frequency transducers. *IEEE Transactions on Ultrasonics, Ferroelectrics and Frequency Control* 34 (1), 3–7. <https://doi.org/10.1109/T-UFFC.1987.26904>.
- MacNutt, M. J./Hinch, S. G./Lee, C. G./Phibbs, J. R./Lotto, A. G./Healey, M. C./Farrell, A. P. (2006). Temperature effects on swimming performance, energetics, and aerobic capacities of mature adult pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) compared with those of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *Canadian Journal of Zoology* 84 (1), 88–97. <https://doi.org/10.1139/Z05-181>.
- Maddock, L./Bone, Q./Rayner, J. M. V. (Hg.) (1994). *The mechanics and physiology of animal swimming*. Cambridge University Press.
- Maertens, A. P./Gao, A./Triantafyllou, M. S. (2017). Optimal undulatory swimming for a single fish-like body and for a pair of interacting swimmers. *Journal of Fluid Mechanics* 813, 301–345. <https://doi.org/10.1017/jfm.2016.845>.
- Magnuson, J. J. (1970). Hydrostatic equilibrium of *Euthynnus affinis*, a pelagic teleost without a gas bladder. *American Society of Ichthyologists and Herpetologists* (1), 56–85.
- Malcherek, A. (2020). *Grundlagen der Strömungsmechanik. Band 1: Klassische Mechanik, Hydrostatik, Hydraulik*. München.
- Mann, S./Sparks, N. H./Walker, M. M./Kirschvink, J. L. (1988). Ultrastructure, morphology and organization of biogenic magnetite from sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*: implications for magnetoreception. *Journal of Experimental Biology* 140, 35–49. <https://doi.org/10.1242/jeb.140.1.35>.
- Marras, S./Killen, S. S./Lindström, J./McKenzie, D. J./Steffensen, J. F./Domenici, P. (2015). Fish swimming in schools save energy regardless of their spatial position. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 69 (2), 219–226. <https://doi.org/10.1007/s00265-014-1834-4>.
- Martignac, F./Daroux, A./Bagliniere, J.-L./Ombredane, D./Guillard, J. (2015). The use of acoustic cameras in shallow waters: new hydroacoustic tools for monitoring migratory fish population. A review of DIDSON technology. *Fish and Fisheries* 16 (3), 486–510. <https://doi.org/10.1111/faf.12071>.
- Martin, H./Pohl, R. (Hg.) (2009). *Hydraulische und numerische Modelle*. 2. Aufl. Berlin, Huss.
- Martinuzzi, R./Tropea, C. (1993). The flow around surface-mounted, prismatic obstacles placed in a fully developed channel flow (data bank contribution). *Journal of Fluids Engineering* 115 (1), 85–92. <https://doi.org/10.1115/1.2910118>.
- Maximino, C./Brito, T. M. de/da Silva Batista, A. W./Herculano, A. M./Morato, S./Gouveia, A. (2010a). Measuring anxiety in zebrafish: A critical review. *Behavioural brain research* 214 (2), 157–171. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2010.05.031>.
- Maximino, C./Marques de Brito, T./Dias, C. A. G. de M./Gouveia, A./Morato, S. (2010b). Scototaxis as anxiety-like behavior in fish. *Nature protocols* 5 (2), 209–216. <https://doi.org/10.1038/nprot.2009.225>.
- McCleave, J. D./Arnold, G. P./Dodson, J. J./Neill, W. H. (Hg.) (1984). *Mechanisms of migration in fishes*. Boston, MA, Springer.

- McCleave, J. D./Power, J. H. (1978). Influence of weak electric and magnetic fields on turning behavior in elvers of the American eel *Anguilla rostrata*. *Marine Biology* 46 (1), 29–34. <https://doi.org/10.1007/BF00393817>.
- McDowall, R. M. (1997). The evolution of diadromy in fishes (revisited) and its place in phylogenetic analysis. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 7 (4), 443–462. <https://doi.org/10.1023/A:1018404331601>.
- McLelland, S. J./Nicholas, A. P. (2000). A new method for evaluating errors in high-frequency ADV measurements. *Hydrological Processes* 14 (2), 351–366. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1099-1085\(20000215\)14:2<351::AID-HYP963>3.0.CO;2-K](https://doi.org/10.1002/(SICI)1099-1085(20000215)14:2<351::AID-HYP963>3.0.CO;2-K).
- Mei, R. (1996). Velocity fidelity of flow tracer particles. *Experiments in Fluids* 22 (1), 1–13. <https://doi.org/10.1007/BF01893300>.
- Meschede, D. (2015). *Gerthsen Physik*. Berlin, Heidelberg, Springer.
- Meyer-Waarden, P. F./Halsband, E./Halsband, I. (1965). *Einführung in die Elektrofischerei*. Berlin, Heenemann.
- Miller, M./Bie, J. d./Sharkh, S. M./Kemp, P. S. (2021). Behavioural response of downstream migrating European eel (*Anguilla anguilla*) to electric fields under static and flowing water conditions. *Ecological Engineering* 172, 106397. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2021.106397>.
- Mogdans, J./Bleckmann, H. (1998). Responses of the goldfish trunk lateral line to moving objects. *Journal of comparative physiology* 182 (5), 659–676. <https://doi.org/10.1007/s003590050211>.
- Mogdans, J./Bleckmann, H. (2012). Coping with flow: behavior, neurophysiology and modeling of the fish lateral line system. *Biological Cybernetics* 106 (11-12), 627–642. <https://doi.org/10.1007/s00422-012-0525-3>.
- Mogdans, J./Kröther, S./Engelmann, J. (2004). Neurobiology of the fish lateral line: adaptations for the detection of hydrodynamic stimuli in running water. In: G.v.d. Emde/J. Mogdans/B. G. Kapoor (Hg.). *The senses of fish. Adaptations for the reception of natural stimuli*. Dordrecht, Springer-Science+Business Media, 265–287.
- Moldenhauer-Roth, A./Selz, O. M./Unterberger, F./Albayrak, I./Boes, R. M. (2022). Development of low-voltage electrified fish guidance racks for safe downstream fish migration. Conference Paper - Proceedings of the 39th IAHR World Congress, 19.-24.06.2022 in Granada, Spain, 1256–1265. <https://doi.org/10.3850/IAHR-39WC2521716X202292>.
- Molteno, T. C. A./Kennedy, W. L. (2009). Navigation by induction-based magnetoreception in elasmobranch fishes. *Journal of biophysics (Hindawi Publishing Corporation : Online)*, 380976. <https://doi.org/10.1155/2009/380976>.
- Montgomery, J. C./Baker, C. F./Carton, A. G. (1997). The lateral line can mediate rheotaxis in fish. *Nature* 389 (6654), 960–963. <https://doi.org/10.1038/40135>.
- Montgomery, J. C./Bodznick, D. (1994). An adaptive filter that cancels self-induced noise in the electrosensory and lateral line mechanosensory systems of fish. *Neuroscience Letters* 174 (2), 145–148. [https://doi.org/10.1016/0304-3940\(94\)90007-8](https://doi.org/10.1016/0304-3940(94)90007-8).
- Montgomery, J. C./Windsor, S./Bassett, D. (2009). Behavior and physiology of mechanoreception: separating signal and noise. *Integrative Zoology* 4 (1), 3–12. <https://doi.org/10.1111/j.1749-4877.2008.00130.x>.
- Montgomery, J./Bleckmann, H./Coombs, S. (2014). Sensory ecology and neuroethology of the lateral line. In: S. Coombs/H. Bleckmann/R. R. Fay et al. (Hg.). *The lateral line system*. New York, Springer New York, 121–150.
- Montgomery, J./Carton, G./Voigt, R./Baker, C./Diebel, C. (2000). Sensory processing of water currents by fishes. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* 355 (1401), 1325–1327. <https://doi.org/10.1098/rstb.2000.0693>.

- Montgomery, J./Coombs, S./Halstead, M. (1995). Biology of the mechanosensory lateral line in fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 5 (4), 399–416. <https://doi.org/10.1007/BF01103813>.
- Moore, A./Freake, S. M./Thomas, I. M. (1990). Magnetic particles in the lateral line of the Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* 329 (1252), 11–15. <https://doi.org/10.1098/rstb.1990.0145>.
- Moore, A./Riley, W. D. (2009). Magnetic particles associated with the lateral line of the European eel *Anguilla anguilla*. *Journal of Fish Biology* 74 (7), 1629–1634. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2009.02197.x>.
- Morgenschweis, G. (2018). *Hydrometrie*. Berlin, Heidelberg, Springer Berlin Heidelberg.
- Morrison, R. R./Hotchkiss, R. H./Stone, M. C./Thurman, D. R./Horner-Devine, A. R. (2009). Turbulence characteristics of flow in a spiral corrugated culvert fitted with baffles and implications for fish passage. *Ecological Engineering* 35 (3), 381–392. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2008.10.012>.
- Mouritsen, H./Atema, J./Kingsford, M. J./Gerlach, G. (2013). Sun compass orientation helps coral reef fish larvae return to their natal reef. *PloS one* 8 (6), e66039. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0066039>.
- Moyes, C. D./Schulte, P. M./Niehaus, M./Walz, B. (2008). *Tierphysiologie*. München, Pearson Studium.
- Mueller, D. S./Abad, J. D./García, C. M./Gartner, J. W./García, M. H./Oberg, K. A. (2007). Errors in acoustic Doppler profiler velocity measurements caused by flow disturbance. *Journal of Hydraulic Engineering* 133 (12), 1411–1420. [https://doi.org/10.1061/\(ASCE\)0733-9429\(2007\)133:12\(1411\)](https://doi.org/10.1061/(ASCE)0733-9429(2007)133:12(1411)).
- Muhawenimana, V./Wilson, C. A. M. E./Ouro, P./Cable, J. (2019). Spanwise cylinder wake hydrodynamics and fish behavior. *Water Resources Research* 55 (11), 8569–8582. <https://doi.org/10.1029/2018WR024217>.
- Muller, C./Childs, A.-R./Duncan, M. I./Skeeles, M. R./James, N. C./van der Walt, K.-A./Winkler, A. C./Potts, W. M. (2020). Implantation, orientation and validation of a commercially produced heart-rate logger for use in a perciform teleost fish. *Conservation physiology* 8 (1), coaa035. <https://doi.org/10.1093/conphys/coaa035>.
- Müller, H. M. (1993). *Neuronale Verarbeitung von Seitenlinieninformationen im Mittelhirn eines Welses*. Zugleich: Dissertation, Universität Bielefeld (1992). Münster/New York, Waxmann.
- Müller, W./Frings, S. (2009). *Tier- und Humanphysiologie*. Berlin, Heidelberg, Springer.
- MUNLV (2005). *Handbuch Querbauwerke*. Aachen, Ministerium für Umwelt, Naturschutz, Landwirtschaft und Verbraucherschutz Nordrhein-Westfalen, Klenkes-Druck & Verlag.
- Münz, H. (1979). Morphology and innervation of the lateral line system in *Sarotherodon niloticus* (L.) (cichlidae, teleostei). *Zoomorphologie* 93 (1), 73–86. <https://doi.org/10.1007/BF02568676>.
- Münz, H. (1989). Functional organization of the lateral line periphery. In: S. Coombs/P. Görner/H. Münz (Hg.). *The mechanosensory lateral line*. Neurobiology and Evolution. New York, Springer-Verlag New York, 285–297.
- Musall, M. (2011). *Mehrdimensionale hydrodynamisch-numerische Modelle im praxisorientierten und operationellen Einsatz*. Dissertation. Karlsruhe, Karlsruher Institut für Technologie (KIT). <https://doi.org/10.5445/IR/1000028830>.
- Muste, M./Lyn, D. A./Admiraal, D. M./Ettema, R./Nikora, V./Garcia, M. H. (Hg.) (2017). *Experimental hydraulics: Methods, instrumentation, data processing and management*. Volume I: Fundamentals and Methods. Leiden, The Netherlands/Boca Raton, CRC Press/Balkema.
- Myers, G. S. (1949). Usage of anadromous, catadromous and allied terms for migratory fishes. *Copeia* (2), 89. <https://doi.org/10.2307/1438482>.

- Myklatun, A./Lauri, A./Eder, S. H. K./Cappetta, M./Shcherbakov, D./Wurst, W./Winklhofer, M./Westmeyer, G. G. (2018). Zebrafish and medaka offer insights into the neurobehavioral correlates of vertebrate magnetoreception. *Nature communications* 9 (1), 802. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-03090-6>.
- Nachtigall, W. (1982). Biophysik der Fortbewegung (Kapitel 14.3). In: W. Hoppe/R. D. Bauer/W. Lohmann et al. (Hg.). *Biophysik*. Berlin, Springer, 608–622.
- Naguib, M./Krause, E. T. (2020). *Methoden der Verhaltensbiologie*. Berlin, Heidelberg, Springer.
- Naisbett-Jones, L. C./Putman, N. F./Scanlan, M. M./Noakes, D. L. G./Lohmann, K. J. (2020). Magneto-reception in fishes: the effect of magnetic pulses on orientation of juvenile Pacific salmon. *The Journal of experimental biology* 223 (10). <https://doi.org/10.1242/jeb.222091>.
- Naisbett-Jones, L. C./Putman, N. F./Stephenson, J. F./Ladak, S./Young, K. A. (2017). A magnetic map leads juvenile European eels to the gulf stream. *Current biology : CB* 27 (8), 1236–1240. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.03.015>.
- Nehrig, O. (2003). Entwurf und Realisierung eines Beschleunigungssensorsystems auf der Basis von in Silizium integrierter Mikromechanik für die besonderen Anforderungen bei Schwerlasthandhabungssystemen. Dissertation. Duisburg, Gerhard-Mercator-Universität Duisburg.
- Neitzel, D. A./Richmond, M. C./Dauble, D. D./Mueller, R. P./Moursund, R. A./Abernethy, C. S./Guenesch, G. R. (2000). Laboratory studies on the effects of shear on fish. Final Report. Pacific Northwest National Laboratory (U.S.). PNNL-13323. <https://doi.org/10.2172/939056>.
- Nestler, J. M./Stewardson, M. J./Gilvear, D. J./Webb, J. A./Smith, D. L. (2016). Ecohydraulics exemplifies the emerging “paradigm of the interdisciplines”. *Journal of Ecohydraulics* 1 (1-2), 5–15. <https://doi.org/10.1080/24705357.2016.1229142>.
- Nevitt, G./Dittman, A. (2004). Olfactory imprinting in salmon: New models and approaches. In: G.v.d. Emde/J. Mogdans/B. G. Kapoor (Hg.). *The senses of fish. Adaptations for the reception of natural stimuli*. Dordrecht, Springer-Science+Business Media, 109–127.
- Newman, J. N./Wu, T. Y. (1975). Hydromechanical aspects of fish swimming. In: T. Y.-T. Wu/C. J. Brokaw/C. Brennen (Hg.). *Swimming and flying in nature*. Volume 2. New York, Springer US, 615–634.
- Newton, K. C./Kajiura, S. M. (2017). Magnetic field discrimination, learning, and memory in the yellow stingray (*Urobatis jamaicensis*). *Animal cognition* 20 (4), 603–614. <https://doi.org/10.1007/s10071-017-1084-8>.
- Nezu, I./Nakagawa, H. (1993). *Turbulence in open-channel flows*. Rotterdam/Boca Raton, Balkema; CRC Press.
- Nikora, V. (2017). Chapter 2. Hydraulic flows: Overview (sections 2.1-2.3). In: M. Muste/D. A. Lyn/D. M. Admiraal et al. (Hg.). *Experimental hydraulics: Methods, instrumentation, data processing and management*. Volume I: Fundamentals and Methods. Leiden, The Netherlands/Boca Raton, CRC Press/Balkema, 11–51.
- Nikora, V. I./Aberle, J./Biggs, B. J. F./Jowett, I. G./Sykes, J. R. E. (2003). Effects of fish size, time-to-fatigue and turbulence on swimming performance: a case study of *Galaxias maculatus*. *Journal of Fish Biology* 63 (6), 1365–1382. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2003.00241.x>.
- Nikora, V. I./Goring, D. G. (1998). ADV measurements of turbulence: Can we improve their interpretation? *Journal of Hydraulic Engineering* 124 (6), 630–634. [https://doi.org/10.1061/\(ASCE\)0733-9429\(1998\)124:6\(630\)](https://doi.org/10.1061/(ASCE)0733-9429(1998)124:6(630)).
- Nitsche, W./Brunn, A. (2006). *Strömungsmesstechnik*. 2. Aufl. Berlin, Heidelberg, Springer.
- Niu, Q. (2021). Empfehlungen zur ADV-Konfiguration und Despiking der Messdaten mit Python (unveröffentlicht). Masterthesis. Darmstadt, Technische Universität Darmstadt.

- Nortek AS (2017). Datasheet: Vectrino. 3D water velocity sensor Lab Probe 2017. Online verfügbar unter www.nortek-as.com.
- Nortek AS (2018). NORTEK MANUALS: The comprehensive manual for velocimeters. Vector | Vectrino | Vectrino Profiler.
- Northcote, T. G. (1978). Migratory strategies and production of freshwater fishes. In: S. D. Gerking (Hg.). *Ecology of freshwater fish production*. Oxford, Blackwell, 326–359.
- Nudds, R. L./John, E. L./Keen, A. N./Shiels, H. A. (2014). Rainbow trout provide the first experimental evidence for adherence to a distinct Strouhal number during animal oscillatory propulsion. *The Journal of experimental biology* 217 (13), 2244–2249. <https://doi.org/10.1242/jeb.102236>.
- Odeh, M./Noreika, J. F./Haro, A./Maynard, A./Castro-Santos, T./Cada, G. F. (2002). Evaluation of the effects of turbulence on the behavior of migratory fish, final report 2002; FINAL. Project Number 2000-057-00. Prepared for: U.S. Department of Energy, Bonneville Power Administration, Division of Fish and Wildlife. United States.
- Oertel, H. [JR.] (Hg.) (2017). *Prandtl - Führer durch die Strömungslehre. Grundlagen und Phänomene*. 14. Aufl. Wiesbaden, Springer Fachmedien.
- Ogura, M./Kato, M./Arai, N./Sasada, T./Sakaki, Y. (1992). Magnetic particles in chum salmon (*Oncorhynchus keta*): extraction and transmission electron microscopy. *Canadian Journal of Zoology* 70 (5), 874–877. <https://doi.org/10.1139/z92-124>.
- Orpwood J./Fryer, R. J./Rycroft, P./Armstrong, J. D. (2015). Effects of AC magnetic fields (MFs) on swimming activity in European eels *Anguilla anguilla*. 6. Aufl. *Scottish Marine and Freshwater Science*. <https://doi.org/10.7489/1618-1>.
- Panadeiro, V./Rodriguez, A./Henry, J./Wlodkowic, D./Andersson, M. (2021). A review of 28 free animal-tracking software applications: current features and limitations. *Lab animal* 50 (9), 246–254. <https://doi.org/10.1038/s41684-021-00811-1>.
- Parasiewicz, P./Wiśniewolski, W./Mokwa, M./Zioła, S./Prus, P./Godlewska, M. (2016). A low-voltage electric fish guidance system - NEPTUN. *Fisheries Research* 181, 25–33. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2016.03.015>.
- Parker, G. H./van Heusen, A. P. (1917). The reception of mechanical stimuli by the skin, lateral-line organs and ears in fishes, especially in *Amiurus*. *American Journal of Physiology-Legacy Content* 44 (4), 463–489. <https://doi.org/10.1152/ajplegacy.1917.44.4.463>.
- Parkyn, D. C./Austin, J. D./Hawryshyn, C. W. (2003). Acquisition of polarized-light orientation in salmonids under laboratory conditions. *Animal Behaviour* 65 (5), 893–904. <https://doi.org/10.1006/anbe.2003.2136>.
- Parsheh, M./Sotiropoulos, F./Porté-Agel, F. (2010). Estimation of power spectra of acoustic-Doppler velocimetry data contaminated with intermittent spikes. *Journal of Hydraulic Engineering* 136 (6), 368–378. [https://doi.org/10.1061/\(ASCE\)HY.1943-7900.0000202](https://doi.org/10.1061/(ASCE)HY.1943-7900.0000202).
- Patrick, P. H./Christie, A. E./Sager, D./Hocutt, C./Stauffer, J. (1985). Responses of fish to a strobe light/ air-bubble barrier. *Fisheries Research* 3, 157–172. [https://doi.org/10.1016/0165-7836\(85\)90016-5](https://doi.org/10.1016/0165-7836(85)90016-5).
- Pavlov, D. S. (1979). *Biological basis of the control on fish behaviour in the water flow*. [in Russian]. Moskau, Nauka.
- Pavlov, D. S. (1989). Structures assisting the migrations of non-salmonid fish. USSR. Rome, FAO.
- Pavlov, D. S./Kasumyan, A. O. (2000). Patterns and mechanisms of schooling behavior in fish: A review. *Journal of Ichthyology* 40 (Suppl. 2), 163–231.
- Pavlov, D. S./Kostin, V. V./Zvezdin, A. O./Ponomareva, V. Yu. (2010). On methods of determination of the rheoreaction type in fish. *Journal of Ichthyology* 50 (11), 977–984. <https://doi.org/10.1134/S0032945210110020>.

- Pavlov, D. S./Lupandin, A. I./Skorobogatov, M. A. (2000). The effects of flow turbulence on the behavior and distribution of fish. *Journal of Ichthyology* 40 (2), 232–261.
- Pavlov, D. S./Mikheev, V. N./Lupandin, A. I./Skorobogatov, M. A. (2008). Ecological and behavioural influences on juvenile fish migrations in regulated rivers: a review of experimental and field studies. *Hydrobiologia* 609 (1), 125–138. <https://doi.org/10.1007/s10750-008-9396-y>.
- Pavlov, D. S./Tjurjukov, S. N. (1995). Reactions of dace to linear accelerations. *Journal of Fish Biology* 46 (5), 768–774. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1995.tb01600.x>.
- Peake, S. J./Farrell, A. P. (2006). Fatigue is a behavioural response in respirometer-confined small-mouth bass. *Journal of Fish Biology* 68 (6), 1742–1755. <https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2006.01052.x>.
- Pearson, A. A. (1936). The acustico-lateral nervous system in fishes. *Journal of Comparative Neurology* 64 (2), 235–273. <https://doi.org/10.1002/cne.900640205>.
- Pedocchi, F./García, M. H. (2012). Acoustic measurement of suspended sediment concentration profiles in an oscillatory boundary layer. *Continental Shelf Research* 46, 87–95. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2011.05.013>.
- Pérez-Escudero, A./Vicente-Page, J./Hinz, R. C./Arganda, S./Polavieja, G. G. de (2014). idTracker: tracking individuals in a group by automatic identification of unmarked animals. *Nature methods* 11 (7), 743–748. <https://doi.org/10.1038/NMETH.2994>.
- Petrellis, N. (2021). Measurement of fish morphological features through image processing and deep learning techniques. *Applied Sciences* 11 (10), 4416. <https://doi.org/10.3390/app11104416>.
- Pignatelli, V./Temple, S. E./Chiou, T.-H./Roberts, N. W./Collin, S. P./Marshall, N. J. (2011). Behavioural relevance of polarization sensitivity as a target detection mechanism in cephalopods and fishes. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* 366 (1565), 734–741. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0204>.
- Piper, A. T./Manes, C./Siniscalchi, F./Marion, A./Wright, R. M./Kemp, P. S. (2015). Response of seaward-migrating European eel (*Anguilla anguilla*) to manipulated flow fields. *Proceedings. Biological sciences* 282 (1811). <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.1098>.
- Pitcher, T. J. (Hg.) (1993). *Behaviour of teleost fishes*. 2. Aufl. London, Chapman & Hall.
- Pitcher, T. J./Parrish, J. K. (1993). Functions of shoaling behaviour in teleosts. In: T. J. Pitcher (Hg.). *Behaviour of teleost fishes*. 2. Aufl. London, Chapman & Hall, 363–439.
- Pitcher, T. J./Partridge, B. L./Wardle, C. S. (1976). A blind fish can school. *Science* 194 (4268), 963–965. <https://doi.org/10.1126/science.982056>.
- Plachta, D. T. T./Hanke, W./Bleckmann, H. (2003). A hydrodynamic topographic map in the midbrain of goldfish *Carassius auratus*. *Journal of Experimental Biology* 206 (19), 3479–3486. <https://doi.org/10.1242/jeb.00582>.
- Platt, C./Popper, A. N./Fay, R. R. (1989). The ear as part of the octavolateralis system. In: S. Coombs/P. Görner/H. Münz (Hg.). *The mechanosensory lateral line. Neurobiology and Evolution*. New York, Springer-Verlag New York, 633–651.
- Pohlmann, K./Grasso, F. W./Breithaupt, T. (2001). Tracking wakes: the nocturnal predatory strategy of piscivorous catfish. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98 (13), 7371–7374. <https://doi.org/10.1073/pnas.121026298>.
- Poindexter, C. M./Rusello, P. J./Varianto, E. A. (2011). Acoustic Doppler velocimeter-induced acoustic streaming and its implications for measurement. *Experiments in Fluids* 50 (5), 1429–1442. <https://doi.org/10.1007/s00348-010-1001-2>.
- Ponomareva, V. Yu./Pavlov, D. S./Kostin, V. V. (2017). Development and application of methods for investigating the ratio of rheoreaction types of fish in a circular tank. *Inland Water Biology* 10 (1), 103–111. <https://doi.org/10.1134/S1995082917010151>.

- Pope, S. B. (2000). *Turbulent flows*. 2000. Aufl. Cambridge, Cambridge University Press.
- Popper, A. N./Fay, R. R./Platt, C./Sand, O. (2003). Sound detection mechanisms and capabilities of teleost fishes. In: S. P. Collin/N. J. Marshall (Hg.). *Sensory processing in aquatic environments*. New York, Springer, 3–38.
- Popper, A. N./Hawkins, A. D. (2018). The importance of particle motion to fishes and invertebrates. *The Journal of the Acoustical Society of America* 143 (1), 470. <https://doi.org/10.1121/1.5021594>.
- Popper, A. N./Rogers, P. H./Saidel, W. M./Cox, M. (1988). Role of the fish ear in sound processing. In: J. Atema/R. R. Fay/A. N. Popper et al. (Hg.). *Sensory biology of aquatic animals*. New York, Springer, 687–710.
- Popper, A. N./Schilt, C. R. (2008). Hearing and acoustic behavior: Basic and applied considerations. In: J. F. Webb/R. R. Fay/A. N. Popper (Hg.). *Fish bioacoustics*. New York, Springer, 17–48.
- Powalla, D./Hoerner, S./Cleynen, O./Thévenin, D. (2022). A numerical approach for active fish behaviour modelling with a view toward hydropower plant assessment. *Renewable Energy* 188, 957–966. <https://doi.org/10.1016/j.renene.2022.02.064>.
- Prandtl, L. (1904). Über Flüssigkeitsbewegung bei sehr kleiner Reibung. *Verhandlungen des III. Internationalen Mathematiker-Kongresses*. Heidelberg, 484–491.
- Prandtl, L./Oswatitsch, K./Wieghardt, K. (1990). *Führer durch die Strömungslehre*. 9. Aufl. Wiesbaden, Vieweg+Teubner Verlag.
- Precht, H. (1942). Das Taxis-Problem in der Zoologie. Sonderdruck aus "Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie" 156, 1–128.
- Priestley, M. B. (1981). *Spectral analysis and time series*. London, Academic Press Inc.
- Przybilla, A./Kunze, S./Rudert, A./Bleckmann, H./Brücker, C. (2010). Entraining in trout: a behavioural and hydrodynamic analysis. *The Journal of experimental biology* 213 (17), 2976–2986. <https://doi.org/10.1242/jeb.041632>.
- Putman, N. F./Lohmann, K. J./Putman, E. M./Quinn, T. P./Klimley, A. P./Noakes, D. L. G. (2013). Evidence for geomagnetic imprinting as a homing mechanism in Pacific salmon. *Current biology* 23 (4), 312–316. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2012.12.041>.
- Putman, N. F./Meinke, A. M./Noakes, D. L. G. (2014a). Rearing in a distorted magnetic field disrupts the 'map sense' of juvenile steelhead trout. *Biology letters* 10 (6). <https://doi.org/10.1098/rsbl.2014.0169>.
- Putman, N. F./Scanlan, M. M./Billman, E. J./O'Neil, J. P./Couture, R. B./Quinn, T. P./Lohmann, K. J./Noakes, D. L. G. (2014b). An inherited magnetic map guides ocean navigation in juvenile Pacific salmon. *Current biology* 24 (4), 446–450. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.01.017>.
- Quinn, T. P. (1980). Evidence for celestial and magnetic compass orientation in lake migrating sockeye salmon fry. *Journal of Comparative Physiology A* 137 (3), 243–248. <https://doi.org/10.1007/BF00657119>.
- Quinn, T. P./Brannon, E. L. (1982). The use of celestial and magnetic cues by orienting sockeye salmon smolts. *Journal of Comparative Physiology A* 147 (4), 547–552. <https://doi.org/10.1007/BF00612020>.
- Randall, J. (2014). *Trout sense. A fly fisher's guide to what trout see, hear, & smell*. Mechanicsburg, PA, Headwater Books/Stackpole Books.
- Rayle, R. E., JR. (1949). *An Investigation of the influence of orifice geometry on static pressure measurements*. Masterthesis. Cambridge, Massachusetts, Massachusetts Institute of Technology.
- Razaz, M./Kawanisi, K. (2011). Signal post-processing for acoustic velocimeters: detecting and replacing spikes. *Measurement Science and Technology* 22 (12), 125404. <https://doi.org/10.1088/0957-0233/22/12/125404>.

- Remen, M./Solstorm, F./Bui, S./Klebert, P./Vågseth, T./Solstorm, D./Hvas, M./Oppedal, F. (2016). Critical swimming speed in groups of Atlantic salmon *Salmo salar*. *Aquaculture Environment Interactions* 8, 659–664. <https://doi.org/10.3354/aei00207>.
- Ren, B./Yu, Y./Poopal, R.-K./Qiao, L./Ren, Z. (2022). IR-based novel device for real-time online acquisition of fish heart ECG signals. *Environmental science & technology* 56 (7), 4262–4271. <https://doi.org/10.1021/acs.est.1c07732>.
- Ren, Z./Mohseni, K. (2012). A model of the lateral line of fish for vortex sensing. *Bioinspiration & biomimetics* 7 (3), 36016. <https://doi.org/10.1088/1748-3182/7/3/036016>.
- Reutter, K. (2005). *Fish chemosenses*. Enfield, Science Publishers.
- Reynolds, A. J. (1974). *Turbulent flows in engineering*. London, Wiley.
- Richard, J.-B./Thomson, J./Polagye, B./Bard, J. (2013). Method for identification of Doppler noise levels in turbulent flow measurements dedicated to tidal energy. *International Journal of Marine Energy* 3-4, 52–64. <https://doi.org/10.1016/j.ijome.2013.11.005>.
- Ristroph, L./Liao, J. C./Zhang, J. (2015). Lateral line layout correlates with the differential hydrodynamic pressure on swimming fish. *Physical review letters* 114 (1), 18102. <https://doi.org/10.1103/PhysRevLett.114.018102>.
- Roberts, B. L./Russell, I. J. (1972). The activity of lateral-line efferent neurones in stationary and swimming dogfish. *Journal of Experimental Biology* 57 (2), 435–448. <https://doi.org/10.1242/jeb.57.2.435>.
- Robinson, S. K. (1991). Coherent motions in the turbulent boundary layer. *Annual Review of Fluid Mechanics* 23 (1), 601–639. <https://doi.org/10.1146/annurev.fl.23.010191.003125>.
- Rodriguez, A./Zhang, H./Klaminder, J./Brodin, T./Andersson, P. L./Andersson, M. (2018). ToxTrac : A fast and robust software for tracking organisms. *Methods in Ecology and Evolution* 9 (3), 460–464. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12874>.
- Roget, E./Lozovatsky, I./Sanchez, X./Figuerola, M. (2007). Corrigendum to microstructure measurements in natural waters: Methodology and applications. *Progress in Oceanography* 72 (1), 114. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2006.10.002>.
- Rohr, J. J./Fish, F. E. (2004). Strouhal numbers and optimization of swimming by odontocete cetaceans. *Journal of Experimental Biology* 207 (10), 1633–1642. <https://doi.org/10.1242/jeb.00948>.
- Romano, G. P. (1995). Analysis of two-point velocity measurements in near-wall flows. *Experiments in Fluids* 20 (2), 68–83. <https://doi.org/10.1007/BF00189296>.
- Romano, G./Ouellette, N./Xu, H./Bodenschatz, E./Steinberg, V./Meneveau, C./Katz, J. (2007). Measurements of turbulent flows. In: C. Tropea/A. L. Yarin/J. F. Foss (Hg.). *Springer handbook of experimental fluid mechanics*. Berlin, Heidelberg, Springer, 745–855.
- Rome, L. C. (1994). The mechanical design of the fish muscular system. In: L. Maddock/Q. Bone/J. M. V. Rayner (Hg.). *The mechanics and physiology of animal swimming*. Cambridge University Press, 75–98.
- Rommel, S. A./McCleave, J. D. (1972). Oceanic electric fields: perception by american eels? *Science* 176 (4040), 1233–1235. <https://doi.org/10.1126/science.176.4040.1233>.
- Roth, A. (1968). Electroreception in the catfish, *Amiurus nebulosus*. *Journal of Comparative Physiology A* 61 (2), 196–202. <https://doi.org/10.1007/BF00341115>.
- Roth, A. (1969). Elektrische Sinnesorgane beim Zwergwels *Ictalurus nebulosus* (*Amiurus nebulosus*). *Journal of Comparative Physiology A* 65 (4), 368–388. <https://doi.org/10.1007/BF00299049>.
- Roth, A. (1972). Wozu dienen die Elektrozeporen der Welse? *Journal of Comparative Physiology A* 79 (2), 113–135. <https://doi.org/10.1007/BF00697767>.

- Roth, A./Daumer, K. (1976). Elektrische Fische und Elektrozepktion. *Biologie in unserer Zeit* 6 (1), 11–21. <https://doi.org/10.1002/biuz.19760060104>.
- Roth, M. S./Jähnel, C./Stamm, J./Schneider, L. K. (2021). Turbulent eddy identification of a meander and vertical-slot fishways in numerical models applying the IPOS-framework. *Journal of Ecohydraulics*, 1–20. <https://doi.org/10.1080/24705357.2020.1869916>.
- Rusello, P. J. (2009). A practical primer for pulse coherent instruments. Nortek Technical Note TN-027. NortekUSA.
- Russon, I. J. (2011). The response of eel, lamprey and brown trout to conditions associated with barriers to up- and downstream movement under experimental conditions in a flume. Dissertation. Southampton, University of Southampton.
- Saberioon, M. M./Cisar, P. (2016). Automated multiple fish tracking in three-dimension using a structured light sensor. *Computers and Electronics in Agriculture* 121, 215–221. <https://doi.org/10.1016/j.compag.2015.12.014>.
- Salumäe, T./Kruusmaa, M. (2013). Flow-relative control of an underwater robot. *Proceedings of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences* 469 (2153), 20120671. <https://doi.org/10.1098/rspa.2012.0671>.
- Sandström, A. (1999). Visual ecology of fish - a review with special reference to percids. *Fiskeriverket Rapport 2*, 45–80.
- Sanford, L. P. (1997). Turbulent mixing in experimental ecosystem studies. *Marine Ecology Progress Series* 161, 265–293. <https://doi.org/10.3354/meps161265>.
- Satou, M./Takeuchi, H./Takei, K./Hasegawa, T./Okumoto, N./Ueda, K. (1987). Involvement of vibrational and visual cues in eliciting spawning behaviour in male himé salmon (Landlocked red salmon, *Oncorhynchus nerka*). *Animal Behaviour* 35 (5), 1556–1558. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(87\)80027-1](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(87)80027-1).
- Satou, M./Takeuchi, H.-A./Nishii, J./Tanabe, M./Kitamura, S./Okumoto, N./Iwata, M. (1994). Behavioral and electrophysiological evidences that the lateral line is involved in the inter-sexual vibrational communication of the him salmon (landlocked red salmon, *Oncorhynchus nerka*). *Journal of Comparative Physiology A* 174 (5). <https://doi.org/10.1007/BF00217373>.
- Scanlan, M. M./Putman, N. F./Pollock, A. M./Noakes, D. L. G. (2018). Magnetic map in nonanadromous Atlantic salmon. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 115 (43), 10995–10999. <https://doi.org/10.1073/pnas.1807705115>.
- Schäfer, J. (2021). Empfehlungen zum Aufbau eines Laborrinnenmodells mit Schrägrechen in OpenFOAM. Masterthesis. Darmstadt, Technische Universität Darmstadt.
- Scharrer, E. (1928). Die Lichtempfindlichkeit Blindler Elritzen. (Untersuchungen über das Zwischenhirn der Fische I.). *Journal of Comparative Physiology A* 7 (1), 1–38. <https://doi.org/10.1007/BF00341151>.
- Schellart, N. A. M./Kroese, A. B. A. (1989). Interrelationship of acousticolateral and visual systems in the teleost midbrain. In: S. Coombs/P. Görner/H. Münz (Hg.). *The mechanosensory lateral line. Neurobiology and Evolution*. New York, Springer-Verlag New York, 421–443.
- Scheminzky, F. (1924). Versuche über Elektrotaxis und Elektronarkose. *Pflügers Archiv für die Gesamte Physiologie des Menschen und der Tiere* 202 (1), 200–216. <https://doi.org/10.1007/BF01723490>.
- Scheminzky, F./Scheminzky, Fr. (1931). Körpergröße und Empfindlichkeit gegen den galvanischen Strom. *Pflügers Archiv für die Gesamte Physiologie des Menschen und der Tiere* 228 (1), 548–564. <https://doi.org/10.1007/BF01755521>.

- Scheminzky, F./Scheminzky, Fr. (1937). Wirkung des Wechselstromes auf ein- und mehrzellige Wassertiere (Oscillotaxis, Fixation und Elektrische Betäubung). *Journal of Comparative Physiology A* 25 (2), 170–192. <https://doi.org/10.1007/BF00339309>.
- Schlichting, H./Gersten, K. (2006). *Grenzschicht-Theorie*. 10. Aufl. Heidelberg, Springer.
- Schluger, J. H./Hopkins, C. D. (1987). Electric fish approach stationary signal sources by following electric current lines. *Journal of Experimental Biology* 130, 359–367. <https://doi.org/10.1242/jeb.130.1.359>.
- Schmalz, W./Wagner, F./Sonny, D. (2015). Forum "Fischschutz und Fischabstieg" - Arbeitshilfe zur standörtlichen Evaluierung des Fischschutzes und Fischabstieges. Im Auftrag des Ecologic Institutes gemeinnützige GmbH.
- Schmassmann, W. (1930). Die Wirksamkeit der verschiedenen Fischaufstiegsvorrichtungen an Stauwehren, ihre Notwendigkeit und Anwendungsmöglichkeit im Einzelfalle. Teil I. Vortrag, gehalten am Schweizerischen Fischereitag 1930 in Olten. *Schweizerische Fischerei-Zeitung* 38 (9), 249–254.
- Schmidt, M./Langkau, M./Zeyer, M./Schletterer, M. (2017). Fischdetektion an Rechen großer Wasserkraftanlagen mittels akustischer Kameras. *Wasserwirtschaft* 107 (12), 45–50. <https://doi.org/10.1007/s35147-017-0209-y>.
- Schmidt, M./Tuhtan, J./Schletterer, M. (2018). Hydroacoustic and pressure turbulence analysis for the assessment of fish presence and behavior upstream of a vertical trash rack at a run-of-river hydropower plant. *Applied Sciences* 8 (10), 1723. <https://doi.org/10.3390/app8101723>.
- Schmidt-Nielsen, K. (1977). Problems of scaling: Locomotion and physiological correlates. In: T. J. Pedley (Hg.). *Scale effects in animal locomotion*. Based on the Proceedings of an international Symposium, held at Cambridge University, September 1975. London, Academic Press, 1–21.
- Schmitz, A./Bleckmann, H./Mogdans, J. (2008). Organization of the superficial neuromast system in goldfish, *Carassius auratus*. *Journal of morphology* 269 (6), 751–761. <https://doi.org/10.1002/jmor.10621>.
- Schnellbach, T. (2022). *Hydraulic data analysis using Python*. Masterthesis. Darmstadt, Technische Universität Darmstadt. <https://doi.org/10.26083/tuprints-00022026>.
- Schnörr, S. J./Steenbergen, P. J./Richardson, M. K./Champagne, D. L. (2012). Measuring thigmotaxis in larval zebrafish. *Behavioural brain research* 228 (2), 367–374. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2011.12.016>.
- Schöne, H. (1983). *Orientierung im Raum. Formen und Mechanismen der Lenkung des Verhaltens im Raum bei Tier und Mensch*. 2. Aufl. Stuttgart, Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft.
- Schophaus, M./Dienel, H.-L./Braun, C.-F. v. (2003). *Von Brücken und Einbahnstraßen. Aufgaben für das Kooperationsmanagement interdisziplinärer Forschung*.
- Schuijf, A./Buwalda, R. J. A. (1975). On the mechanism of directional hearing in cod (*Gadus morhua* L.). *Journal of Comparative Physiology A* 98 (4), 333–343. <https://doi.org/10.1007/BF00709804>.
- Schulz-Mirbach, T./Ladich, F./Plath, M./Heß, M. (2019). Enigmatic ear stones: what we know about the functional role and evolution of fish otoliths. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society* 94 (2), 457–482. <https://doi.org/10.1111/brv.12463>.
- Schumann, H./Müller, W. (2000). *Visualisierung. Grundlagen und allgemeine Methoden*. Berlin, Heidelberg, Springer.
- Schwartz, E. (1970). Ferntastsinnesorgane von Oberflächenfischen. *Zeitschrift für Morphologie der Tiere* (67), 40–57.
- Schwartz, E./Hasler, A. D. (1966). Superficial lateral line sense organs of the mudminnow (*Umbra limi*). *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* (53), 317–327.

- Schwassmann, H. O./Hasler, A. D. (1964). The role of the sun's altitude in sun orientation of fish. *Physiological Zoology* 37 (2), 163–178. <https://doi.org/10.1086/physzool.37.2.30152329>.
- Schwevers, U./Adam, B. (2020). Fish protection technologies and fish ways for downstream migration. Cham, Springer Nature Switzerland.
- Schwevers, U./Göpfert, S./Rosenfellner, V. (2016). Grundlagen für den Bau von Fischschutz- und -abstiegsanlagen. Zwischenbericht. Bundesamt für Naturschutz.
- Schwevers, U./Steineck, S./Lehmann, B./Eichhorn, A. (2022). Auffinde- und Passagedauer als Parameter zur Funktionsbewertung von Fischaufstiegsanlagen. *Wasserwirtschaft* 112 (6), 10–18. <https://doi.org/10.1007/s35147-022-1079-5>.
- Seifert, K. (1983). Angel- und Fischereischule. 1 Allgemeine Fischkunde. München, BLV Verlagsgesellschaft.
- Shadwick, R. S./Lauder, G. V. (Hg.) (2006). Fish biomechanics. Elsevier.
- Shizhe, T. (2014). Underwater artificial lateral line flow sensors. *Microsystem Technologies* 20 (12), 2123–2136. <https://doi.org/10.1007/s00542-014-2350-1>.
- Sichert, A. B./Bamler, R./van Hemmen, J. L. (2009). Hydrodynamic object recognition: when multipoles count. *Physical review letters* 102 (5), 58104. <https://doi.org/10.1103/PhysRevLett.102.058104>.
- Siekman, H. E. (2000). Strömungslehre. Grundlagen. Berlin, Heidelberg, Springer-Verlag.
- Silva, A. T./Katopodis, C./Santos, J. M./Ferreira, M. T./Pinheiro, A. N. (2012). Cyprinid swimming behaviour in response to turbulent flow. *Ecological Engineering* 44, 314–328. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2012.04.015>.
- Silva, A. T./Lucas, M. C./Castro-Santos, T./Katopodis, C./Baumgartner, L. J./Thiem, J. D./Aarestrup, K./Pompeu, P. S./O'Brien, G. C./Braun, D. C./Burnett, N. J./Zhu, D. Z./Fjeldstad, H.-P./Forseth, T./Rajaratnam, N./Williams, J. G./Cooke, S. J. (2018). The future of fish passage science, engineering, and practice. *Fish and Fisheries* 19 (2), 340–362. <https://doi.org/10.1111/faf.12258>.
- Simons, A. M. (2004). Many wrongs: the advantage of group navigation. *Trends in ecology & evolution* 19 (9), 453–455. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.07.001>.
- Smith, C. U. M. (2000). Biology of sensory systems. Chichester/Weinheim, Wiley.
- Smith, D. L./Brannon, E. L./Odeh, M. (2005). Response of juvenile rainbow trout to turbulence produced by prismatic shapes. *Transactions of the American Fisheries Society* 134 (3), 741–753. <https://doi.org/10.1577/T04-069.1>.
- Smith, D. L./Brannon, E. L./Shafii, B./Odeh, M. (2006). Use of the average and fluctuating velocity components for estimation of volitional rainbow trout density. *Transactions of the American Fisheries Society* 135 (2), 431–441. <https://doi.org/10.1577/T04-193.1>.
- Smith, D. L./Goodwin, R. A./Nestler, J. M. (2014). Relating turbulence and fish habitat: A new approach for management and research. *Reviews in Fisheries Science & Aquaculture* 22 (2), 123–130. <https://doi.org/10.1080/10641262.2013.803516>.
- Sneddon, L. U. (2009). Pain perception in fish: Indicators and endpoints. *ILAR journal* 50 (4), 338–342. <https://doi.org/10.1093/ilar.50.4.338>.
- Snyder, D. E. (2003). Electrofishing and its harmful effects on fish. Information and Technology Report USGS/BRD/ITR--2003-0002. U.S. Government Printing Office. Denver, CO.
- Sonny, D./Knudsen, F. R./Enger, P. S./Kvernstuen, T./Sand, O. (2006). Reactions of cyprinids to infrasound in a lake and at the cooling water inlet of a nuclear power plant. *Journal of Fish Biology* 69 (3), 735–748. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2006.01146.x>.
- Spalart, P. R. (2009). Detached-Eddy Simulation. *Annual Review of Fluid Mechanics* 41 (1), 181–202. <https://doi.org/10.1146/annurev.fluid.010908.165130>.

- Spiller, L./Grierson, P. F./Davies, P. M./Hemmi, J./Collin, S. P./Kelley, J. L. (2017). Functional diversity of the lateral line system among populations of a native Australian freshwater fish. *The Journal of experimental biology* 220 (12), 2265–2276. <https://doi.org/10.1242/jeb.151530>.
- Spurk, J./Aksel, N. (2019). *Strömungslehre. Einführung in die Theorie der Strömungen*. 9. Aufl. Berlin, Heidelberg, Springer.
- Stachowiak, H. (1980). Der Modellbegriff in der Erkenntnistheorie. *Zeitschrift für Allgemeine Wissenschaftstheorie* 11 (1), 53–68. <https://doi.org/10.1007/BF01801279>.
- Stähl Wernersson, E./Trägårdh, C. (2000). Measurements and analysis of high-intensity turbulent characteristics in a turbine-agitated tank. *Experiments in Fluids* 28 (6), 532–545. <https://doi.org/10.1007/s003480050414>.
- Stein, A./Pelz, P. F. (2022). Möglichkeiten und Grenzen numerischer Strömungsakustik mit Open-FOAM. Tagungsbeitrag - DAGA 2012, 19.-22. März 2012 in Darmstadt. Fortschritte der Akustik : Tagungsband der 38. Deutschen Jahrestagung für Akustik, Deutsche Gesellschaft für Akustik e.V., 295–296. <https://doi.org/10.26083/TUPRINTS-00020815>.
- Steinmann, P. (1913). Ueber Rheotaxis bei Tieren des fließenden Wassers. *Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft zu Basel* 24, 136–158.
- Stetter, H. (1929). Untersuchungen über den Gehörsinn der Fische, besonders von *Phoxinops laevis* L. und *Amiurus nebulosus* Raf. *Journal of Comparative Physiology A* 9 (2), 339–477. <https://doi.org/10.1007/BF00340160>.
- Stewart, W. J./Nair, A./Jiang, H./McHenry, M. J. (2014). Prey fish escape by sensing the bow wave of a predator. *The Journal of experimental biology* 217 (24), 4328–4336. <https://doi.org/10.1242/jeb.111773>.
- Stokes, G. G. (1845). On the theories of the internal friction of fluids in motion. *Transactions of the Cambridge Philosophical Society* 8, 287–305.
- Storch, V./Welsch, U. (2009). *Kükenthal - Zoologisches Praktikum*. 26. Aufl. Heidelberg, Spektrum Akademischer Verlag.
- Surek, D./Stempin, S. (2017). *Technische Strömungsmechanik. Für Studium, Examen und Praxis*. 3. Aufl. Wiesbaden, Springer Vieweg.
- Sušec-Michieli, Š. (1963). Gibt es eine echte skototaktische Orientierung? In: H. Autrum/E. Bünning/K. v. Frisch et al. (Hg.). *Orientierung der Tiere / Animal Orientation*. Berlin, Heidelberg, Springer, 83–89.
- Sutterlin, A. M./Waddy, S. (1975). Possible role of the posterior lateral line in obstacle entrainment by brook trout (*Salvelinus fontinalis*). *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 32 (12), 2441–2446. <https://doi.org/10.1139/f75-281>.
- Svendsen, J. C./Skov, J./Bildsoe, M./Steffensen, J. F. (2003). Intra-school positional preference and reduced tail beat frequency in trailing positions in schooling roach under experimental conditions. *Journal of Fish Biology* 62 (4), 834–846. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8649.2003.00068.x>.
- Szabo, T. (1974). Anatomy of the specialized lateral line organs of electroreception. In: A. Fessard (Hg.). *Electroreceptors and other specialized receptors in lower vertebrates*. Berlin, Heidelberg, Springer, 13–58.
- Tack, N. B./Du Clos, K. T./Gemmell, B. J. (2021). Anguilliform locomotion across a natural range of swimming speeds. *Fluids* 6 (3), 127. <https://doi.org/10.3390/fluids6030127>.
- Tahry, S. H. El (1983). k-epsilon equation for compressible reciprocating engine flows. *Journal of Energy* 7 (4), 345–353. <https://doi.org/10.2514/3.48086>.

- Tan, J./Tao, L./Gao, Z./Dai, H./Shi, X. (2018). Modeling fish movement trajectories in relation to hydraulic response relationships in an experimental fishway. *Water* 10 (11), 1511. <https://doi.org/10.3390/w10111511>.
- Tarrade, L./Texier, A./David, L./Larinier, M. (2008). Topologies and measurements of turbulent flow in vertical slot fishways. *Hydrobiologia* 609 (1), 177–188. <https://doi.org/10.1007/s10750-008-9416-y>.
- Taylor, G. I. (1952). Analysis of the swimming of long and narrow animals. *Proceedings of the Royal Society of London. Series A. Mathematical and Physical Sciences* 214 (1117), 158–183. <https://doi.org/10.1098/rspa.1952.0159>.
- 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 (6959), 707–711. <https://doi.org/10.1038/nature02000>.
- Taylor, G. K./Triantafyllou, M. S./Tropea, C. (2010). *Animal Locomotion. The Physics of Flying. The Hydrodynamics of Swimming*. Berlin, Heidelberg, Springer.
- Taylor, P. B. (1986). Experimental evidence for geomagnetic orientation in juvenile salmon, *Oncorhynchus tshawytscha* Walbaum. *Journal of Fish Biology* 28 (5), 607–623. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1986.tb05196.x>.
- TE connectivity (2022). Kompakter, wassergeschützter Drucksensor. Online verfügbar unter <https://www.te.com/deu-de/product-CAT-BLPS0059.html> (abgerufen am 22.09.2022).
- Teichert, N./Tétard, S./Trancart, T./Oliveira, E. de/Acou, A./Carpentier, A./Bourillon, B./Feunteun, E. (2020). Towards transferability in fish migration models: A generic operational tool for predicting silver eel migration in rivers. *The Science of the total environment* 739, 140069. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.140069>.
- Tesch, F.-W. (1974). Influence of geomagnetism and salinity on the directional choice of eels. *Helgoländer Meeresuntersuchungen* 26 (3-4), 382–395. <https://doi.org/10.1007/BF01627623>.
- Tesch, F.-W. (Hg.) (2003). *The eel*. 3. Aufl. Oxford, UK, Blackwell Science.
- Teyke, T. (1988). Flow field, swimming velocity and boundary layer: parameters which affect the stimulus for the lateral line organ in blind fish. *Journal of comparative physiology. A, Sensory, neural, and behavioral physiology* 163 (1), 53–61. <https://doi.org/10.1007/BF00611996>.
- Teyke, T. (1990). Morphological differences in neuromasts of the blind cave fish *Astyanax hubbsi* and the sighted river fish *Astyanax mexicanus*. *Brain, behavior and evolution* 35 (1), 23–30. <https://doi.org/10.1159/000115853>.
- Thielman, L. O./Bennett, S./Barker, C. H./Ash, M. E. (2002). Proposed IEEE Coriolis Vibratory Gyro standard and other inertial sensor standards. Conference paper - IEEE Position Location and Navigation Symposium, 15-18.04.2002 in Palms Springs, CA, USA. *Proceedings*, 351–358. <https://doi.org/10.1109/PLANS.2002.998929>.
- Thompson Klein, J./Häberli, R./Scholz, R. W./Grossenbacher-Mansuy, W./Bill, A./Welti, M. (2001). *Transdisciplinarity: Joint problem solving among science, technology, and society. An Effective Way for Managing Complexity*. Basel, Birkhäuser Basel.
- Thorstad, E. B./Rikardsen, A. H./Alp, A./Okland, F. (2014). The Use of Electronic Tags in Fish Research – An Overview of Fish Telemetry Methods. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 13 (5). https://doi.org/10.4194/1303-2712-v13_5_13.
- Tinbergen, N. (1963). On aims and methods of Ethology. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 20 (4), 410–433. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1963.tb01161.x>.
- Tonina, D./Jorde, K. (2013). Hydraulic modelling approaches for ecohydraulic studies: 3D, 2D, 1D and non-numerical models. In: I. Maddock/A. Harby/P. Kemp et al. (Hg.). *Ecohydraulics. An integrated approach*. Chichester, UK, John Wiley & Sons, Ltd, 31–74.

- Triantafyllou, M. S./Triantafyllou, G. S./Gopalkrishnan, R. (1991). Wake mechanics for thrust generation in oscillating foils. *Physics of Fluids A: Fluid Dynamics* 3 (12), 2835–2837. <https://doi.org/10.1063/1.858173>.
- Tricas, T. C./New, J. G. (1998). Sensitivity and response dynamics of elasmobranch electrosensory primary afferent neurons to near threshold fields. *Journal of comparative physiology. A, Sensory, neural, and behavioral physiology* 182 (1), 89–101. <https://doi.org/10.1007/s003590050161>.
- Tritico, H. M. (2009). The effects of turbulence on habitat selection and swimming kinematics of fishes. Dissertation. University of Michigan.
- Tritico, H. M./Cotel, A. J. (2010). The effects of turbulent eddies on the stability and critical swimming speed of creek chub (*Semotilus atromaculatus*). *The Journal of experimental biology* 213 (13), 2284–2293. <https://doi.org/10.1242/jeb.041806>.
- Tropea, C./Yarin, A. L./Foss, J. F. (Hg.) (2007). Springer handbook of experimental fluid mechanics. Berlin, Heidelberg, Springer.
- Truckenbrodt, E. A. (2008). Fluidmechanik. Band 1: Grundlagen und elementare Strömungsvorgänge dichtebeständiger Fluide. 4. Aufl. Berlin, Heidelberg, Springer.
- Tu, H./Wang, F./Wang, H./Gao, Q./Wei, R. (2022). Experimental study on wake flows of a live fish with time-resolved tomographic PIV and pressure reconstruction. *Experiments in Fluids* 63 (1). <https://doi.org/10.1007/s00348-021-03378-2>.
- Tucker, T./Varosi, S. (1995). Signal processing technology in animal psychoacoustics. In: G. M. Klump/R. J. Dooling/R. R. Fay et al. (Hg.). *Methods in comparative psychoacoustics*. Basel, Boston, Birkhäuser Verlag, 7–29.
- Tudorache, C./Boeck, G. de/Claireaux, G. (2013). Forced and preferred swimming speeds of fish: A methodological approach. In: A. P. Palstra/J. V. Planas (Hg.). *Swimming physiology of fish. Towards using exercise to farm a fit fish in sustainable aquaculture*. Berlin, Heidelberg, Springer, 81–108.
- Tuhtan, J. A./Fuentes-Perez, J. F./Toming, G./Schneider, M./Schwarzenberger, R./Schletterer, M./Kruusmaa, M. (2018). Man-made flows from a fish's perspective: autonomous classification of turbulent fishway flows with field data collected using an artificial lateral line. *Bioinspiration & biomimetics* 13 (4), 46006. <https://doi.org/10.1088/1748-3190/aabc79>.
- Turnpenny, A./Struthers, G./Hanson, K. P. (1998). A UK guide to intake fish-screening regulations, policy and best practice. With particular reference to hydroelectric power schemes. ETSU H/06/00052/00/00. London.
- Tytell, E. D./Lauder, G. V. (2004). The hydrodynamics of eel swimming: I. Wake structure. *Journal of Experimental Biology* 207 (11), 1825–1841. <https://doi.org/10.1242/jeb.00968>.
- van Netten, S. M./Kroese, A. B. A. (1989). Dynamic behavior and micromechanical properties of the cupula. In: S. Coombs/P. Görner/H. Münz (Hg.). *The mechanosensory lateral line. Neurobiology and Evolution*. New York, Springer-Verlag New York, 247–263.
- van Trump, W. J./McHenry, M. J. (2013). The lateral line system is not necessary for rheotaxis in the Mexican blind cavefish (*Astyanax fasciatus*). *Integrative and comparative biology* 53 (5), 799–809. <https://doi.org/10.1093/icb/ict064>.
- Veenstra, A. (2020). Putting behavioral assays on fish to the test: Are sociality and scototaxis trails relevant in the wild? Masterthesis. Umeå, Umeå Universitet.
- Venturelli, R./Akanyeti, O./Visentin, F./Ježov, J./Chambers, L. D./Toming, G./Brown, J./Kruusmaa, M./Megill, W. M./Fiorini, P. (2012). Hydrodynamic pressure sensing with an artificial lateral line in steady and unsteady flows. *Bioinspiration & biomimetics* 7 (3), 36004. <https://doi.org/10.1088/1748-3182/7/3/036004>.
- Videler, J. J. (1993). *Fish swimming*. London, Chapman & Hall.

- Voesenek, C. J./Pieters, R. P. M./van Leeuwen, J. L. (2016). Automated reconstruction of three-dimensional fish motion, forces, and torques. *PloS one* 11 (1), e0146682. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0146682>.
- Vogel, D./Bleckmann, H. (2000). Behavioral discrimination of water motions caused by moving objects. *Journal of comparative physiology. A, Sensory, neural, and behavioral physiology* 186 (12), 1107–1117. <https://doi.org/10.1007/s003590000158>.
- Voigt, R./Carton, A. G./Montgomery, J. C. (2000). Responses of anterior lateral line afferent neurones to water flow. *Journal of Experimental Biology* 203 (16), 2495–2502. <https://doi.org/10.1242/jeb.203.16.2495>.
- Voulgaris, G./Trowbridge, J. H. (1998). Evaluation of the acoustic Doppler velocimeter (ADV) for turbulence measurements. *Journal of Atmospheric and Oceanic Technology* 15 (1), 272–289. [https://doi.org/10.1175/1520-0426\(1998\)015<0272:EOTADV>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0426(1998)015<0272:EOTADV>2.0.CO;2).
- Wahl, T. L. (2000). Analyzing ADV data using WinADV. Conference Paper - Joint Conference on Water Resource Engineering and Water Resources Planning and Management 2000, Minneapolis, Minnesota, United States - 30.07.-02.08.2000, 1–10. [https://doi.org/10.1061/40517\(2000\)300](https://doi.org/10.1061/40517(2000)300).
- Wahl, T. L. (2003). Discussion of “Despiking acoustic Doppler velocimeter data” by Derek G. Goring and Vladimir I. Nikora. *Journal of Hydraulic Engineering* 129 (6), 484–487. [https://doi.org/10.1061/\(asce\)0733-9429\(2003\)129:6\(484\)](https://doi.org/10.1061/(asce)0733-9429(2003)129:6(484)).
- Walker, M. M./Diebel, C. E./Haugh, C. V./Pankhurst, P. M./Montgomery, J. C./Green, C. R. (1997). Structure and function of the vertebrate magnetic sense. *Nature* 390 (6658), 371–376. <https://doi.org/10.1038/37057>.
- Walker, M. M./Diebel, C. E./Kirschvink, J. L. (2003). Detection and use of the earth’s magnetic field by aquatic vertebrates. In: S. P. Collin/N. J. Marshall (Hg.). *Sensory processing in aquatic environments*. New York, Springer, 53–74.
- Wang, J./Lu, C./Zhao, Y./Tang, Z./Song, J./Fan, C. (2020). Transcriptome profiles of sturgeon lateral line electroreceptor and mechanoreceptor during regeneration. *BMC genomics* 21 (1), 875. <https://doi.org/10.1186/s12864-020-07293-4>.
- Wang, M./Jin, B./Liu, G./Li, Z. (2022). The moving vibration source perception using bionic lateral line system and data-driven method. *Ocean Engineering* 247, 110463. <https://doi.org/10.1016/j.oceaneng.2021.110463>.
- Wardle, C. S./Videler, J. J. (1980). Fish swimming. In: H. Y. Elder/E. R. Trueman (Hg.). *Aspects of animal movement*. Proceedings. Cambridge, Cambridge University Press, 125–150.
- WDFW (2000). Fishway guidelines for Washington State. 4/25/00 DRAFT. Washington Department of Fish and Wildlife.
- Webb, J. F. (1989a). Gross morphology and evolution of the mechanoreceptive lateral-line system in teleost fishes. *Brain, behavior and evolution* 33 (1), 34–53. <https://doi.org/10.1159/000115896>.
- Webb, J. F./Ramsay, J. B. (2017). New interpretation of the 3-D configuration of lateral line scales and the lateral line canal contained within them. *Copeia* 105 (2), 339–347. <https://doi.org/10.1643/CG-17-601>.
- Webb, P. W. (1971). The swimming energetics of trout. I. Thrust and power output at cruising speeds. *Journal of Experimental Biology* 55 (2), 489–520. <https://doi.org/10.1242/jeb.55.2.489>.
- Webb, P. W. (1975). Hydrodynamics and energetics of fish propulsion. Ottawa, Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada.
- Webb, P. W. (1984a). Body form, locomotion and foraging in aquatic vertebrates. *American Zoologist* 24 (1), 107–120. <https://doi.org/10.1093/icb/24.1.107>.
- Webb, P. W. (1984b). Form and function in fish swimming. *Scientific American* 251 (1), 72–82. <https://doi.org/10.1038/scientificamerican0784-72>.

- Webb, P. W. (1989b). Station-Holding by three Species of Benthic Fishes. *Journal of Experimental Biology* 145 (1), 303–320. <https://doi.org/10.1242/jeb.145.1.303>.
- Webb, P. W. (1994). The biology of fish swimming. In: L. Maddock/Q. Bone/J. M. V. Rayner (Hg.). *The mechanics and physiology of animal swimming*. Cambridge University Press, 45–62.
- Webb, P. W. (1998). Entrainment by river chub *Nocomis Micropogon* and smallmouth bass *Micropterus Dolomieu* on cylinders. *The Journal of experimental biology* 201 (16), 2403–2412. <https://doi.org/10.1242/jeb.201.16.2403>.
- Webb, P. W./Cotel, A. J. (2010). Turbulence: does vorticity affect the structure and shape of body and fin propulsors? *Integrative and comparative biology* 50 (6), 1155–1166. <https://doi.org/10.1093/icb/icq020>.
- Webb, P. W./Cotel, A. J. (2011a). Assessing possible effects of fish-culture systems on fish swimming: the role of stability in turbulent flows. *Fish physiology and biochemistry* 37 (2), 297–305. <https://doi.org/10.1007/s10695-011-9497-9>.
- Webb, P. W./Cotel, A. J. (2011b). Stability and turbulence. In: A. P. Farrell (Hg.). *Encyclopedia of fish physiology. From genome to environment*. London, Academic Press an imprint of Elsevier, 581–586.
- Webb, P. W./Gerstner, C. L. (2000). Fish swimming behaviour: Predictions from physical principles. In: P. Domenici/R. W. Blake (Hg.). *Biomechanics in animal behaviour*. Oxford, BIOS Scientific Publishers Limited, 59–77.
- Weidler, D. (2021). Drucksignaturen im Nachlauf von Zylindern unterschiedlichen Durchmessers, (unveröffentlicht). Bachelorthesis. Darmstadt, Technische Universität Darmstadt.
- Weihhs, D. (1973a). Hydromechanics of Fish Schooling. *Nature* 241 (5387), 290–291. <https://doi.org/10.1038/241290a0>.
- Weihhs, D. (1973b). Mechanically efficient swimming techniques for fish with negative buoyancy. *Journal of Marine Research* 31 (3), 194–209.
- Weihhs, D. (1975). Some hydrodynamical aspects of fish schooling. In: T. Y.-T. Wu/C. J. Brokaw/C. Brennen (Hg.). *Swimming and flying in nature*. Volume 2. New York, Springer US, 703–718.
- Wiegleb, J./Hirsch, P. E./Egger, B./Seidel, F./Burkhardt-Holm, P. (2020). Flow field-induced drag forces and swimming behavior of three benthic fish species. *Limnologica* 84, 125812. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2020.125812>.
- Wilga, C. D./Lauder, G. V. (2000). Three-dimensional kinematics and wake structure of the pectoral fins during locomotion in leopard sharks *Triakis semifasciata*. *Journal of Experimental Biology* 203 (15), 2261–2278. <https://doi.org/10.1242/jeb.203.15.2261>.
- Wilkes, M. A./Maddock, I./Visser, F./Acreman, M. C. (2013). Incorporating hydrodynamics into ecohydraulics: The role of turbulence in the swimming and habitat selection of river-dwelling fish. In: I. Maddock/A. Harby/P. Kemp et al. (Hg.). *Ecohydraulics. An integrated approach*. Chichester, UK, John Wiley & Sons, Ltd.
- Williams, H. J./Taylor, L. A./Benhamou, S./Bijleveld, A. I./Clay, T. A./Grissac, S. de/Demšar, U./English, H. M./Franconi, N./Gómez-Laich, A./Griffiths, R. C./Kay, W. P./Morales, J. M./Potts, J. R./Rogerson, K. F./Rutz, C./Spelt, A./Trevail, A. M./Wilson, R. P./Börger, L. (2020). Optimizing the use of biologgers for movement ecology research. *The Journal of animal ecology* 89 (1), 186–206. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13094>.
- Williams, R./Neubarth, N./Hale, M. E. (2013). The function of fin rays as proprioceptive sensors in fish. *Nature communications* 4, 1729. <https://doi.org/10.1038/ncomms2751>.
- Wiltschko, R./Wiltschko, W. (1995). *Magnetic orientation in animals*. Berlin, Heidelberg, Springer.
- Wiltschko, W./Wiltschko, R. (2001). The geomagnetic field and its role in directional orientation. In: G. Barth/A. Schmid (Hg.). *Ecology of sensing*. Berlin Heidelberg, Springer, 289–312.

- Windsor, S. P. (2014). Hydrodynamic imaging by blind Mexican cavefish. In: H. Bleckmann/J. Mogdans/S. L. Coombs (Hg.). *Flow sensing in air and water. Behavioral, neural and engineering principles of operation*. Berlin, Heidelberg, Springer, 103–125.
- Windsor, S. P./McHenry, M. J. (2009). The influence of viscous hydrodynamics on the fish lateral-line system. *Integrative and comparative biology* 49 (6), 691–701. <https://doi.org/10.1093/icb/icp084>.
- Winn, H. E./Salmon, M./Roberts, N. (1964). Sun-compass orientation by parrot fishes. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 21 (7), 798–812. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1964.tb01219.x>.
- Wohlfahrt, T. A. (1939). Untersuchungen über das Tonunterscheidungsvermögen der Elritze (*Phoxinus laevis* Agass.). *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* 26 (4), 570–604. <https://doi.org/10.1007/BF00339412>.
- Wolf, B. J./Warmelink, S./van Netten, S. M. (2019). Recurrent neural networks for hydrodynamic imaging using a 2D-sensitive artificial lateral line. *Bioinspiration & biomimetics* 14 (5), 55001. <https://doi.org/10.1088/1748-3190/ab2cb3>.
- Wolschin, G. (2016). *Hydrodynamik*. Berlin, Heidelberg, Springer Spektrum.
- Wood, P. J./Hannah, D. M./Sadler, J. P. (Hg.) (2008). *Hydroecology and ecohydrology. Past, present and future*. Chichester, Wiley.
- Wootton, R. J. (1990). *Ecology of teleost fishes*. London, New York, Chapman and Hall.
- WSWU/DWA (Hg.) (2015). *Durchgängigkeit und Habitatmodellierung von Fließgewässern. Wiederherstellen der Durchgängigkeit, Funktionskontrolle von Wanderhilfen, Habitats und ihre Beschreibung*. Weimar, Bauhaus-Universitätsverlag als Imprint von VDG Weimar.
- Wu, T. Y.-T./Brokaw, C. J./Brennen, C. (Hg.) (1975). *Swimming and flying in nature. Volume 2*. New York, Springer US.
- Wunder, W. (1927). Sinnesphysiologische Untersuchungen über die Nahrungsaufnahme bei verschiedenen Knochenfischarten. *Journal of Comparative Physiology A* 6 (1), 67–98. <https://doi.org/10.1007/BF00333679>.
- Xiong, G./Lauder, G. V. (2014). Center of mass motion in swimming fish: effects of speed and locomotor mode during undulatory propulsion. *Zoology (Jena, Germany)* 117 (4), 269–281. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2014.03.002>.
- Yang, Y./Chen, J./Engel, J./Pandya, S./Chen, N./Tucker, C./Coombs, S./Jones, D. L./Liu, C. (2006). Distant touch hydrodynamic imaging with an artificial lateral line. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103 (50), 18891–18895. <https://doi.org/10.1073/pnas.0609274103>.
- Zauner, G./Eberstaller, J. (1999). Klassifizierungsschema der österreichischen Flußfischfauna in Bezug auf deren Lebensraumansprüche. *Österreichs Fischerei* 52, 198–205.
- Zha, W./Huang, M./Zeng, Y. (2019). Swimming behavior of crucian carp in an open channel with sudden expansion. *River Research and Applications* 35 (9), 1499–1510. <https://doi.org/10.1002/rra.3500>.
- Zhai, Yufan/Zheng, Xingwen/Xie, Guangming (2021). Fish lateral line inspired flow sensors and flow-aided control: A review. *Journal of Bionic Engineering* 18 (2), 264–291. <https://doi.org/10.1007/s42235-021-0034-y>.
- Zimmerman, M. A./McCleave, J. D. (1975). Orientation of elvers of American eels (*Anguilla rostrata*) in weak magnetic and electric fields. *Helgoländer Meeresuntersuchungen* 27 (2), 175–189. <https://doi.org/10.1007/BF01611805>.
- Zippel, S. F./Farrar, J. T./Zappa, C. J./Miller, U./St. Laurent, L./Ijichi, T./Weller, R. A./McRaven, L./Nylund, S./Le Bel, D. (2021). Moored turbulence measurements using pulse-coherent Doppler sonar. *Journal of Atmospheric and Oceanic Technology* 38 (9), 1621–1639. <https://doi.org/10.1175/JTECH-D-21-0005.1>.

- Zitek, A./Haidvogel, G./Jungwirth, M./Pavlas, P./Schmutz, S. (2007). Ein ökologisch-strategischer Leitfaden zur Wiederherstellung der Durchgängigkeit von Fließgewässern für die Fischfauna in Österreich. AP5 des MIRR-Projektes, Endbericht. Studie im Auftrag von Lebensministerium und Land Niederösterreich.
- Zupanc, G. K. H./Bullock, T. H. (2005). From electrogenesis to electroreception: An overview. In: T. H. Bullock/C. D. Hopkins/A. N. Popper et al. (Hg.). *Electroreception*. New York, Springer, 5–46.

Abbildungsverzeichnis

Abbildung 1.1:	Die Komplexität bei der Verknüpfung von Ethologie und Hydraulik zur Ethohydraulik: das Tier nimmt die Information aus der Strömung über seine sensorischen Sinnessysteme wahr und reagiert darauf (untere Bildhälfte). Diese hydraulische Information sowie ethologische Komponenten werden mithilfe geeigneter sensorischer Messsysteme aufgezeichnet und in der Ethohydraulik miteinander verknüpft (obere Bildhälfte). Andere physikalisch-chemisch-biologische (PCB) Parameter werden versucht konstant zu halten und das Tier wird i.d.R. als „Black-Box“ betrachtet.	3
Abbildung 1.2:	Die ethohydraulische Methode als Zusammenspiel zwischen Freiland und Labor	5
Abbildung 1.3:	Aufbau der Hauptkapitel der Dissertationsschrift	8
Abbildung 2.1:	Der Fischkörper und einige seiner morphologischen Aspekte.....	13
Abbildung 2.2:	Vereinfachte Darstellung der Seitenlinie mit Kanal- und Epidermalneuromasten (Webb und Ramsay (2017) kritisieren in ihrem Artikel die ungenaue Abbildung des Seitenlinienorgans in vielen Fachbüchern und Artikeln und geben einen Überblick über verschiedene neu gezeichnete Variationen) sowie dem auslösenden Reiz und der Auslenkung der Zellen; durch die mechanische Auslenkung der richtungssensitiven Zelle wird in der afferenten (zum Gehirn hin) Nervenfasern eine entsprechende Frequenz an Aktionspotentialen ans Gehirn transportiert (Informationen und einzelne Bildausschnitte in Anlehnung an im Text genannte Quellen u.a. Bleckmann et al. 2004b; Hildebrandt et al. 2021; Müller und Frings 2009; Smith 2000)	15
Abbildung 2.3:	Das Innenohr als Gleichgewichtssinn und akustischer Sinn: die mechanosensorischen Haarsinneszellen reagieren auf die Auslenkung durch Winkel- und Linearbeschleunigungen und stehen nicht mit der Außenströmung in Kontakt (einzelne Ausschnitte in Anlehnung an die Darstellungen von Denker 1935; Dijkgraaf 1952; Fiedler 1991; Frisch 1938; Hildebrandt et al. 2021; Moyes et al. 2008; Pearson 1936). Die beispielhaft dargestellte, zweidimensionale Ausrichtung der Haarsinneszellen des Sacculus entsprechen dem Standard-Muster nach Popper und Schilt (2008). Beim Utriculus sowie den Ampullenorganen wurden zusätzlich die Nervenfasern als schwarze Linien angedeutet, die alle zu einem Nervenstrang zusammenlaufen. Da die Maculae von Sacculus und Lagena im Bild von den Otolithensteinen verdeckt werden, wurde zur besseren Übersichtlichkeit auf die Darstellung von deren Nervenfasern verzichtet. Wie bei den Zellen des Seitenlinienorgans findet bei Auslenkung in Richtung des Kinociliums eine Depolarisation und bei Auslenkung in die entgegengesetzte Richtung eine Hyperpolarisation statt.	24
Abbildung 2.4:	Akustische, statische und dynamische Funktionen einzelner Bestandteile des Innenohres: Otolithenorgane zur Wahrnehmung akustischer Signale, der eigenen Körperlage und Linearbeschleunigungen (links) sowie Bogengänge zur Detektion von Drehbeschleunigungen (rechts); Bild in der Mitte in Anlehnung an Dijkgraaf (1952)	25
Abbildung 2.5:	Einordnung der Begriffe zur Elektrozepktion bei Fischen: Sowohl die Mechanismen zur Wahrnehmung als auch die sensorischen Strukturen können vielseitig sein. Weitere Erläuterungen befinden sich im Text. (Zusammenstellung in Anlehnung an Abbildungen und Erläuterungen von Baker 2019; Frings 2021; Kalmijn 1974; Kramer 1996; Müller und Frings 2009; Roth und Daumer 1976; Zupanc und Bullock 2005; beispielhafte Skizzen der Sinnesorgane stark vereinfacht)	30
Abbildung 2.6:	Magnetfeld der Erde mit angedeuteter Beeinflussung der Feldlinien durch die Sonnenwinde; die magnetischen Pole verlaufen nicht parallel zur Rotationsachse der Erde. Aufgrund der Strömungen im Erdinneren hat sich das Magnetfeld im Laufe der Erdgeschichte bereits mehrmals geändert, was auch zukünftig weiterhin	

	zu erwarten ist. Mögliche Parameter, die ein Lebewesen auf der Erde wahrnehmen kann, sind die Intensität, die Polarität, die Inklination oder ggf. auch die vertikale Komponente des magnetischen Feldes. Da Inklination und Intensität unterschiedliche Gradienten besitzen, entsteht durch diese Parameter auf der Erdoberfläche eine zweidimensionale Karte zur eindeutigen Positionsbestimmung. (in Anlehnung an Lohmann et al. 2008; Wiltshcko und Wiltshcko 1995)	36
Abbildung 2.7:	Chemosensorische Systeme eines Fisches (in Anlehnung an Frings 2021; Hildebrandt et al. 2021)	41
Abbildung 2.8:	Das Linsenauge des Fisches: Aufbau des Auges (links); Scharfstellung des fernen Objektes durch Kontraktion des Linsenretraktormuskels (Akkommodation). Die aus der Ferne eintreffenden Strahlen treffen fast parallel auf die Linse und die Bildweite nimmt ab und nähert sich der Brennweite an. Durch Verkürzung des Abstandes zwischen Linse und Retina wird das Bild scharfgestellt (oben rechts). Da das komplette Auge eher elliptisch geformt ist, liegen in Richtung der Längs- und Querachse unterschiedliche Abstände zwischen Linse und Retina vor. Daher können Fische in der neutralen Augenstellung oft nach vorne kurze Distanzen und seitlich weite Distanzen scharf sehen (unten rechts). (in Anlehnung an Fiedler 1991; Frings 2021; Hildebrandt et al. 2021; Müller und Frings 2009; Randall 2014; Sandström 1999).....	45
Abbildung 2.9:	Beispielhafte Darstellung des annähernd sphärischen Sichtbereichs von Fischen: hellgraue Bereiche für monokulares Sehen (mit einem Auge), dunkelgraue Überschneidungsbereiche für binokulares Sehen und weiße Bereiche für Blindbereiche; je nach Aufwuchsstadium und Fischart können diese Bereiche variieren (in Anlehnung an Collin und Shand 2003; Randall 2014)	46
Abbildung 2.10:	Sichtfeld eines Fisches unter Wasser in Richtung Wasseroberfläche (oben): Der Blick nach außen durch Snells Fenster ermöglicht einen verzerrten, jedoch weiten Rundumblick. Zusätzlich erlaubt die Spiegelung an der Wasseroberfläche einen Einblick in Bereiche, die durch die direkte Sicht versperrt sind. (in Anlehnung an Randall 2014)	47
Abbildung 2.11:	Zusammenspiel zwischen internen und externen Faktoren, der zentralen Disposition und dem Verhalten; da die inneren Prozesse bei der Verhaltensbeobachtung oft unbekannt sind, wird in der Ethohydraulik versucht ein Zusammenhang zwischen externen Faktoren und dem Verhalten herzustellen und damit den biologisch adäquaten Reiz zu definieren, während der Fisch als Black-Box betrachtet wird.....	50
Abbildung 2.12:	Überblick über für die Ethohydraulik relevante Orientierungsbegriffe (ohne Anspruch auf Vollständigkeit); bei den Taxien kann dann auch eine Richtungslokalisierung des Reizes oder seines Gradienten und/oder eine Entfernungsermittlung zur Reizquelle stattfinden (Inhalte basieren u.a. auf Schöne 1983).....	54
Abbildung 2.13:	Beispiele für die rheotaktische Ausrichtung von Fischen bei einer mittleren Strömungsgeschwindigkeit von 0,5 m/s: (a) Schwarm von Nasen mit positiv rheotaktischer Ausrichtung mit wechselnder vertikaler Position; (b) Schwarm von Schneidern vor einem Schrägrechen; (c) Döbel in einem turbulenten Bereich mit ausgeprägter seitlicher Walzenbildung und Rückströmung, bei der die Tiere entsprechend ihre Position anpassen (Fische als Indikator für die Strömungsrichtung).....	57
Abbildung 2.14:	Identifikation der Strömungsrichtung bei der Rheotaxis mithilfe verschiedener Sinnesorgane: (a) Referenz wird durch das visuelle Bild der festen Umgebung hergestellt – im dargestellten Fall wird die Position gehalten: die Schwimmgeschwindigkeit des Fisches v_F entspricht daher der Strömungsgeschwindigkeit v_i ; (b) Referenz wird durch den Körperkontakt hergestellt – im dargestellten Fall bewegt sich der Fisch um den Wert der Relativgeschwindigkeit v_{rel} (mit dem Bezugssystem Erde bzw. eines festen Beobachters) schneller als die Strömung; (c) Durch den Strömungsgradienten	

- entlang seiner Seitenlinie hat der Fisch eine Referenz, an der er sich orientieren und nach dem Reiz ausrichten kann. Selbst wenn er mit einem mittleren Wert der Strömungsgeschwindigkeit fortbewegt wird ($v_F < v_i$), liegt entlang seiner Körperoberfläche ein Gradient vor; (d) Wird der Fisch durch die ungleichförmige Strömung (hier: verzögert) mittransportiert, kann die Linearbeschleunigung durch die Auslenkung der Otolithen im Innenohr registriert und damit die Richtung der Strömung identifiziert werden. 59
- Abbildung 2.15:** Aufsuchen von Ecken sowie Wandkontakt beim Einsetzen der Versuchstiere in eine Laborrinne: (a) Döbel bei einer Strömungsgeschwindigkeit von 0,5 m/s; (b) Flussbarsche schwammen unmittelbar nach dem Einsetzen in die Laborrinne zielstrebig auf die Unterwasserkamera zu und sammelten sich dort. 60
- Abbildung 2.16:** Womöglich Skototaxis? Der Schwarm von Gründlingen hielt sich lange im dunkleren Feld der Laborrinne auf. Ob dies ein skototaktisches Verhalten ist, kann nicht final geklärt werden, ist jedoch nicht ausgeschlossen. Dabei schien das Passieren der Hell-Dunkel-Grenze in Strömungsrichtung (symmetrische Abbildung im Augen) dem seitlichen Passieren ((a), asymmetrische Abbildung im Auge) bevorzugt zu werden..... 62
- Abbildung 2.17:** Fischwanderungen zwischen den verschiedenen Teilebensräumen: (a) Allgemeine Einteilung der groß- und kleinräumigen Wanderungen (verändert nach Northcote 1978); (b) Darstellung der verschiedenen Wandertypen (verändert nach Lehmann et al. 2021b). 67
- Abbildung 2.18:** Übersicht zu Lösungsansätzen für die Verbesserung der Durchgängigkeit für die Fische auf- und -abwanderung (aus Lehmann et al. 2021b) 69
- Abbildung 2.19:** Beispiel für die Nutzung einer ethohydraulischen Signatur bezüglich der Leistungsfähigkeit eines Fisches: Findung und Passage des Wanderkorridors für aufwandernde Fische an der Mündung des Unterwasserkanals in den Flusslauf bei unterschiedlichen Mindestwasserabflüssen (2 und 3 m³/s) und Kraftwerksdurchflüssen; die Grenzwerte beziehen sich auf die am Standort vorkommenden Fischarten unter Berücksichtigung der leistungsschwächsten Arten. Bei Variante M1.2 ist in Grün ein durchgehender Wanderkorridor in Richtung des Mutterbetts und hin zur Fischeaufstiegsanlage zu erkennen. (Simulationen mit Flow-3D[®] von Flow Science, Inc.; Abbildung leicht verändert nach Bensing und Lehmann 2018) 71
- Abbildung 2.20:** Rotatorische (oben, HA = Hochachse, LA = Längsachse, QA = Querachse) und translatorisch-schwingende (unten) Bewegungen eines Fisches mit zugehörigen Bezeichnungen..... 74
- Abbildung 2.21:** Fortbewegung bei Fischen: (a) Einteilung der Lokomotionstypen in Abhängigkeit davon, welches Körperteil und welcher Anteil davon bewegt wird; rechts wurden zu den Schwimmmodi zugehörige Verhaltensweisen (Schwimmarten/gaits) und die dabei verwendete Muskulatur nach Webb und Gerstner (2000) aufgetragen (zusammengestellt, nachgezeichnet und verändert aus Fish 2006; Helfman et al. 2009; Lindsey 1978; Wootton 1990); (b) Darstellung der vier klassischen Lokomotionstypen als Fischumrisse (oben) und als Fischmittellinie (unten). Die Abbildung soll die ursprüngliche Darstellung von Lindsey (1978) aktualisieren. Die Umrandungen zeigen die Vorwärtsbewegung des Fisches innerhalb eines Flossenschlags, während die ähnlich großen Tiere sich mit einer Geschwindigkeit zwischen 1,6 und 1,8 Fischlängen pro Sekunde (L_F/s) fortbewegen. Für die Mittellinien wurden die Bewegungen in gleichen zeitlichen Abständen aufgetragen und die Linien am vordersten Punkt (Fischschnauze) ausgerichtet (vereinfacht nachgezeichnet aus Lauder und Tytell 2006, mit Daten aus Tytell und Lauder 2004, Tytell (unveröffentlicht) sowie Donley und Dickson 2000). 76
- Abbildung 2.22:** Fischverhalten vor einem Rechen bei einer Anströmgeschwindigkeit von 0,8 m/s (aus Lehmann et al. 2021b mit veränderten Bildern aus Adam et al. 1999 und Schwevers und Adam 2020): (a) Impingement eines Aals; (b) Subcarangiforme Fische in gleicher Situation..... 79

Abbildung 2.23: Stark vereinfachte Kräftebetrachtung am Fischkörper: (a) Seitenansicht; (b) Draufsicht einer undulierenden Bewegung – Zerlegung des Körpers in Antriebselemente zur Veranschaulichung des Schubes als Teil der Reaktionskraft aus der Beschleunigung einer virtuellen Wassermasse basierend auf der Theorie von Lighthill (verändert nach Webb 1984b).....	80
Abbildung 2.24: Schwimmtunnel-Respirometer: (a) „Brett type“ Schwimmtunnel; (b) „Blažka type“ Schwimmtunnel (in Anlehnung an Beamish 1978; Enders und Scruton 2006) ; (c) Foto eines neueren Schwimmtunnel-Modells im Einsatz (mit Genehmigung von Höntzsch GmbH & Co. KG 2023).....	81
Abbildung 2.25: Zum Zusammenhang zwischen Antriebseffizienz η_p und der Strouhalzahl St_F : (a) Wirbelerzeugung im Nachlauf durch Schwanzflossenschlag und Darstellung relevanter Parameter zur Bestimmung von St_F (in Anlehnung an Eloy 2012); (b) Grafische Darstellung (nachgezeichnet aus Triantafyllou et al. 1991 und Floryan et al. 2018)	83
Abbildung 2.26: Strategien zum Verharren (oben links) oder zur energieeffizienten Fortbewegung (oben rechts); es sollte dabei stets berücksichtigt werden, dass Wirbel dreidimensionale Strukturen darstellen (unten), sodass manche Strukturen zwar in einer Ebene Ähnlichkeiten zeigen, jedoch in anderen Ebenen völlig andere Ausprägungen aufweisen können. Des Weiteren ist das Geschwindigkeitsprofil der Wirbelbewegungen (ohne mittlere Strömungskomponente) für die Hauptströmungsrichtung für die Wirbelstraße hinter einem Halbzylinder und einem schwimmenden Fisch dargestellt. Hierbei wird deutlich, warum Fische hinter Zylindern mittig und im Diamantmuster seitlich versetzt schwimmen: um die Rotationsrichtung der Wirbel zum Vortrieb zu nutzen. (Zusammenstellung in Anlehnung an Abbildungen aus Eloy 2012; Lehmann et al. 2021b; Liao 2007; Weihs 1973a; Weihs 1973b).....	86
Abbildung 2.27: Geschwindigkeits-Fatigue-Kurven: (a) Ursprünglich für den Lachs und die Forelle aufgestellte Kurve von Brett (1964) mit Daten aus Bainbridge (1960; 1962), die u.a. von Beamish (1978), Webb (1975) und Wu et al. (1975) übernommen wurde; (b) „universale Kurve“ mit nicht maßstäblicher Ordinate in Anlehnung an Dumont et al. (2005); (c) oft bei der Auswertung von Messdaten oder numerischen Simulationen verwendete ethohydraulische Farbskala nach Adam und Lehmann (2011) – vgl. Abbildung 2.19	89
Abbildung 2.28: Vereinfachte Übersicht zum Ablauf des kameragestützten Trackingprozesses und den verschiedenen Kameratechnologien (leicht verändert aus Lehmann et al. 2021b)	97
Abbildung 3.1: Bewegung eines Teilchens auf seiner Bahnlinie.....	103
Abbildung 3.2: Beispiel für die im Geschwindigkeitsgradienten enthaltenen Anteile für Scherung und Rotation aufgrund seiner Asymmetrie	103
Abbildung 3.3: Veranschaulichung der vier reinen Bewegungsformen nach Stokes (1845)	105
Abbildung 3.4: Darstellung des Massenstroms an einem infinitesimal kleinen Volumenelement	106
Abbildung 3.5: Getrennte Betrachtung der Massenströme in Richtung der kartesischen Koordinatenachsen über einen Zeitraum dt an einem infinitesimal kleinen Volumenelement.....	107
Abbildung 3.6: Wirkende Kräfte an einem infinitesimal kleinen Volumenelement: allgemeine Benennung der Komponenten (links) und beispielhafte Darstellung der in x-Richtung wirkenden Spannungen (analog auch für y- und z-Richtung); der Gradient der Spannungen über das Volumenelement ergibt sich durch Subtraktion der gegenüberliegenden Seiten (rechts)	109
Abbildung 3.7: Vereinfachte Darstellung zur Reynoldszerlegung und zur turbulenten Fluktuation: Die Wirbel werden konvektiv mit der Strömung (hier von links nach rechts) transportiert und verringern (oder erhöhen) lokal die mittlere Geschwindigkeit zum Zeitpunkt t	113

Abbildung 3.8: Korrelation zwischen zwei simultan gemessenen Zeitreihen am selben Ort: Die Autokorrelation ergibt sich durch Korrelation eines Signals mit sich selbst $i = j$ und die Kreuzkorrelation aus zwei verschiedenen Signalen (z.B. unterschiedliche Geschwindigkeitskomponenten) $i \neq j$.	116
Abbildung 3.9: Grafische Darstellung der Korrelationen und Korrelationsfunktionen (hier einseitig) am Beispiel einer dreidimensionalen ADV-Geschwindigkeitsmessung (siehe Abschnitt 4.2.1); Es zeigt sich, dass aufgrund der Kombinationsmöglichkeiten für dreidimensionale Geschwindigkeitsmessungen meist Korrelationsmatrizen (je 9 Werte als 3x3-Matrix) resultieren. Der Zeitversatz ist für die bessere Darstellung größer als Δt gewählt worden und die Abbildungen sind auch in normierter Form als R_{ij} möglich.	119
Abbildung 3.10: Zur Taylorhypothese: (a) Gegenüberstellung der zeitlichen (oben) und räumlichen (unten) Messung an einem stark vereinfachten Beispiel; (b) Beispiel zur Interpretation und Identifikation von Wirbeln in realen Messdaten ((b) in Anlehnung an Admiraal 2017)	121
Abbildung 3.11: Charakteristisches, doppellogarithmisch aufgetragenes Spektrum der turbulenten kinetischen Energie: vom Energieeintrag auf großen Wirbelskalen über den Zerfallsprozess innerhalb der Kaskade bis hin zur Umwandlung der Bewegungsenergie in Wärme	123
Abbildung 3.12: Beispiele für kohärente Strukturen: (a) Typische Wirbelstrukturen hinter einem Quader (leicht verändert nachgezeichnet aus Lacey und Rennie 2012 und Martinuzzi und Tropea 1993); (b) Turbulenzentwicklung an der Wand in Abhängigkeit der Reynoldszahl – je höher die Geschwindigkeit, desto schmaler die Strukturen (leicht verändert nachgezeichnet aus Robinson 1991)	125
Abbildung 3.13: Beispiel für die Grenzschichtentwicklung längs eines Tragflügelprofils (in Anlehnung an Siekmann 2000)	126
Abbildung 3.14: Geschwindigkeits- und Druckverlauf bei der Umströmung eines strömungsgünstigen Profils: Entscheidend für den Druckwiderstand sind die Bereiche II und V und für den Reibungswiderstand die Bereiche III und IV (in Anlehnung an Siekmann 2000; Surek und Stempin 2017).	132
Abbildung 3.15: Zur Ermittlung des Widerstands: (a) Bestimmung des Reibungs- und Druckwiderstands auf einzelne Oberflächenelemente; (b) Beispiel aus Lucas et al. (2020) zur Druckkraft auf einen schwimmenden Fischkörper und deren Wirkung als Schub oder Widerstand – zur Berechnung des Gesamtwiderstands müssen entsprechend (a) nur die in Richtung der ungestörten Anströmung verlaufenden Komponenten berücksichtigt werden.	132
Abbildung 3.16: Vier etablierte Strömungsmessgeräte für den wasserbaulichen Labor- und Freilandeinsatz (aus Lehmann et al. 2021b)	139
Abbildung 3.17: Beispielbilder zur qualitativen Beschreibung der Strömung: (a) Die Fäden der Fadenharfe folgen der Strömung und machen damit den Verlauf sichtbar; (b) Ablagerungen in bestimmten Bereichen des Versuchsaufbaus deuten auf geringe Geschwindigkeiten hin; (c) Sichtbarmachung der Oberflächenströmung durch Zugabe von Papierschnipseln als Tracerpartikel; (d) Zugabe von Rotebeetesaft als Farbtracer zur Veranschaulichung der Wirbelstraße hinter einem umströmten Zylinder.	140
Abbildung 3.18: Beispiele bioinspirierter Strömungsmesssonden (TalTech, Fuentes-Pérez 2019)	142
Abbildung 3.19: Beispiele für verschiedene Arten der Visualisierung von Messdaten	144
Abbildung 3.20: Wesentliche Schritte der numerischen Strömungssimulation	147
Abbildung 3.21: Übersicht zu verschiedenen Turbulenzmodellen (in Anlehnung an Inhalte von Ghaib 2019; Herwig und Schmandt 2015)	149
Abbildung 3.22: Empfehlung zur Wahl der Einström- und Ausströmrandbedingung als „X-Form“	150
Abbildung 4.1: Versuchseinrichtung im wasserbaulichen Forschungslabor: (a) Blick auf die 40m-Rinne inkl. Zelt zur Abdunkelung; (b) Wasserkreislauf der Laborrinne (HB =	

- Hochbehälter, P_{mob} = mobile Pumpe); (c) Positionierung des Untersuchungsbereichs entlang der x-Koordinaten in Rinnenlängsrichtung 156
- Abbildung 4.2:** Tierversuchseinrichtungen: (a) Langstrombecken mit Notbelüftungssystem; (b) Einteilung eines Kompartiments mit außen angebrachter Information über Haltung und Versuchseinsatz; (c) Einsetzen von Flussbarschen in den durch ein Gitter abgegrenzten Startbereich zur Gewöhnung der Tiere an die Strömung 157
- Abbildung 4.3:** Versuchsssetup mit Schrägrechen im Winkel von 55° (a) und 30° (b) zur Anströmung sowie Abbildung des gewählten Koordinatensystems: entwickeltes digitales 3D-Modell des Versuchs (oben); Untersuchungsraaster in der Draufsicht (Mitte) und das reale Modell im Labor ohne Wasser (unten). Die Rechenstäbe besitzen eine Dicke von 8 mm sowie einen Abstand von 18 mm zueinander (lichte Weite). Die x-Koordinatenwerte zur Verortung entlang der Rinnenlängsachse sind mittig angetragen. 158
- Abbildung 4.4:** Einsatz des ADVs in der Ausführung als „downward looking Probe“ mit roter Markierung als Indikator für die x-Richtung: (a) Koordinatensystem für die interne Transformation der Geschwindigkeitskomponenten; (b) Messvolumen unterhalb des Transmitters und beispielhafte Darstellung der empfangenen Beams 1 und 3 (analog für Beam 2 und 4 senkrecht zur Bildebene); (c) Gemessene Geschwindigkeitskomponenten v_{B1} und v_{B3} zur Berechnung von v_x und v_{z1} (analog für v_{B2} und v_{B4} senkrecht zur Bildebene, aus denen v_y und v_{z2} bestimmt werden); durch die zweifache Dopplerverschiebung verläuft die gemessene Geschwindigkeit in Richtung der Winkelhalbierenden zwischen Transmitter und Receiver im Winkel von 15° zur Lotrechten; (d) Einsatz des Vectrinos im wasserbaulichen Forschungslabor der TU Darmstadt (Zeichnungen in Anlehnung an Doroudian et al. 2010; Lohrmann et al. 1995; Nortek AS 2017) 160
- Abbildung 4.5:** Vereinfachtes Prinzip der Bestimmung der Geschwindigkeit in Richtung der Winkelhalbierenden zwischen Transmitter und Receiver auf Basis der Phasenverschiebung zwischen den beiden empfangenen Pulsen. Linker Teil: Darstellung der 2D-Ebene (zwei Receiver); Rechter Teil: Darstellung der Pulse und Ermittlung der Phasenverschiebung für nur einen Receiver (stark verändert, aber in Anlehnung an Zippel et al. 2021) 161
- Abbildung 4.6:** Arten- und Größenspektrum der neun an der TalTech entwickelten Fischsinnessonden (links) und beispielhafte 3D-Modelle mit Erläuterungen zum Aufbau und der Sensorik (rechts, in Anlehnung an Lehmann et al. 2021b) 165
- Abbildung 4.7:** Neun verschiedene FSS im Überblick (links) sowie Gründling-, Flussbarsch- und Rotaugen-FSS mit ihrem zugehörigen realen Fisch-Pendant kurz vor dem Start der ethohydraulischen Tests (rechts) 167
- Abbildung 4.8:** Vereinfachte eindimensionale Darstellung (in x-Richtung) einzelner Druckanteile entlang einer Stromröhre (Atmosphärendruck nicht maßstäblich); Veranschaulichung des Gesamtdrucks als strömungsmechanischer Druck bei der FSS-Messung in der Stromröhre an Stelle 1 und des theoretischen Gesamtdrucks in der Stromröhre an Stelle 2 170
- Abbildung 4.9:** Gegenüberstellung der in der FSS verwendeten MEMS-Sensorik (oben mit vereinfachten Funktionsprinzipien; Drucksensoren in Anlehnung an Boyn 2019) und den Sinnesorganen eines Fisches (unten, Erläuterungen in Abschnitt 2.2): der physikalisch adäquate Reiz der Sinneszelle bzw. das Messprinzip der FSS-MEMS-Sensorik sind hellblau hinterlegt und darunter wird der „gemessene“ Parameter genannt. Das vereinfachte Funktionsprinzip der MEMS-Sensoren wurde jeweils nur in einer Raumrichtung dargestellt. 172
- Abbildung 4.10:** Voranalyse mit FSS und ADV in variablen Abständen zueinander: Stationäre Messung in einem Querschnitt mittig in der Laborrinne (in Anlehnung an Bensing et al. 2022d) 174
- Abbildung 4.11:** Messraaster für die stationäre Messung mit ADV und FSS beim 55° und 30° Rechen mit drei verschiedenen FSS: Aufgrund der Größe der Sonden ergeben sich

unterschiedliche Messraster, die durch die roten Zellen (Messung in Zellmitte) dargestellt werden.	175
Abbildung 4.12: Messung in drei Ebenen über der Sohle, in der sich die Fische bei den Lebendtierversuchen hauptsächlich aufhielten – hier am Beispiel der Gründling-FSS sowie simultaner Messung mit dem ADV: (a) Minimale Höhe – für FSS 2 bei 1 cm; (b) 6 cm über der Sohle; (c) 13 cm über der Sohle.....	176
Abbildung 4.13: Rastermessungen mit schräg zur Hauptströmung ausgerichteter Sonde: (a) 60° zur Hauptfließrichtung (definierte x-Achse) ausgerichtete Rotaugen-FSS in der leeren Laborrinne unmittelbar vor Start der Messungen; (b) Ausrichtung der Sonden in Bezug zur Hauptströmung und dem Schrägrechen (Fischkörper nicht maßstäblich)	176
Abbildung 4.14: Setups mit bewegter FSS entlang der roten Pfade: (a) Messwagengesteuerte Bewegung der FSS 8 entlang des definierten Messrasters (die Reichweite des Messwagens konnte nicht das gesamte Feld abdecken); (b) Manuelle Bewegung der FSS 2 in parallelen Bahnen zum Rechen	178
Abbildung 4.15: Einfache Konstruktion zur Bewegung der FSS 2 entlang des Schrägrechens: Mithilfe eines Seils wird die Profilkonstruktion einschließlich der daran befestigten Sonde langsam entlang des Rechens bewegt: (a) Vor der Messung in der trockenen Laborrinne in 30 cm Abstand über der Sohle; (b) Versuchsdurchführung mit gefüllter Laborrinne	179
Abbildung 4.16: Freilandeinsatz an der WKA Auer Kotten: a) Drohnenaufnahme des Kraftwerks, des Kraftwerkskanals und des Mutterbetts; b) Unterwasseraufnahme beim Einsatz der FSS; c) Vorbereitung der Messungen; d) Anbringung der Messgeräteaufhängung auf der Laufschiene des Rechenreinigers; e) Nahaufnahme der FSS vor dem Messeinsatz mit Ausrichtung in Hauptströmungsrichtung im 30° Winkel zum Fischschutzrechen (Fotos: B. Lehmann; Aufnahmetag: a) 28.06.2021; b) bis e) 09.03.2022)	180
Abbildung 4.17: Details zur Messdurchführung der FSS an der WKA Auer Kotten.....	181
Abbildung 4.18: Vereinfachte Darstellung der Verarbeitung von ADV-(links) und FSS-Messdaten (rechts) mit Darstellung der Überschneidungsbereiche: während der Messung (oben), Verarbeitung der aufgezeichneten Daten (Mitte) und Visualisierung (unten)	182
Abbildung 4.19: Wesentliche Grundlagen und Eigenschaften des Modellaufbaus in OpenFOAM (Darstellung in ParaView)	184
Abbildung 4.20: Gegenüberstellung der resultierenden Geschwindigkeit bzw. des Betrags der Geschwindigkeit von ADV-Rastermessung (links) und 3D-HN-Simulation (rechts); 30° Rechen bei hydraulischem Setup H2 und Betrachtung der Ebene E3 (13 cm über der Sohle der Laborrinne)	187
Abbildung 4.21: Gegenüberstellung der resultierenden Geschwindigkeit bzw. des Betrags der Geschwindigkeit von ADV-Rastermessung (links) und 3D-HN-Simulation (rechts); 55° Rechen bei hydraulischem Setup H2 und Betrachtung der Ebene E3 (13 cm über der Sohle der Laborrinne)	187
Abbildung 4.22: Gegenüberstellung der turbulenten kinetischen Energie k von ADV-Rastermessung (links) und 3D-HN-Simulation (rechts); 30° Rechen bei hydraulischem Setup H2 und Betrachtung der Ebene E3 (13 cm über der Sohle der Laborrinne)	188
Abbildung 4.23: Gegenüberstellung der turbulenten kinetischen Energie k von ADV-Rastermessung (links) und 3D-HN-Simulation (rechts); 55° Rechen bei hydraulischem Setup H2 und Betrachtung der Ebene E3 (13 cm über der Sohle der Laborrinne)	188
Abbildung 4.24: Wesentliche Punkte bei der Vorbereitung und der Durchführung der Lebendtierversuche (ohne Anspruch auf Vollständigkeit)	190
Abbildung 4.25: Eindrücke der Elektrofischung an der Nidda bei Frankfurt-Höchst (links) und an der Kahl bei Alzenau (rechts, Foto: Thomas Kemper); auch Tiere, die nicht für die Versuche geeignet waren, wurden zur allgemeinen Bestandsaufnahme für die Behörden protokolliert.....	191

Abbildung 4.26: Verwendete Kamerasysteme: Seitlich der Rinne im Beobachtungsbereich positionierte Kameras (links) und Unterwasserkameras (rechts) mit darunter angeordneten Eindrücken einzelner Aufzeichnungen.....	194
Abbildung 5.1: Geschwindigkeitsreduktion vor der FSS: (a) absoluter Geschwindigkeitsverlauf vor verschiedenen FSS für das hydraulische Setup H2; (b) Darstellung des Setups (siehe auch Abschnitt 4.3.2); (c) normalisiertes Geschwindigkeitsprofil für alle hydraulischen Setups (entsprechend Gleichung 5.1).....	198
Abbildung 5.2: Konvektiver Signaltransport zwischen ADV und FSS: Die Strömung verläuft hier von rechts nach links, sodass das aus turbulenten Fluktuationen bestehende Signal (gleicher Signalabschnitt blau hinterlegt) zunächst das ADV und um den Zeitversatz τ später die FSS passiert.	199
Abbildung 5.3: Kreuzkorrelationen zwischen den ADV-Geschwindigkeitsdaten in x-Richtung (v_x) und den FSS-Druckdaten des mittleren Sensors (p_c) beispielhaft für die Gründling-Sonde (FSS2): (a) dreidimensionale Darstellung der Korrelationen mit Andeutung des Zeitversatzes zwischen ADV und FSS; (b) Konturdarstellung (Draufsicht von (a)); (c) Veranschaulichung der Datengrundlage mit den jeweils korrelierten Parametern in orange-brauner Farbe (wird in den folgenden Abbildungen stets mit dargestellt)	200
Abbildung 5.4: (a) Kreuzkorrelationsfunktionen für v_x und p_c und (b) die daraus über die zurückgelegte Strecke (räumlich) gemittelten Geschwindigkeiten gegenübergestellt mit den zeitlich gemittelten Geschwindigkeiten der ADV-Messung.....	201
Abbildung 5.5: Übersicht der Maxima der Korrelationsfunktionen sowie parabelförmige Extrapolation der Daten aufgetragen über die Entfernung zur Nasenspitze bzw. zum mittigen Drucksensor der FSS; Gleichungen sowie das Bestimmtheitsmaß sind in der Legende zu finden. Die fehlerhaften Messungen der defekten FSS (siehe Anhang A.5) sind nicht mit abgebildet.....	203
Abbildung 5.6: Kreuzkorrelationen zwischen den ADV-Geschwindigkeitsdaten in x-Richtung (v_x) und den FSS-Druckdaten des linken Sensors (p_l) der FSS2: (a) dreidimensionale Darstellung der Korrelationen in verschiedenen Abständen d ; (b) zweidimensionale Konturdarstellung.....	205
Abbildung 5.7: Kreuzkorrelationen zwischen den ADV-Geschwindigkeitsdaten in y-Richtung (v_y) und den FSS-Druckdaten des linken Sensors (p_l) der FSS2: (a) dreidimensionale Darstellung der Korrelationen in verschiedenen Abständen d ; (b) zweidimensionale Konturdarstellung.....	206
Abbildung 5.8: Kreuzkorrelationen zwischen den ADV-Geschwindigkeitsdaten in y-Richtung (v_y) und den FSS-Druckdaten des rechten Sensors (p_r) der FSS2: (a) dreidimensionale Darstellung der Korrelationen in verschiedenen Abständen d ; (b) zweidimensionale Konturdarstellung.....	206
Abbildung 5.9: Kreuzkorrelationen zwischen den ADV-Geschwindigkeitsdaten in y-Richtung (v_y) und dem bilateralen Druckgradienten zwischen dem linken und dem rechten Sensor ($p_l - p_r$) von FSS2: (a) dreidimensionale Darstellung der Korrelationen in verschiedenen Abständen d ; (b) zweidimensionale Konturdarstellung (Draufsicht von (a)); (c) zweidimensionale Frontansicht von (a) zur besseren Identifikation der Maxima.....	207
Abbildung 5.10: Regressionsgeraden der zeitgemittelten y-Komponente der Geschwindigkeit in Abhängigkeit von dem zeitgemittelten bilateralen Druckgradienten der FSS; Randbedingungen sind jeweils in und über den Diagrammen genannt/abgebildet und die Sonde war stets positiv rheotaktisch entgegen der x-Koordinatenachse ausgerichtet: (a) und (b) zeigen die Ergebnisse der unabhängigen Messung von FSS und ADV, die zu unterschiedlichen Zeiten getrennt voneinander durchgeführt wurden; (c) und (d) zeigen die Ergebnisse der simultanen Messungen, bei der das ADV 1 cm vor der FSS angeordnet war.....	210
Abbildung 5.11: Zusammenhang des zeitgemittelten bilateralen Druckgradienten und der y-Komponente der Geschwindigkeit der Messungen mit der FSS2 für alle Ebenen	

	für den (a) 55° Rechen mit insgesamt 255 Messpunkten über drei Ebenen und den (b) 30° Rechen mit insgesamt 354 Messpunkten.....	212
Abbildung 5.12:	Linearer Zusammenhang des bilateralen Druckgradienten mit der y-Komponente der Geschwindigkeit für einen größeren Wertebereich: (a) Nutzung der Daten von fünf Messungen (je 114 Messpunkte) mit der FSS8 mit unterschiedlichen Winkeln β zur Rinnenachse und einer unabhängigen ADV-Geschwindigkeitsmessung (insgesamt 570 Datenpunkte); (b) Definition des Gierwinkels und Umrechnung der Geschwindigkeitskomponenten	213
Abbildung 5.13:	Gegenüberstellung des Zusammenhangs der y-Geschwindigkeitskomponente (a) und des Gierwinkels (b) mit dem bilateralen Druckgradienten für die Ausrichtung der Sonde in x-Koordinatenrichtung in einem Versuchsssetup für drei verschiedene Sonden FSS2, FSS8 und FSS5	214
Abbildung 5.14:	Gegenüberstellung des Zusammenhangs der y-Geschwindigkeitskomponente (a) und des Gierwinkels (b) mit dem bilateralen Druckgradienten für Messungen mit der FSS8 mit unterschiedlichen Winkeln β zur Rinnenachse (5 mal 114 Messpunkte; inkl. eingezeichneter Hüllkurven).....	214
Abbildung 5.15:	Verlauf des Druckgradienten parallel zum Schrägrechen 30 cm oberhalb der Sohle und 15 cm oberstromig des Rechens mit der FSS 2 (Blick in Strömungsrichtung) im hydraulischen Setup H2: Der Rechenrahmen wurde durch vertikale, graue Streifen angedeutet. Blaue Bereiche zeigen einen Strömungsgradienten in Richtung des Bypasses ($p_r < p_l$) und rote Bereiche in entgegengesetzter Richtung ($p_r > p_l$). Als Glättungsfilter wurde der Savitzky-Golay-Filter (Fensterweite von 101 Werten, Polynom 3. Grades) eingesetzt und die originalen Messdaten sind als graue Linie im Hintergrund abgebildet: (a) Bewegung der FSS stromabwärts, parallel zum Rechen mit ca. -4 cm/s relativ zum Grund; (b) Bewegung der FSS stromaufwärts, parallel zum Rechen mit ca. +2,5 cm/s relativ zum Grund	217
Abbildung 5.16:	Verlauf des Druckgradienten mit zunehmendem Abstand (bezogen auf die Entfernung der Drucksensoren im Kopfbereich in x-Richtung) zum Rechen: Für die schwarze Filterlinie wurde eine große Fensterweite von 201 Werten gewählt, um die hohen Frequenzen besser herauszufiltern und den groben Verlauf deutlicher hervorheben zu können. Die Bewegungsrichtung ist bei allen dargestellten Tests stromabwärts.	218
Abbildung 5.17:	Gegenüberstellung der Verläufe des bilateralen Druckgradienten bei schnellerer Bewegung (Relativgeschwindigkeit parallel zum Rechen $v_{rel,\parallel}$) von zwei unabhängigen Messungen (a) und (b); die Fensterweite des Filters beinhaltet 101 Werte. Zusätzlich wurde mithilfe der y-Komponente der Bewegungsgeschwindigkeit ($v_{rel,\parallel} \cdot \sin(30^\circ)$) entsprechend Gleichung 5.5 ein angenäherter Bias bestimmt.	219
Abbildung 5.18:	Messungen mit der FSS 8 in Ebene E2 für das hydraulische Setup H2: (a) Ergebnisse der stationären, zeitgemittelten Rastermessung; die gestrichelte Linie deutet den Bereich an, der aufgrund der begrenzten Reichweite des Messwagens bei der bewegten Messung nicht gemessen werden konnte; (b) Ergebnisse der bewegten, räumlich gemittelten Rastermessung (ca. 9 mm/s), bei der die Messdaten in 10 cm x 10 cm große Zellen eingeteilt wurden (aus Bensing et al. 2022c)	220
Abbildung 5.19:	Gegenüberstellung der gemessenen Druck- und Geschwindigkeitsfelder für den 55° Rechen mit dem 30° Rechen (hydraulisches Setup H2): Die schwarzen Punkte stellen die Messpunkte für Ebene E3 der Messsonde FSS 2 dar, für die bei der stationären Messung zeitgemittelte Werte bestimmt wurden. Während die Geschwindigkeiten in einer Konturdarstellung auf einer Ebene aufgetragen wurden, ist der gemittelte Druck des linken und rechten Sensors nullpunktverschoben als Ebene im Raum abgebildet und zeigt anschaulich das vorhandene Potential.....	221
Abbildung 5.20:	Zur Kraftwirkung beim Gieren entlang eines Schrägrechens: (a) Strömungsvisualisierung mit der Fadenharve zur Demonstration, dass keine	

- tangential zum 30° Rechen wirkende Geschwindigkeit sichtbar ist; (b) Erläuterungen zur Kraftwirkung aufgrund der bilateralen Druckdifferenzen bei der An- und Umströmung für drei unterschiedliche Positionen und Anströmsituationen (stark vereinfachte Darstellung) 229
- Abbildung 5.21:** Ethohydraulische Tests mit Flussbarschen am 55° Rechen: Impingement eines Flussbarsches, der sich nicht mehr selbstständig vom Rechen lösen konnte; die senkrecht zum Rechen bzw. dem Fischkörper wirkende Anpresskraft F_n ist so groß, dass die zum Rechen tangential, auf den Fischkörper wirkende Kraft F_t aufgrund der kleinen Angriffsfläche nicht ausreicht, um den Fisch in Richtung Bypass zu verschieben. 230
- Abbildung 5.22:** Bow-riding vor den Stützen eines Schrägrechens: Döbel (a und b), dessen Rücken aufgrund seiner Größe über die Sohlschürze hinausragt, und Gründlinge (c), die trotz der durchgehend hohen Sohlschürze die Bereiche vor den Stützen zum Verharren aufsuchen; womöglich nutzen die Gründlinge auch zusätzliche Strömungseffekte, um sich an den Grund zu heften. Die Fische zeigten in diesen Bereichen kaum Bewegungen der Kaudale und des Körpers. 244
- Abbildung 5.23:** Verlust der Stabilität eines Gründlings: (a) Absonderung aus der Gruppe und Nicken, um vor der Stütze in der Wassersäule aufzusteigen; (b) Verlust der Stabilität; (c) durch die beschleunigte Strömung (Druckabfall) wird der Fisch durch die Rechenstäbe gesaugt..... 244
- Abbildung 5.24:** Entraining eines Rückkehrer-Gründlings seitlich und leicht stromab hinter einer Stütze..... 245
- Abbildung 5.25:** Wandhalten (und Bow-riding) vor dem Leitblech: (a) Döbel; (b) Flussbarsch mit überlagerten Geschwindigkeitsvektoren und Konturdarstellung (ADV-Messdaten); Blautöne stehen für niedrige und Rottöne für hohe Geschwindigkeiten, sodass ein Gradient in Richtung des ersten Rechenfeldes zu erkennen ist. 245
- Abbildung 5.26:** Bow-riding, Impingement und positiv-rheotaktisch ausgerichtetes Wandfolgen von Flussbarschen (a) sowie Wandfolgen einer Gruppe Gründlinge bei der Abwanderung (b und c)..... 246
- Abbildung 5.27:** Beispiel für einen leicht gierenden Döbel am 55° Schrägrechen; die Strömungsrichtung ist durch den weißen Pfeil dargestellt (in Anlehnung an Lehmann et al. 2021b) 246
- Abbildung 5.28:** Schwarmverhalten von Gründlingen: (a) Senkrecht Lösen von der Rechenfläche (jedoch keine senkrechte Körperausrichtung zum Rechen) und Schwimmen in Reihe; (b) Ansätze eines Diamantmusters 247
- Abbildung 5.29:** Stromlinien für dieselbe Strömungssituation, jedoch aus der Sicht zweier unterschiedlicher Bezugssysteme unter der vereinfachten Annahme einer Potentialströmung sowie Vergleich mit den Stromlinien der Geschwindigkeit und des Druckgradienten am Schrägrechensetup: (a) Bezugssystem Erde (fester Beobachter) – Strömungsgeschwindigkeit und Schwimmggeschwindigkeit sind entgegengesetzt gleich groß, sodass der Fisch sich anscheinend nicht fortbewegt (Halten der Position) und die Strömung sich bewegt; (b) Bezugssystem Strömung (mitbewegter Beobachter) – aufgrund des mitbewegten Beobachters scheint keine Strömung vorzuliegen und der Fisch bewegt sich mit seiner Schwimmggeschwindigkeit fort; (c) Stromlinien des Geschwindigkeitsfeldes im Schrägrechensetup (30°); (d) Stromlinien des Druckgradientenfeldes; die Abbildung zeigt die Ergebnisse der 3D-HN-Simulationen mit OpenFOAM (siehe Abschnitt 4.4). 254
- Abbildung 5.30:** Visualisierung des Q-Kriteriums am Schrägrechensetup (30°): es wird ersichtlich, wie sich die Änderung des Grenzwertes für die Isofläche des Q-Kriteriums auf die räumliche Ausbreitung der dargestellten Strukturen auswirkt 259

Abbildung 5.31: Q-Kriterium am Flachrechensetup: (a) Aufnahme eines luftziehenden Wirbels während der ethohydraulischen Versuche (Foto: Institut für angewandte Ökologie, IfÖ 2017); (b) Ermittlung des Q-Kriteriums anhand hydrodynamisch-numerischer Simulationen (mit Flow-3D® von Flow Science, Inc.; aus Heid 2017) 260

Tabellenverzeichnis

Tabelle 2.1:	Einteilung der Schwimmgeschwindigkeiten (Informationen aus Bainbridge 1960; Beamish 1978; DWA 2014; Enders und Scruton 2006; Videler 1993; Webb 1975; Webb 1994)	88
Tabelle 2.2:	Auflistung der Beobachtungstechniken zum Fischverhalten im Labor und Freiland mit Nennung möglicher Einsatzbereiche; x = möglich; (x) = unter bestimmten Voraussetzungen oder eingeschränkt möglich; „leer“ = nicht möglich; kr = kleinräumig bzw. unter Laborbedingungen möglich (leicht verändert nach Lehmann et al. 2021b)	93
Tabelle 3.1:	Erläuterungen zu verschiedenen Arten der Diskretisierung in der Strömungsmechanik	135
Tabelle 3.2:	Übersicht zu verschiedenen Geschwindigkeitsmessgeräten mit unterschiedlicher räumlicher und zeitlicher Auflösung und Ausdehnung (Abtaste nach Aberle et al. (2017): gering = nur statistische Analyse möglich; hoch = Auswertung turbulenter Charakteristika möglich; mittel = unsicher).....	138
Tabelle 4.1:	Auflistung der Dimensionen sowie der Frontansicht der verschiedenen FSS.....	166
Tabelle 4.2:	Ausgabeparameter der FSS, Bezeichnung der Drucksensoren und zugehöriges Koordinatensystem der inertialen Messeinheit (IMU)	167
Tabelle 4.3:	Auflistung der drei verwendeten hydraulischen Setups mit Aufschlüsselung aus welchen Zuflussanteilen sich der Durchfluss jeweils zusammensetzt	173
Tabelle 4.4:	Kraftwerksdaten zur WKA Auer Kotten nach Adam et al. (2019b)	179
Tabelle 4.5:	Übersicht der per Elektrofischerei gefangenen Versuchstiere mit Angaben zur Herkunft und unter Einteilung in zwei verschiedene Größenklassen	192
Tabelle 4.6:	Übersicht zu den durchgeführten Messungen.....	195
Tabelle 5.1:	Gegenüberstellung von gemitteltem Druck mit dessen zeitlichen Fluktuationen und deren möglichen Wirkungen auf einen Fisch; die Begriffe „räumlich“ und „zeitlich“ sind auf das feste Referenzsystem eines äußeren Beobachters bezogen... 225	225
Tabelle 5.2:	Begriffsdefinitionen für die Beschreibung möglicher Rheoreaktionen mit v_i = Strömungsgeschwindigkeit, v_F = Schwimmgeschwindigkeit des Fisches, v_{rel} = Relativgeschwindigkeit des Fisches bezogen auf die feste Umgebung (sozusagen die Geschwindigkeit des Fisches, die ein Beobachter von außen wahrnimmt), v_{rheo} = rheoaktive Geschwindigkeit, v_{sprint} = Sprintgeschwindigkeit (die ein Fisch nur für wenige Sekunden aufrechterhalten kann, siehe Abschnitt 2.4.4)	235
Tabelle 5.3:	Allgemeine Verhaltenskategorien, die für die Ethohydraulik relevant sein können (nicht abschließend)	236
Tabelle 5.4:	Beispiele für die Spezifizierung verschiedener Verhaltensweisen bei der Fortbewegung, die im Rahmen der Ethohydraulik eine Rolle spielen können. Eine Basis stellt oft die Rheoreaktion dar, weshalb diese nicht separat gelistet ist. Welche Verhaltensweisen auch als eigene Schwimmart deklariert werden können oder wo es möglicherweise Überschneidungen gibt, bleibt noch zu klären.	237
Tabelle 5.5:	Eingangsparameter und Ergebnisse der statistischen Analyse zwischen unterschiedlichen Testsetups am Beispiel eines Rechensetups; „kontinuierlich“ bezieht sich in diesem Fall auf den Variablenwert selbst.....	249
Tabelle 5.6:	Eingangsparameter und Ergebnisse der Bewegungsanalyse innerhalb eines einzelnen Tests am Beispiel eines Rechensetups; „kontinuierlich“ bezieht sich in diesem Fall auf den Variablenwert selbst; die kontinuierlichen, multidimensionalen Variablen können damit auch eine Zuordnung zu räumlich diskreten Zellen besitzen.	250

Tabelle 5.7: Ethologische Parameter für die Auswertung der Bewegungsanalyse in drei Ebenen; hellblaue Felder heben Parameter (Verhaltensgradienten und -muster) hervor, die sich als vielversprechend erweisen und auf die zukünftig stärker fokussiert werden sollte. 252

Anhang

A.1	Verzeichnis englischsprachiger Begriffe.....	326
A.2	Gegenüberstellung von Messung und Simulation	331
A.3	Übersicht Tierversuche	336
A.4	Einfluss der Fischkörpergeometrie auf die Strömung.....	339
A.5	Kreuzkorrelationen: v_x (ADV) und p_c (FSS).....	344
A.6	Einseitige Autokorrelationen der Druckdaten von FSS2	354
A.7	Kreuzkorrelationen: p_c (FSS) und $p_{l/r}$ (FSS)	357
A.8	Kreuzkorrelationen: v_y (ADV) und $p_{l/r}$ (FSS)	358
A.9	Korrelationen der FSS3 (Barbe)	378
A.10	Bivariate Regressionen für E2 und E3	382
A.11	Literaturvergleich zur Turbulenzintensität	384

A.1 Verzeichnis englischsprachiger Begriffe

Für die internationale Forschung ist die Nutzung einer gemeinsamen Sprache relevant. Da es oft nicht einfach ist, den richtigen Begriff für den in Bearbeitung befindlichen Fachartikel zu finden, werden hier einige wichtige im Rahmen der Arbeit verwendete Fachbegriffe alphabetisch aufgelistet:

akustische Impedanz	acoustic impedance
afferenter Nerv (zu den Nervenzellen)	afferent nerve
Aktionspotential	action potential
amphidrom	amphidromous
anadrom	anadromous
Anströmgeschwindigkeit	approach velocity
Antrieb/Vortrieb	propulsion
Antriebsselement	propulsive element
Auftrieb(-skraft) - hydrodynamisch	lift (force)
Auftrieb(-skraft) - hydrostatisch	buoyancy (force)
Ausbreitungsgeschwindigkeit	propagation speed
Auslöser	trigger
Autokorrelation	autocorrelation
Bandpassfilter	band pass filter
Bauchflosse (Ventrale)	ventral fin
Brustflosse (Pektorale)	pectoral fin
Bugwelle	bow wake
Chemorezeption	chemoreception
Dauerschwimmgeschwindigkeit	sustained/cruising (swimming) speed
diadrom	diadromous
Dissipationsbereich	dissipation range (viscous subrange)
efferenter Nerv (zum Gehirn)	efferent nerve
Elektrorezeption	electroreception
Energiekaskade	energy cascade
Energieproduktion	injection of energy
entgegengerichteter Druckgradient	adverse pressure gradient
Epidermalneuromasten	superficial neuromasts
Erschöpfung, Ermüdung	fatigue
Fernfeld	far-field
Fernorientierung	distant orientation
Flossenstachel	fin ray
Fluid-Struktur Kopplung	fluid-structure interaction
Form-/Druckwiderstand	form/pressure drag
gesteigerte Schwimmgeschwindigkeit	prolonged (swimming) speed
Gangart bzw. Schwimmart bei Fischen	gait

Gewicht	weight
gieren	yaw
Gierwinkel	yaw angle
Grenzschicht (laminar/turbulent)	boundary layer (laminar/turbulent)
Grenzschichtablösung	flow separation
Gustation (Geschmacks..., adj: gustatorisch)	gustation (adj: gustatory)
Haftbedingung	no-slip condition
Hauptströmung(-sgeschwindigkeit)	bulk flow (velocity)
Hinterkante	trailing edge
Hochpassfilter	high pass filter
hydrodynamische Bildgebung	hydrodynamic imaging
hydrodynamische Kartierung	hydrodynamic mapping
hydrodynamische Wahrnehmung	hydrodynamic sensing
hydrometrischer Messflügel	mechanical current meter
hydrostatischer Druck	hydrostatic pressure
Impulsgleichung	momentum equation
Inertialbereich	inertial subrange
Innenohr	inner ear
Integrallängenmaß/Makro-Längenmaß	integral (length) scale
Kanalneuromasten	canal neuromasts
katadrom	catadromous
Kiemen	gills
Kiemendeckel	gill cover
Kinese	kinesis
kippen	tilting
Kopf	head
Kolmogorovs 5/3-Gesetz	Kolmogorov's -5/3 power law
Kontinuitätsgleichung	continuity equation
Kreiswellenzahl	angular wavenumber
Kreuzkorrelation	cross-correlation
kritische Schwimmggeschwindigkeit	critical (swimming) speed
Laborrinne	(laboratory) flume
laichen	spawn
Laichwanderung	reproductive/spawning migration
Leistungsdichtespektrum (LDS)	Power-Spectral-Density (PSD)
Leitströmung	attraction flow
Lichtrückenreflex	dorsal light response/reaction
logarithmisches Wandgesetz	law of the wall (manchmal auch: log-law)
magnetisch-induktives Strömungsmessgerät	electromagnetic current meter
Mechanoperzeption (reine Empfindung)	mechanosensation
Mechanorezeption (inkl. Bewertung)	mechanorezeption
Messdauer	sampling time

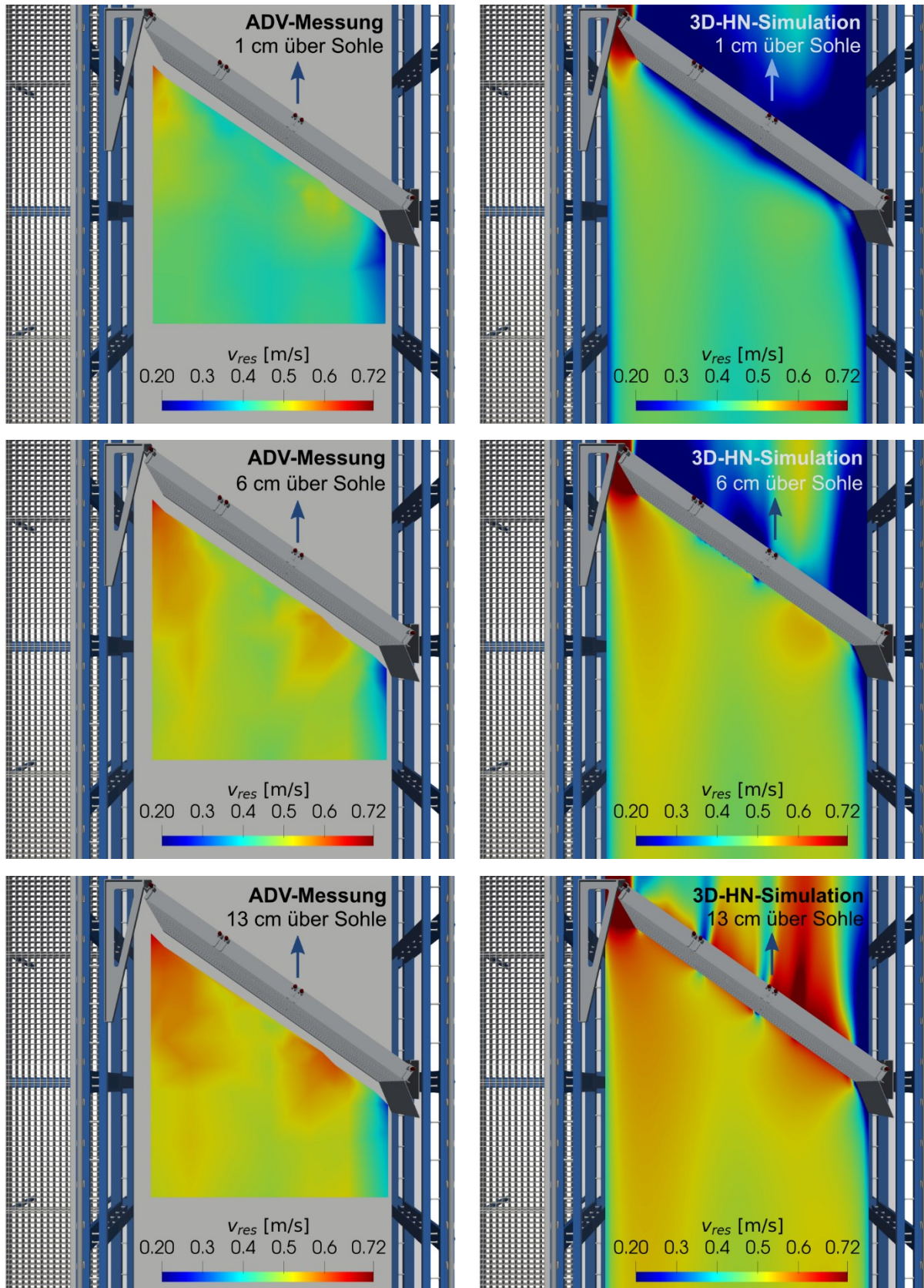
Messraster	measurement grid
Messvolumen	sampling volume
Mikro-/Kolmogorov-Längenmaß	micro Kolmogorov (length) scale
Mischungsschicht	mixing layer
Nachlaufströmung	wake flow
Nahfeld	near-field
Nahorientierung	proximate orientation
Nahrungssuche	foraging
Nahrungswanderung	feeding migration
Nahrungshabitat	feeding habitat
Neuromast	neuromast
nicken	pitch
numerisches Gitter	numerical grid
oberstromig/stromaufwärts	upstream
Olfaktion (Geruchs..., adj: olfaktorisch)	olfaction (adj: olfactory)
optomotorisch	optomotor
oszillierend	oscillatory
Otolithenorgane	otolithic organs
ozeanodrom	oceanodromous
Partikelgeschwindigkeit	particle velocity
potamodrom	potamodromous
Prägung	imprinting
räumlicher Geschwindigkeitsgradient	spatial velocity gradient
Rauschen	noise
Reaktionsraum	reactive region
Reibungswiderstand	friction drag
Reiz (Pl.: Reize)	stimulus (pl.: stimuli)
Reproduktion/Fortpflanzung	reproduction
Reproduktionshabitat	spawning habitat
Reynolds-gemittelte Navier-Stokes Gleichungen	Reynolds-averaged Navier-Stokes equations
Reynolds-Spannungstensor	Reynolds stress tensor
rezeptives Feld	receptive field
rollen	roll
Rückenflosse (Dorsale)	dorsal fin
Rumpf	trunk
Schalldruck	sound pressure
Schallgeschwindigkeit	speed of sound
Schallwellen	sound waves
Schreckreaktion	startle response
Schrittlänge (Strecke, die sich der Fisch bei einem Schwanzflossenschlag nach vorne bewegt)	stride length
Schub	thrust

Schwanz	tail
Schwanzflosse (Kaudale)	caudal fin
Schwanzschlagfrequenz	tail beat frequency
Schwimmlase	gas bladder
Schwimmgeschwindigkeit	swimming speed
Schwimmleistung	swimming performance
Schwimmwiderstand	swimming drag
schwoien (Schwingung entlang der Querachse)	sway
Seitenlinienorgan	lateral line organ
Signal-Rausch Verhältnis	signal-to-noise ratio
Sog	suction
solitäre chemosensorische Zellen	solitary chemosensory cells
spektrale Leistungsdichte	power spectral density
Sprintgeschwindigkeit	burst (swimming) speed
Staudruck	stagnation pressure
Staupunkt	stagnation point
Stoffwechsel	metabolism
Strömungsabriss	stall
tauchen (Schwingung entlang der Hochachse)	heave
Taxis	taxis
Taylor-Längenmaß	Taylor (length) scale
Tiefpassfilter	low pass filter
Totwiderstand	dead drag
Tragflügel	hydrofoil (bzw. bei Luft: airfoil)
Trägheitsbereich (Inertialbereich)	inertial subrange
Tropismus	tropism
turbulenter Nachlauf, Nachlaufströmung	wake
Überwinterungshabitat	wintering habitat (oft übersetzt mit: refuge habitat)
Überwinterungswanderung	wintering migration (oft übersetzt mit: migration to refuge)
undulierend	undulatory
unterstromig/stromabwärts	downstream
Vorderkante	leading edge
Vortrieb	thrust
Wanderung / Migration	migration
Wanderkorridor	migration corridor
Widerstand(-skraft)	drag (force)
Wirbel	eddy (größer, teils auch „Turbulenzballen“), oder vortex (in eher kleinerer Form)
Wirbelablösung	vortex shedding
Wirbelstärke / Vortizität	vorticity
Wirbelstraße	vortex street

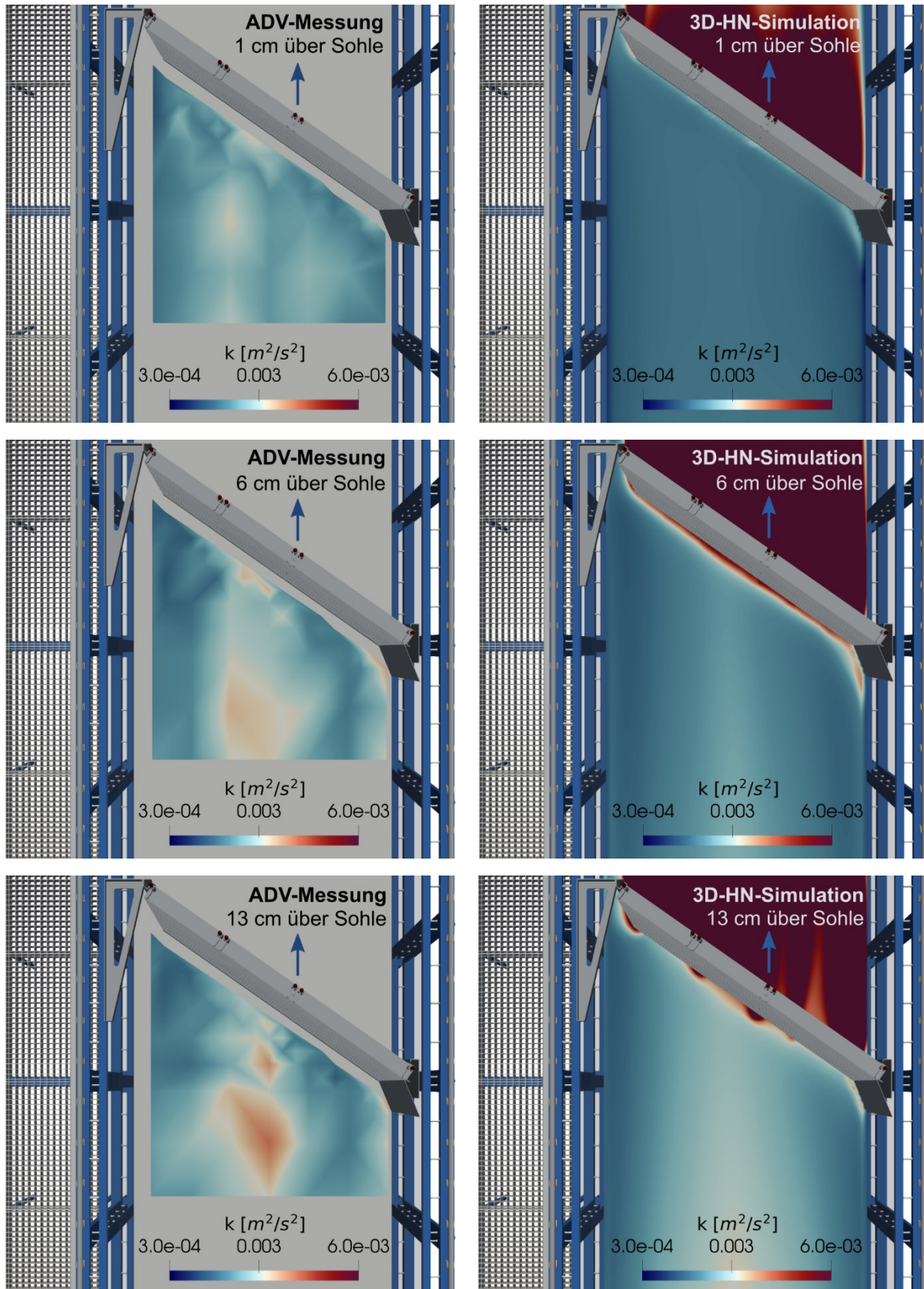
Wirbelstreckung	vortex stretching
Wirbeltransportgleichung	vorticity equation
Wirbelviskosität	eddy-viscosity
wogen (Schwingung entlang der Längsachse)	surge
Zeitversatz	time delay
Zeitreihe	time-series

A.2 Gegenüberstellung von Messung und Simulation

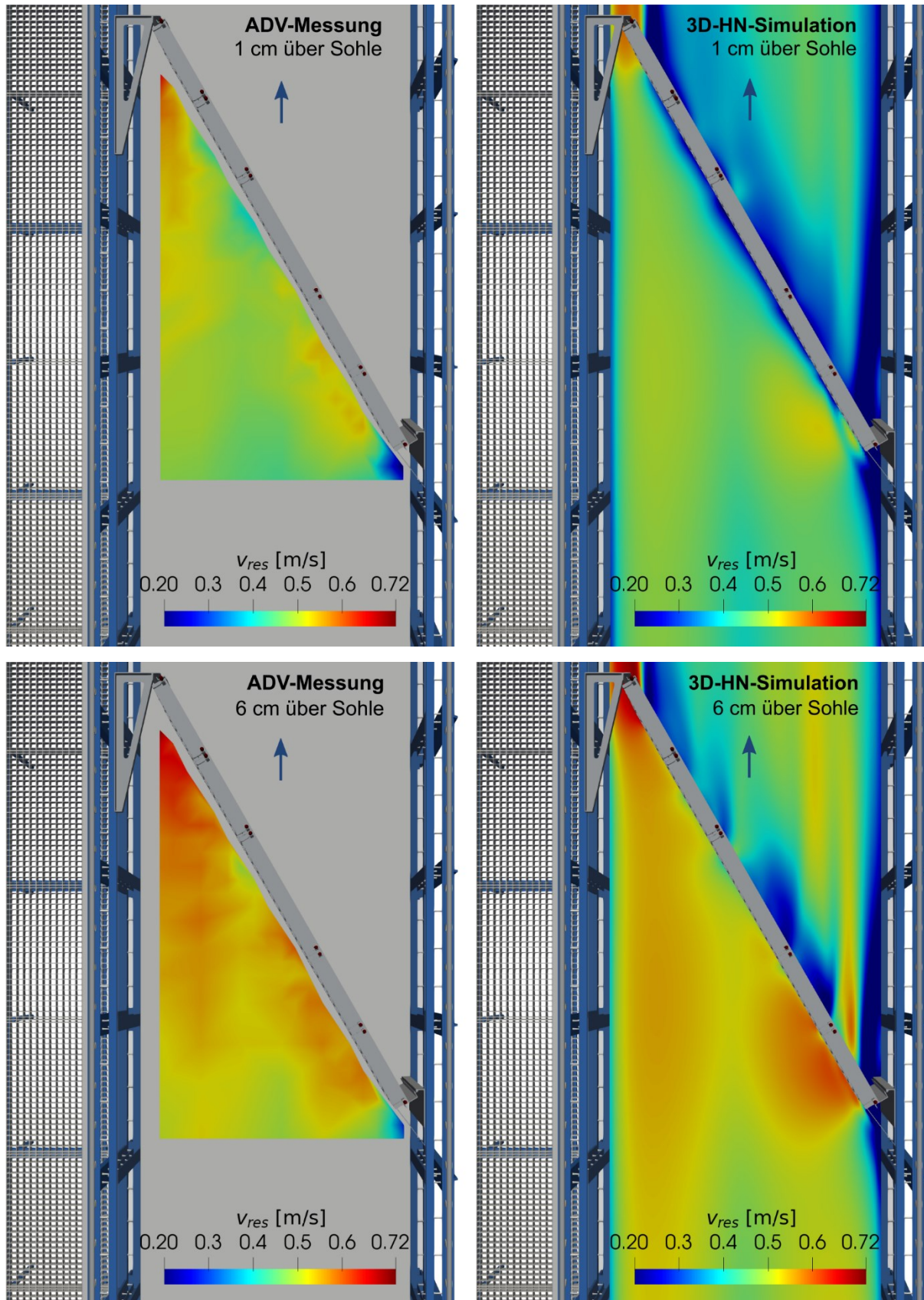
Gegenüberstellung der resultierenden Geschwindigkeit von ADV-Messung (links) und 3D-HN-Simulation (rechts); 55° Rechen bei hydraulischem Setup H2 in verschiedenen Ebenen:

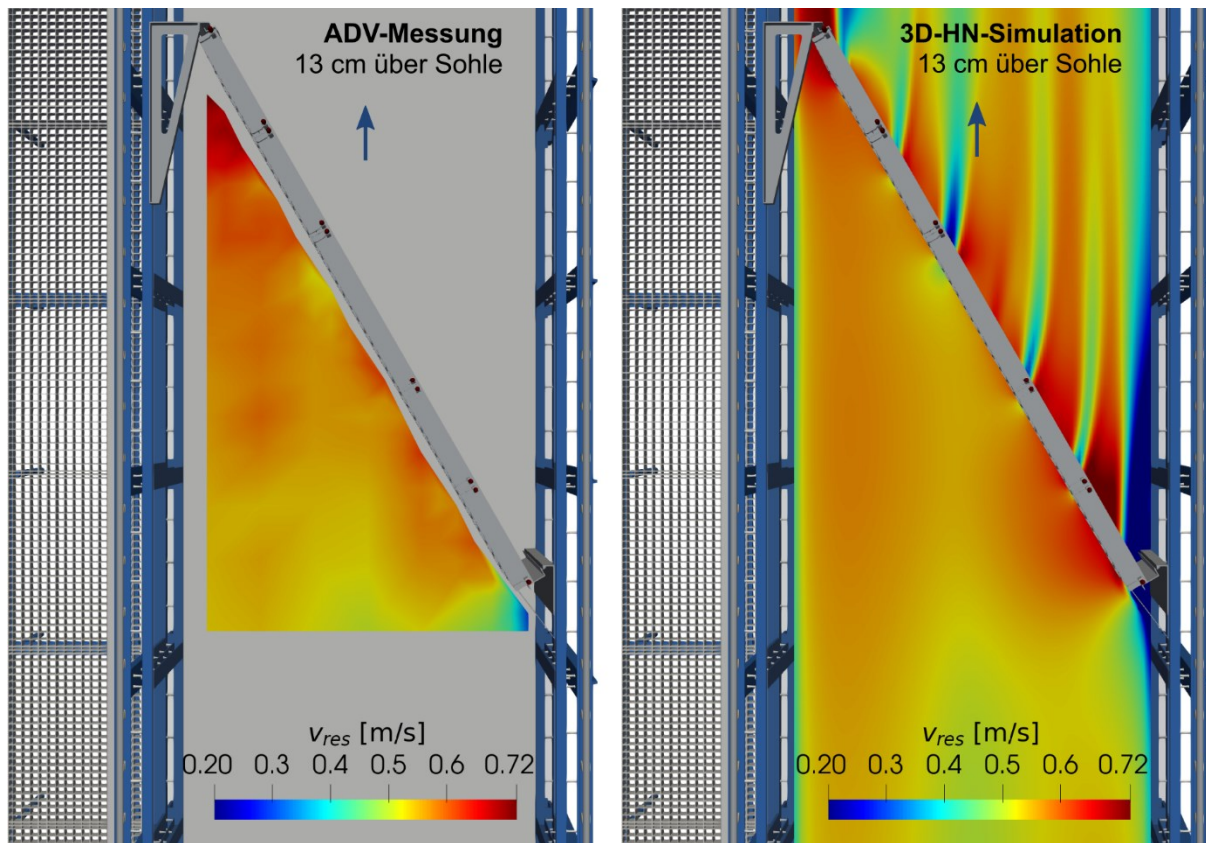


Gegenüberstellung der turbulenten kinetischen Energie von ADV-Messung (links) und 3D-HN-Simulation (rechts); 55° Rechen bei hydraulischem Setup H2 in verschiedenen Ebenen:

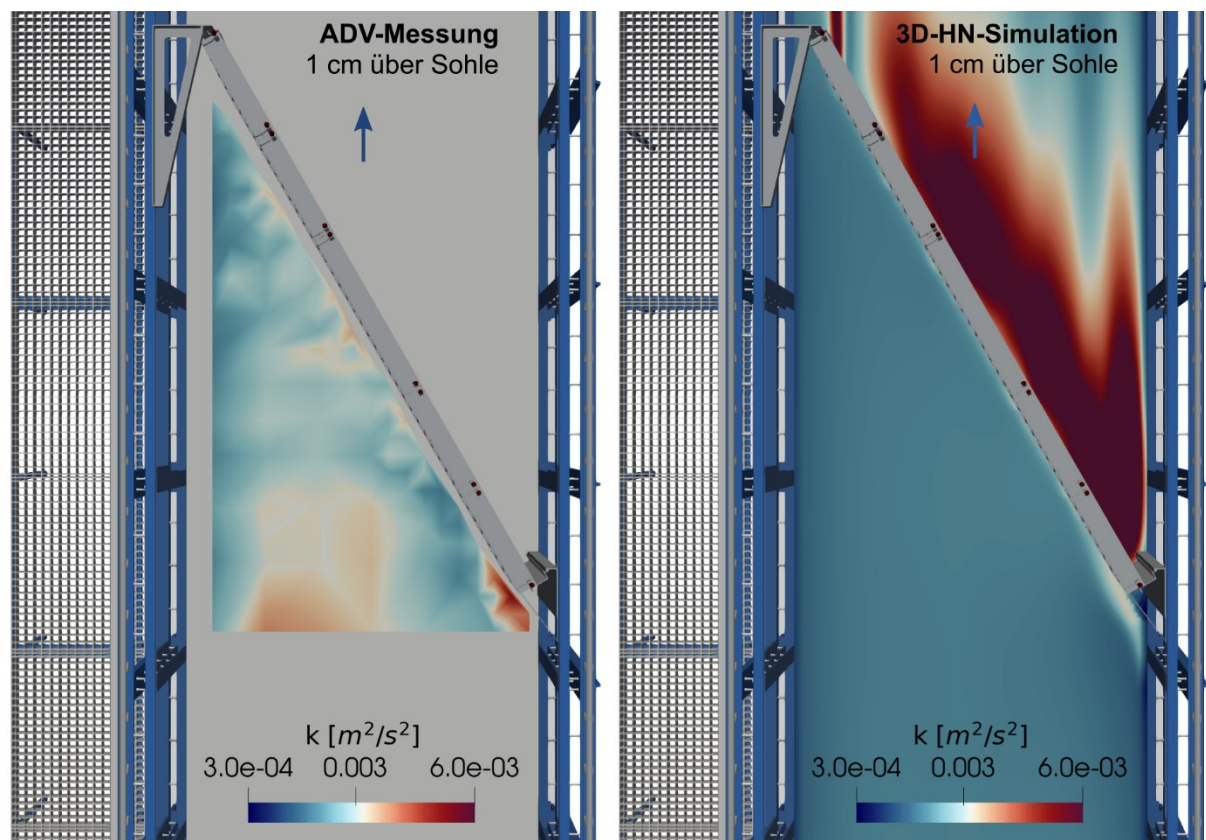


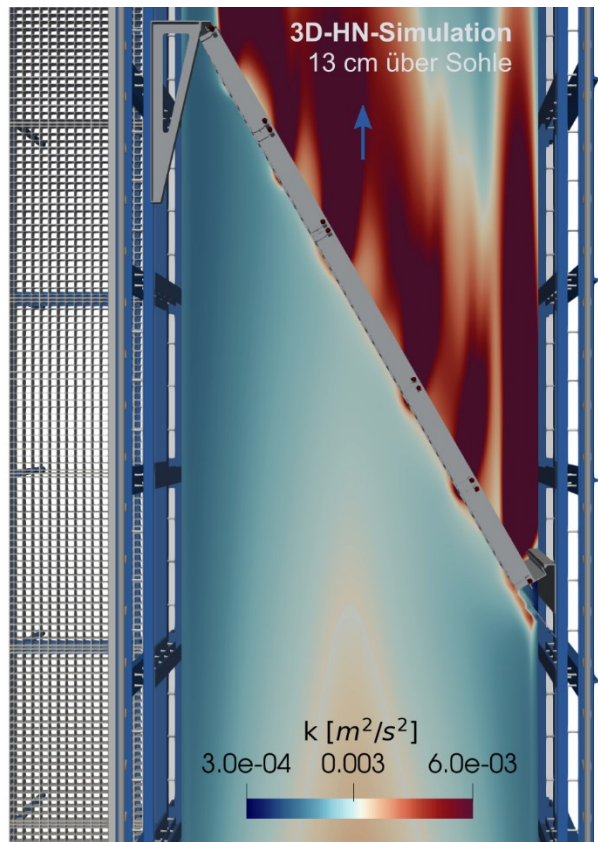
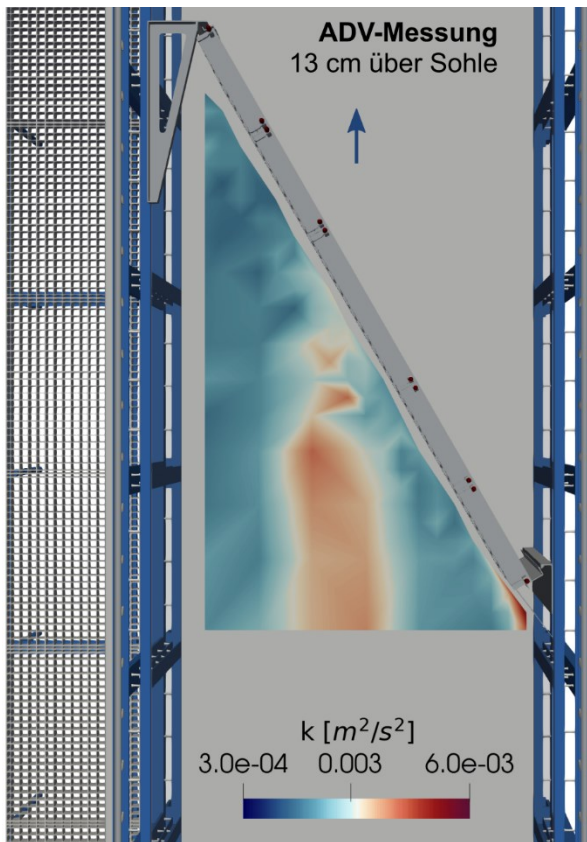
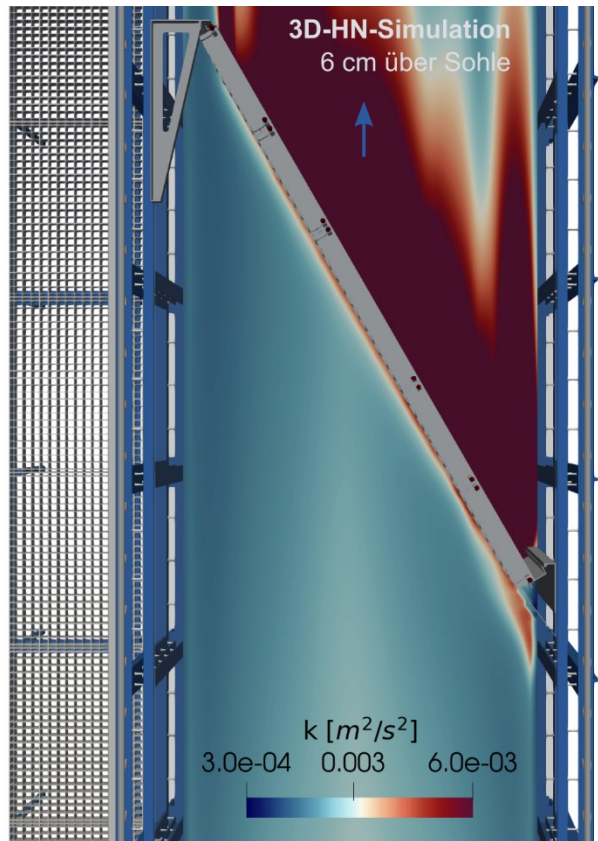
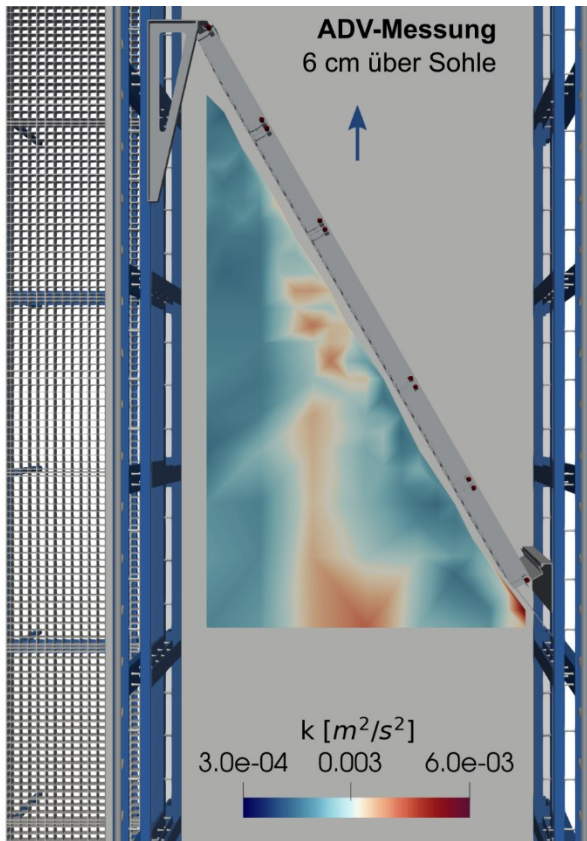
Gegenüberstellung der resultierenden Geschwindigkeit von ADV-Messung (links) und 3D-HN-Simulation (rechts); 30° Rechen bei hydraulischem Setup H2 in verschiedenen Ebenen:





Gegenüberstellung der turbulenten kinetischen Energie von ADV-Messung (links) und 3D-HN-Simulation (rechts); 30° Rechen bei hydraulischem Setup H2 in verschiedenen Ebenen:





A.3 Übersicht Tierversuche

Übersicht über die insgesamt durchgeführten Tierversuche sowie Auswahl einzelner Versuche für das Fischtracking in kurzen Sequenzen (hellblaue Markierung):

Datum	Versuchs- Bezeichnung	Rechenstel- lung [°]	Fische Anzahl	Getrackte Sequenzen	Fischart	Größen- klassen [cm]
16. Sep 20	F1.1-V1-S30_5	30	10	-	Döbel	8-20
	F1.1-V2-S30_5	30	10	-	Gründlinge	9-15
	F1.1-V3/V4-S30_5	30	10	-	Elritzen	6-10
			10	-	Schneider	9-10
17. Sep 20	F1.2-V1-S30_5	30	9	-	Döbel	8-20
	F1.2-V2-S30_5	30	10	-	Gründlinge	9-15
	F1.2-V3-S30_5	30	10	-	Döbel	8-20
			10	-	Schneider	9-10
			10	-	Gründlinge	9-15
10			-	Elritzen	6-10	
18. Sep 20	F1.3-V1-S55_5	55	15	-	Döbel	8-20
	F1.3-V2-S55_5	55	15	-	Gründlinge	9-15
	F1.3-V3-S55_5	55	15	-	Schneider	9-10
	F1.3-V4-S55_5	55	15	-	Elritzen	6-10
	F1.3-V5-S55_5	55	10	-	Döbel	8-20
			10	-	Schneider	9-10
			10	-	Gründlinge	9-15
10			-	Elritzen	6-10	
25. Sep 20	F2.1-V1-S55_5	55	5	-	Nasen	30-50
	F2.1-V2-S55_5	55	4	-	Barben	30-50
	F2.1-V3-S55_5	55	3	-	Döbel	30-40
	F2.1-V4-S55_5	55	4	-	Flussbarsche	12-20
	F2.1-V5-S55_7	55	5	-	Nasen	30-50
	F2.1-V6-S55_7	55	4	-	Barben	30-50
	F2.1-V7-S55_7	55	3	-	Döbel	30-40
26. Sep 20	F2.2-V1-S30_5	30	5	-	Nasen	30-50
	F2.2-V2-S30_5	30	4	-	Barben	30-50
	F2.2-V3-S30_5	30	3	-	Döbel	30-40
	F2.2-V4-S30_7	30	5	-	Nasen	30-50
	F2.2-V5-S30_7	30	4	-	Barben	30-50
	F2.2-V6-S30_7	30	3	-	Döbel	30-40
	F2.2-V7-S30_7	30	5	-	Nasen	30-50
4			-	Barben	30-50	
3			-	Döbel	30-40	

Datum	Versuchs- Bezeichnung	Rechenstel- lung [°]	Fische Anzahl	Getrackte Sequenzen	Fischart	Größen- klassen [cm]
14. Okt 20	F3.1-V1-S30_5	30	3	-	Barben	20-40
	F3.1-V2-S30_5	30	4	-	Döbel	40-60
	F3.1-V3-S30_5	30	5	-	Flussbarsche	15-20
	F3.1-V4-S30_7	30	3	-	Barben	20-40
	F3.1-V5-S30_7	30	4	-	Döbel	40-60
	F3.1-V6-S30_7	30	2	-	Barben	20-40
4			-	Döbel	40-60	
15. Okt 20	F3.2-V1-S55_5	55	3	-	Barben	20-40
	F3.2-V2-S55_5	55	4	-	Döbel	40-60
	F3.2-V3-S55_5	55	10	-	Flussbarsche	15-20
	F3.2-V4-S55_7	55	3	-	Barben	20-40
	F3.2-V5-S55_7	55	4	-	Döbel	40-60
	F3.2-V6-S55_7	55	4	-	Döbel	40-60
3			-	Barben	20-40	
5			-	Döbel	40-60	
17. Apr 21	F4.1-V1-S55_5	55	10	3	Rotaugen	10-20
	F4.1-V2-S55_5	55	10	-	Rotaugen	10-20
	F4.1-V3-S55_5	55	5	-	Flussbarsche	10-15
	F4.1-V4-S55_5	55	3	13	Gründlinge	7-15
			4		Nasen	10-15
2			Döbel		7-15	
18. Apr 21	F4.2-V1-S30_5	30	9	4	Rotaugen	15-20
	F4.2-V2-S30_5	30	9	6	Rotaugen	15-20
	F4.2-V3-S30_5	30	10	-	Flussbarsche	10-15
	F4.2-V4-S30_5	30	3	5	Gründlinge	10-15
			4		Nasen	10-15
			2		Döbel	7-15
	F4.2-V5-S30_5	30	9	2	Rotaugen	15-20
F4.2-V6-S30_5	30	9	-	Rotaugen	15-20	
01. Mai 21	F5.1-V1-S30_5	30	10	1	Gründlinge	10-15
	F5.1-V2-S30_5	30	10	1	Gründlinge	10-15
	F5.1-V3-S30_5	30	20	2	Gründlinge	10-15
	F5.1-V4-S30_5	30	20	2	Schneider	7-12
	F5.1-V5-S30_5	30	10	2	Döbel	10-15
	F5.1-V5- STONE-S30_5	30	10	11	Döbel	10-15
			10		Schneider	7-12
			10		Gründlinge	10-15
F5.1-V6-S30_5	30	10	-	Döbel	10-15	
F5.1-V7-S30_5	30	6	-	Döbel	40-60	

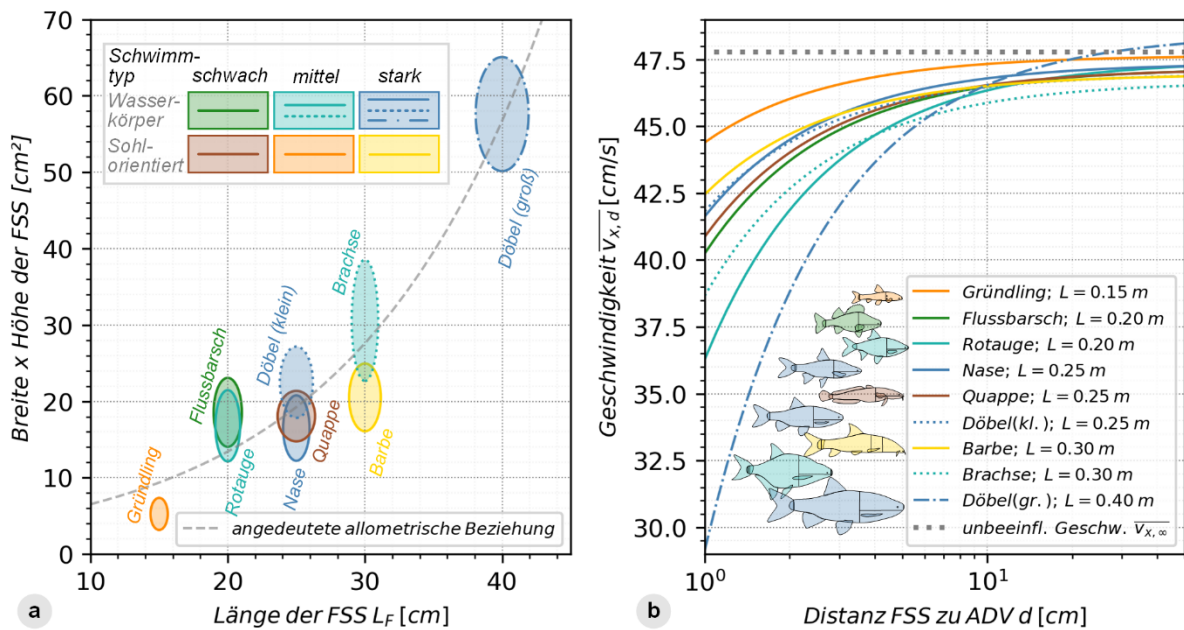
Datum	Versuchs- Bezeichnung	Rechenstel- lung [°]	Fische Anzahl	Getrackte Sequenzen	Fischart	Größen- klassen [cm]
02. Mai 21	F5.2-V1-S55_5	55	20	-	Gründlinge	10-15
	F5.2-V2-S55_5	55	20	-	Gründlinge	10-15
	F5.2-V3-S55_5	55	20	-	Gründlinge	10-15
	F5.2-V4-S55_5	55	20	1	Gründlinge	10-15
	F5.2-V5-S55_5	55	20	1	Schneider	7-12
	F5.2-V6-S55_5	55	10	4	Döbel	10-15
	F5.2-V7-S55_5	55	10	-	Döbel	10-15
	F5.2-V8-S55_5	55	6	-	Döbel	40-60

A.4 Einfluss der Fischkörpergeometrie auf die Strömung

Die Abbildungen zu den wesentlichen Ergebnissen aus Bensing et al. (2022d) werden hier in deutscher Übersetzung aufgeführt. Bei den im Folgenden dargestellten Geschwindigkeiten handelt es sich um Mittelwerte von 5-minütigen Zeitreihen der ADV-Messung:

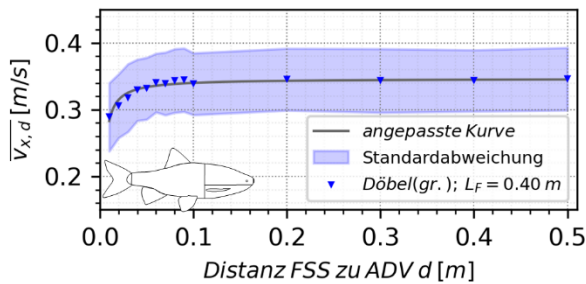
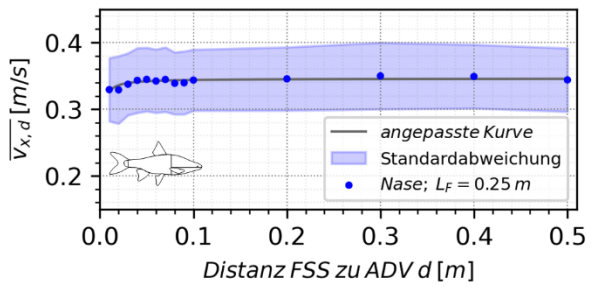
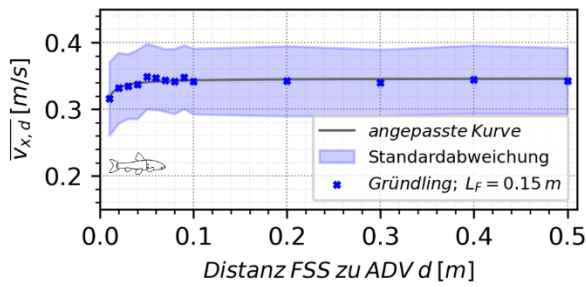
Beeinflussung des oberstromigen Geschwindigkeitsprofils durch die Fischkörper

In (a) wird ein Vergleich der Totallänge der FSS und dem Produkt aus Höhe und Breite der FSS als angedeutete Querschnittsfläche dargestellt. Die Ellipsen stellen die Querschnitte in skaliert jedoch zueinander maßstablicher Form dar. Zusätzlich sind die Farben entsprechend der jeweiligen Schwimmtypen sowie ihrer präferierten Wanderkorridore gewählt. In (b) sind die mit dem ADV vor den verschiedenen FSS gemessenen Geschwindigkeitsprofile in logarithmischer Skalierung der x-Achse dargestellt. Die Geschwindigkeit $\overline{v_{x,d}}$ ist die gemessene mittlere Geschwindigkeit entlang der Längsachse der FSS (ausgerichtet in x-Richtung) in den Abständen d zur Nasenspitze. Dargestellt werden hier die Ergebnisse für das hydraulische Setup H2.



Darstellung der einzelnen Geschwindigkeitsprofile für das hydraulische Setup H1

Unten rechts sind zusätzlich die einzelnen Gleichungen der Ausgleichskurven sowie das Bestimmtheitsmaß abgebildet.



Angepasste Kurven – $\overline{v_{x,\infty}} \approx 0.35 \text{ m/s}$

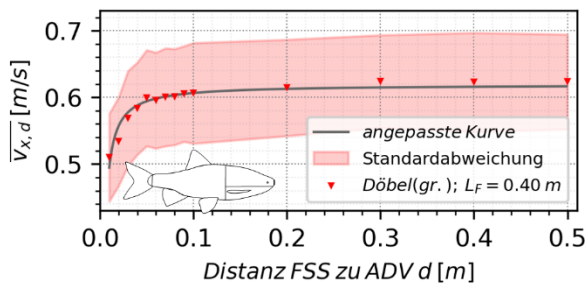
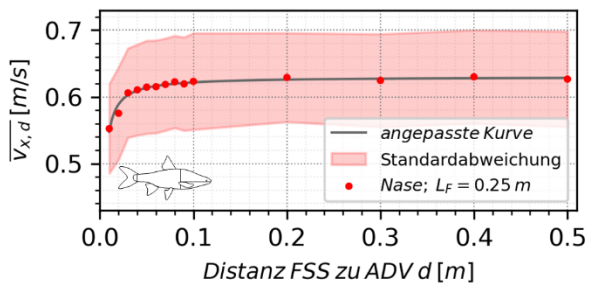
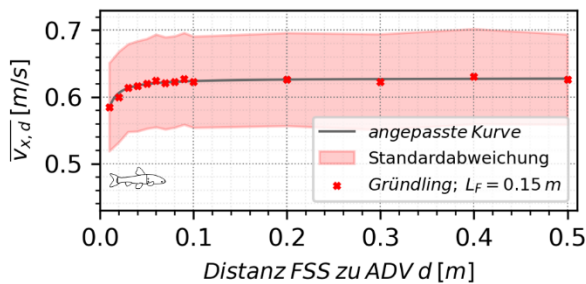
Gründling: $\overline{v_{x,d}} = 0.3463 - 0.00029/d; R^2 = 0.79$

Nase: $\overline{v_{x,d}} = 0.3459 - 0.00020/d; R^2 = 0.70$

Döbel (groß): $\overline{v_{x,d}} = 0.3465 - 0.00064/d; R^2 = 0.93$

Darstellung der einzelnen Geschwindigkeitsprofile für das hydraulische Setup H3

Unten rechts sind zusätzlich die einzelnen Gleichungen der Ausgleichskurven sowie das Bestimmtheitsmaß abgebildet.



Angepasste Kurven – $\overline{v_{x,\infty}} \approx 0.63 \text{ m/s}$

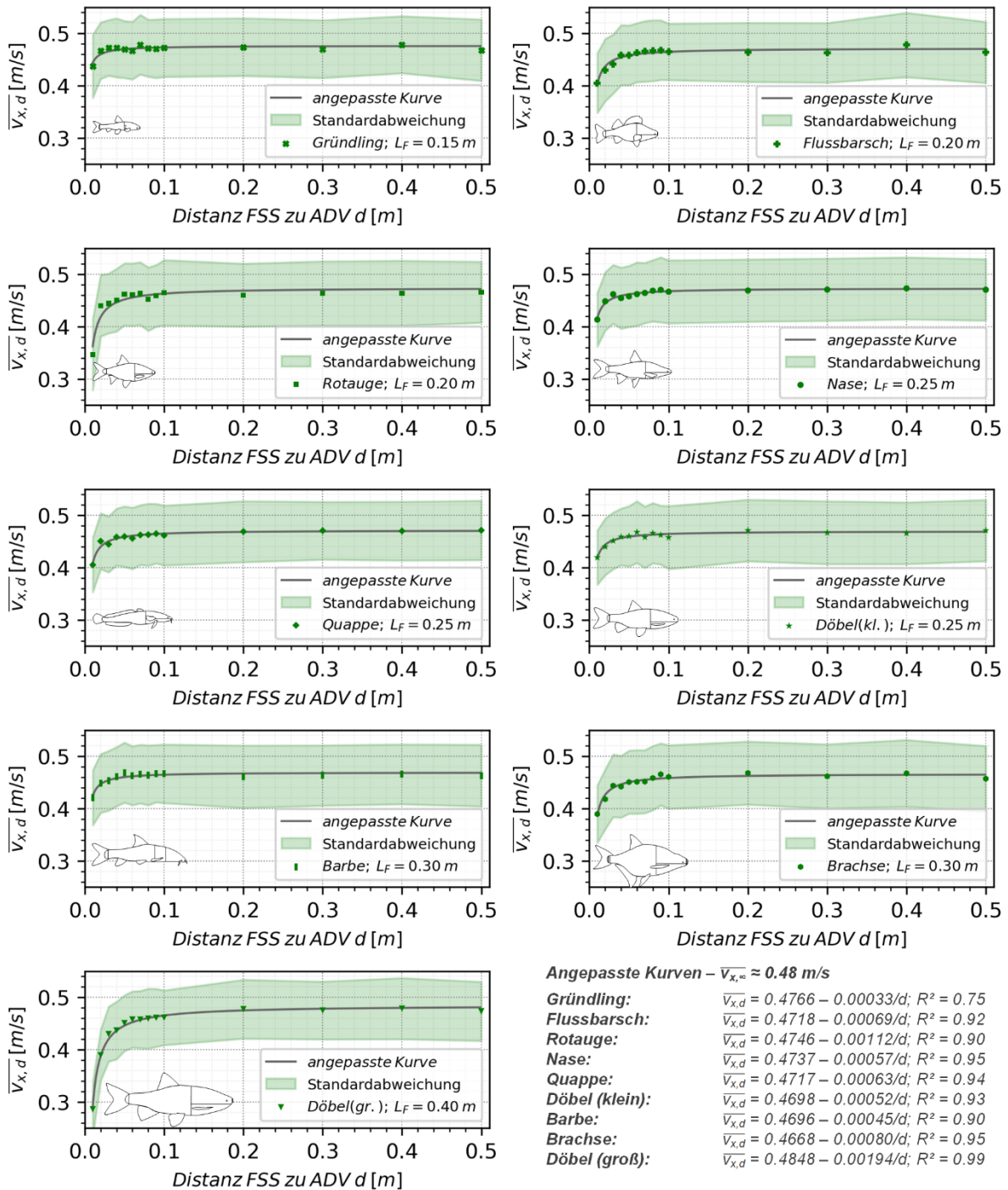
Gründling: $\overline{v_{x,d}} = 0.6283 - 0.00046/d; R^2 = 0.95$

Nase: $\overline{v_{x,d}} = 0.6300 - 0.00082/d; R^2 = 0.96$

Döbel (groß): $\overline{v_{x,d}} = 0.6190 - 0.00124/d; R^2 = 0.93$

Darstellung der einzelnen Geschwindigkeitsprofile für das hydraulische Setup H2

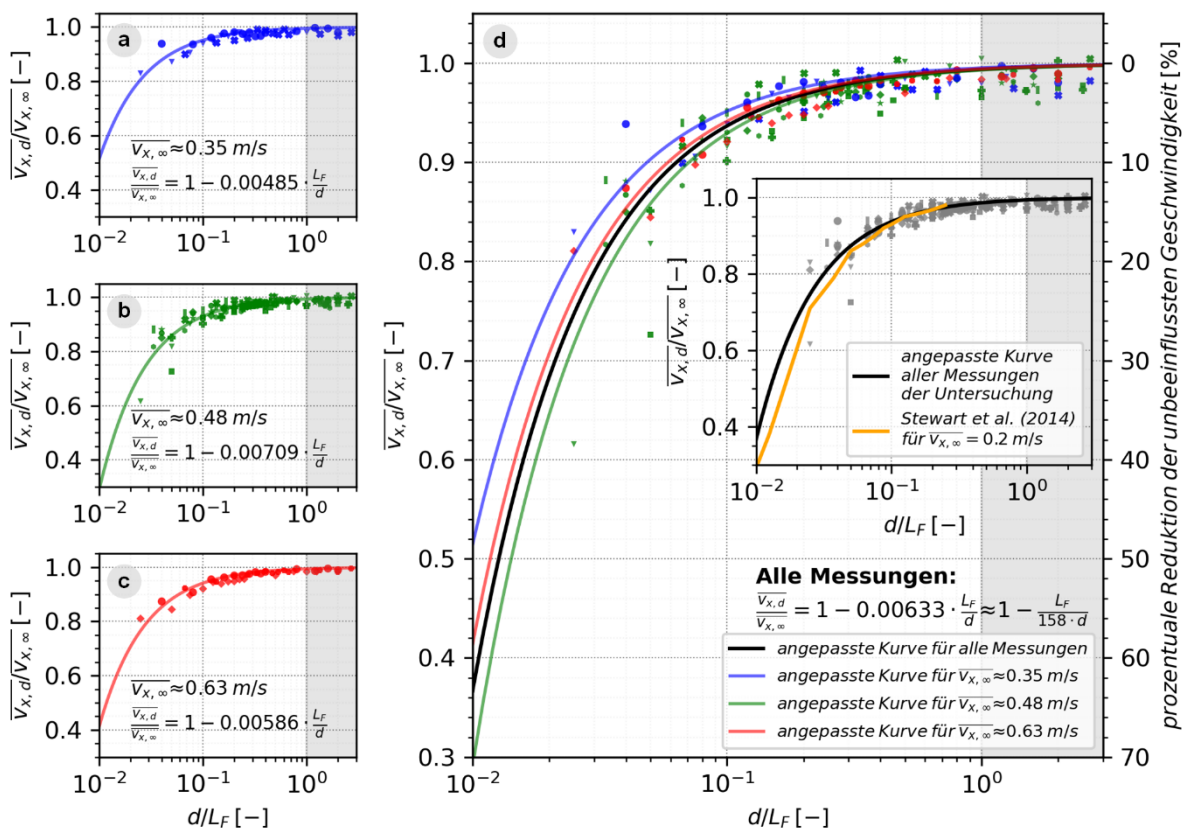
Unten rechts sind zusätzlich die einzelnen Gleichungen der Ausgleichskurven sowie das Bestimmtheitsmaß abgebildet.



Mittels der ungestörten Geschwindigkeit normalisierte Kurven

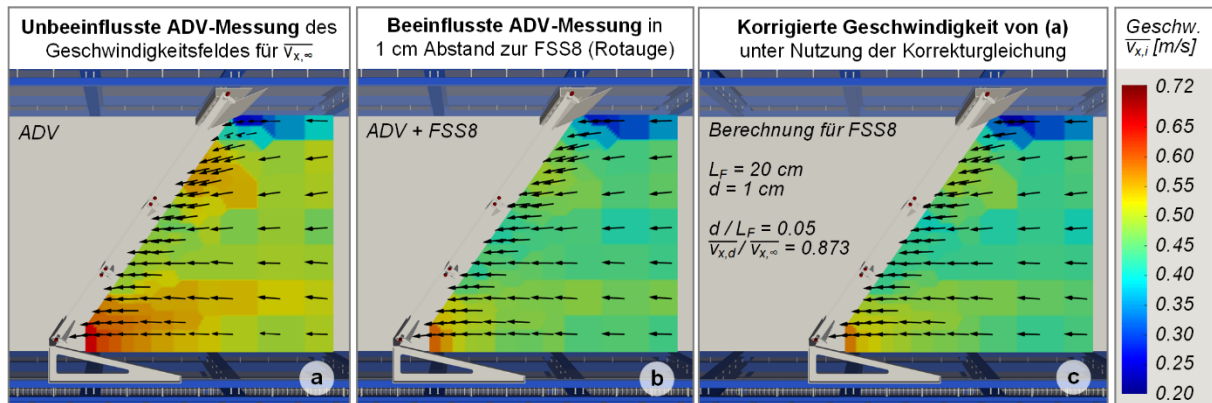
In allen Graphen ist die dimensionslose Geschwindigkeit an der y-Achse und der dimensionslose Abstand an der logarithmisch skalierten x-Achse aufgetragen. Ersteres ergibt sich aus der gemessenen, gestörten Geschwindigkeit im Abstand d oberstromig des Fischkörpers $\overline{v_{x,d}}$ bezogen auf die ohne FSS gemessene, ungestörte Geschwindigkeit $\overline{v_{x,\infty}}$. Für den dimensionslosen Abstand wurde der Abstand zwischen ADV und FSS auf die Fischlänge bezogen.

In den rechten Abbildungen sind die Ergebnisse für die mittleren Geschwindigkeiten von 0,35 m/s (a), 0,48 m/s (b) und 0,63 m/s (c) aufgetragen und jeweils eine Kurvenanpassung vorgenommen. Auf der rechten Seite sind alle Ergebnisse zusammengeführt und eine allgemeine Korrekturgleichung (Distorsion Funktion) für den betrachteten Geschwindigkeitsbereich sowie die untersuchten FSS-Formen aufgestellt. Des Weiteren ist in der integrierten Grafik noch der Geschwindigkeitsverlauf aus den Untersuchungen von Stewart et al. (2014) abgebildet. Deren Untersuchungen fanden im stehenden Wasser statt und ein fischförmiger Körper wurde mit einer Geschwindigkeit von 0,2 m/s durch das Wasser bewegt, um dessen Bugwelle zu simulieren. Dies hebt die Relevanz der Relativgeschwindigkeit zwischen Fisch und Strömung hervor. Die sekundäre Achse rechts gibt außerdem die prozentuale Abweichung der gestörten von der ungestörten Strömung an.



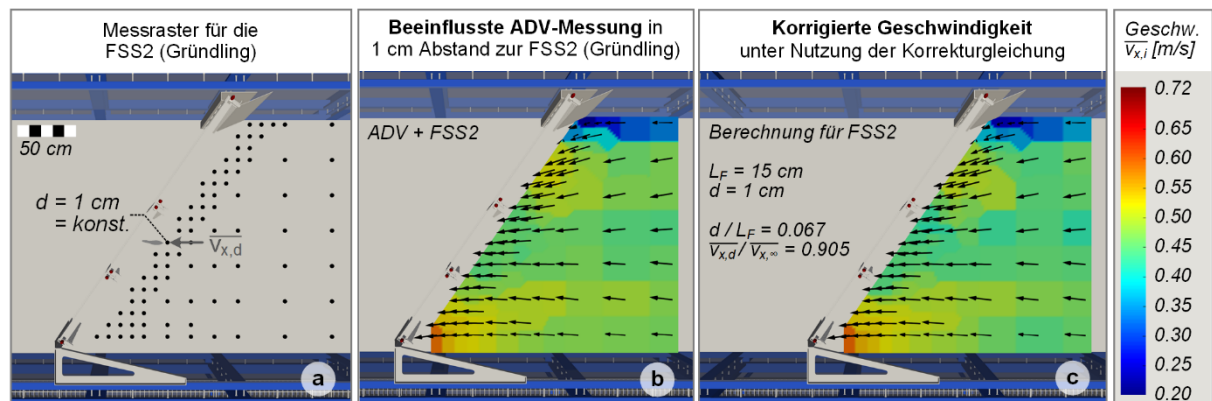
Anwendung der Korrekturgleichung bzw. „Distorsion Funktion“ auf die Rastermessungen für FSS8

Vergleich zwischen dem gemessenen und gestörten Geschwindigkeitsfeld (b) und dem mithilfe der Korrekturgleichung berechneten Geschwindigkeitsfeld (c). Als Basis für (c) dienen die ungestörten Geschwindigkeiten aus (a).



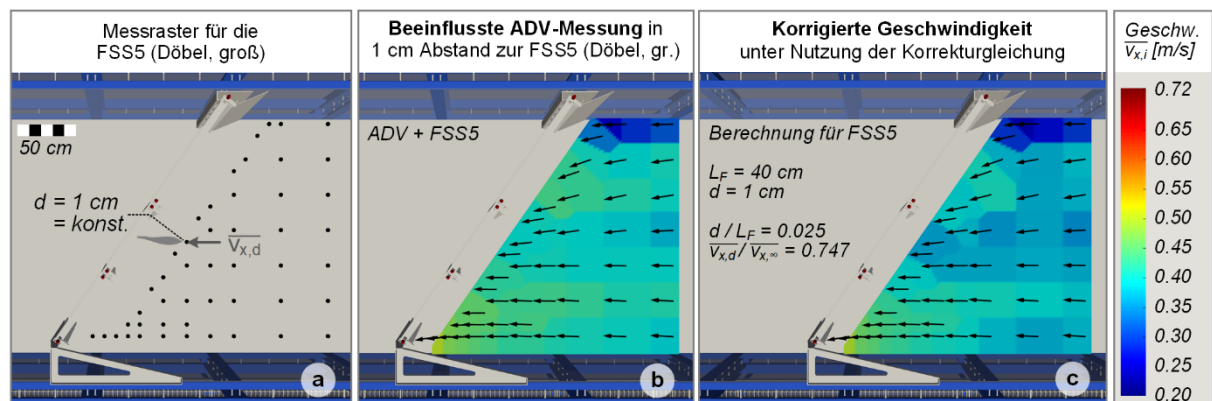
Rastermessungen für FSS2

Hier zeigt (a) das Messraster für die Gründling-Sonde. Als Grundlage für (c) dient auch hier die ungestörte ADV-Messung aus obigem Beispiel.



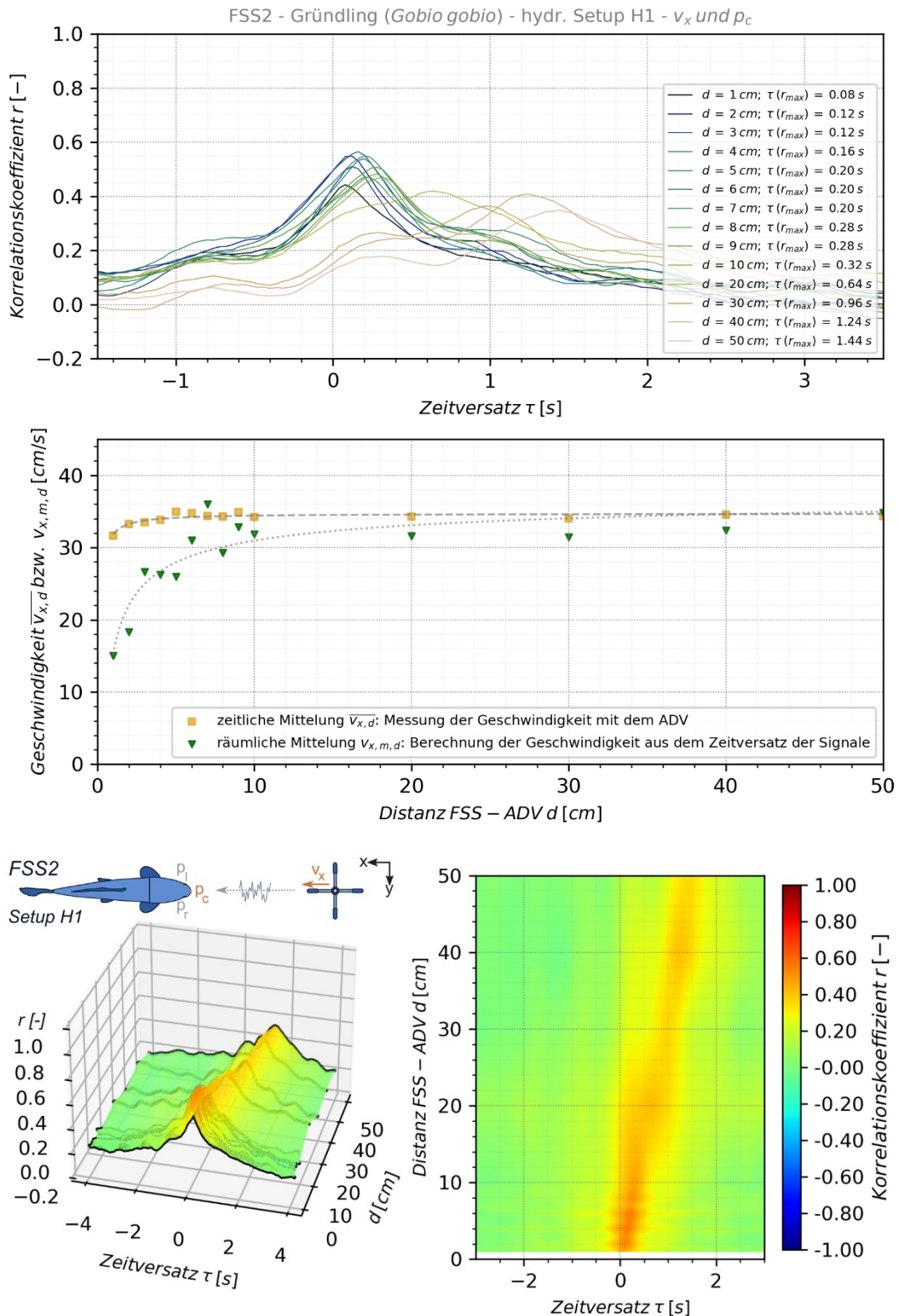
Rastermessungen für FSS5

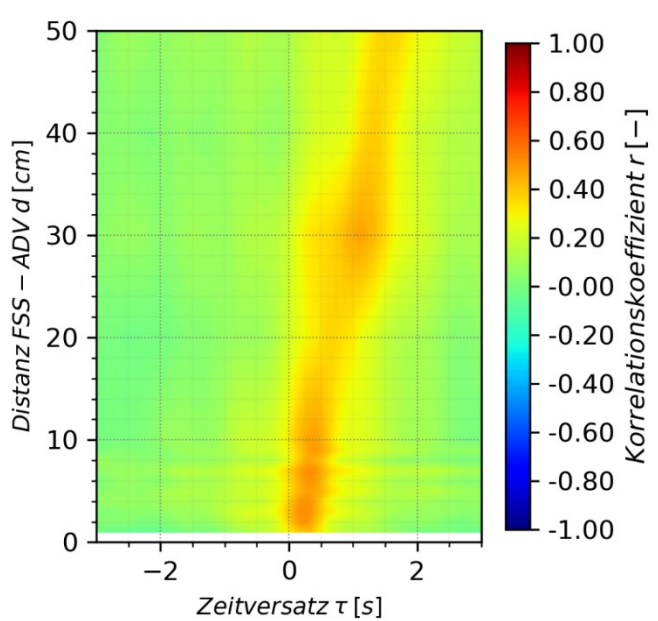
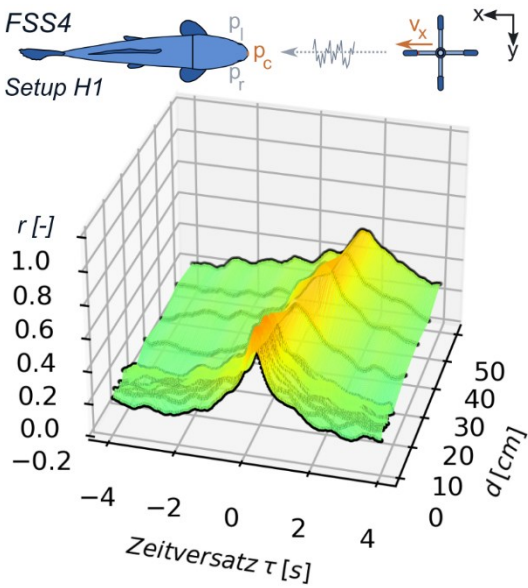
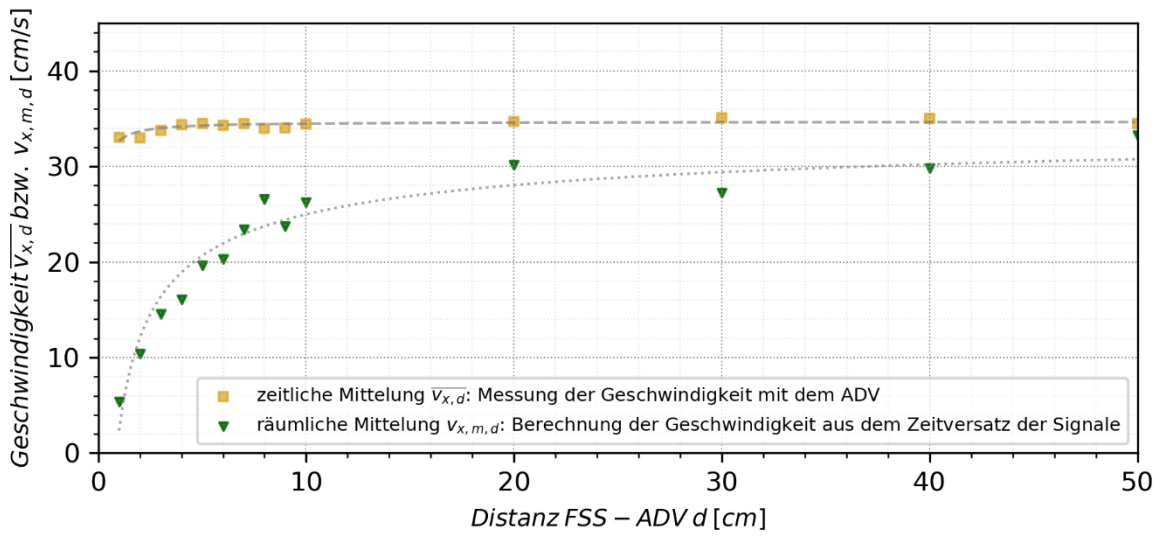
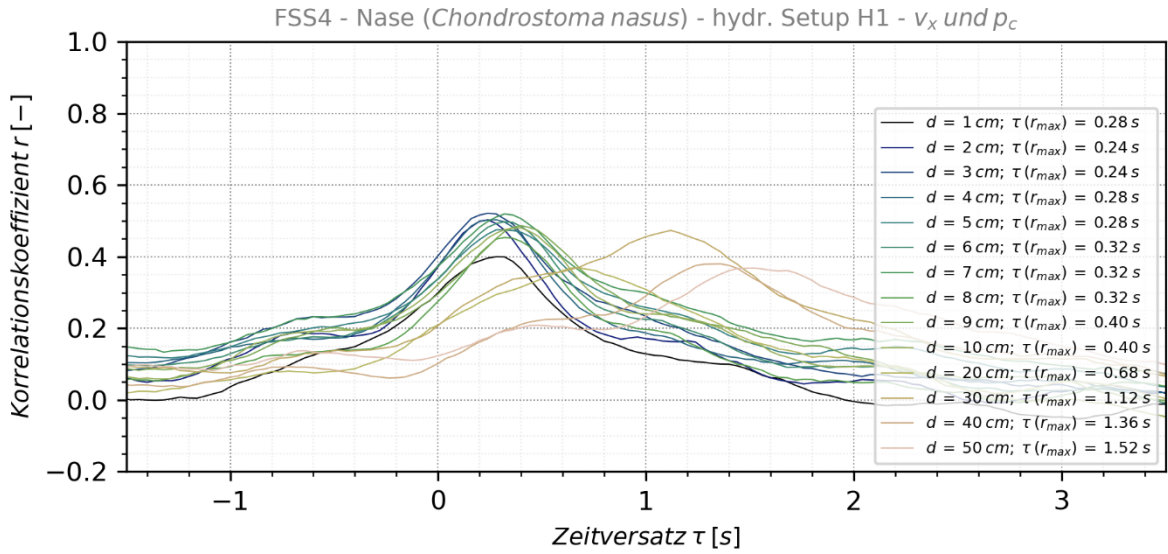
Hier zeigt (a) das Messraster für die Döbel-Sonde. Als Grundlage für (c) dient auch hier die ungestörte ADV-Messung aus obigem Beispiel.



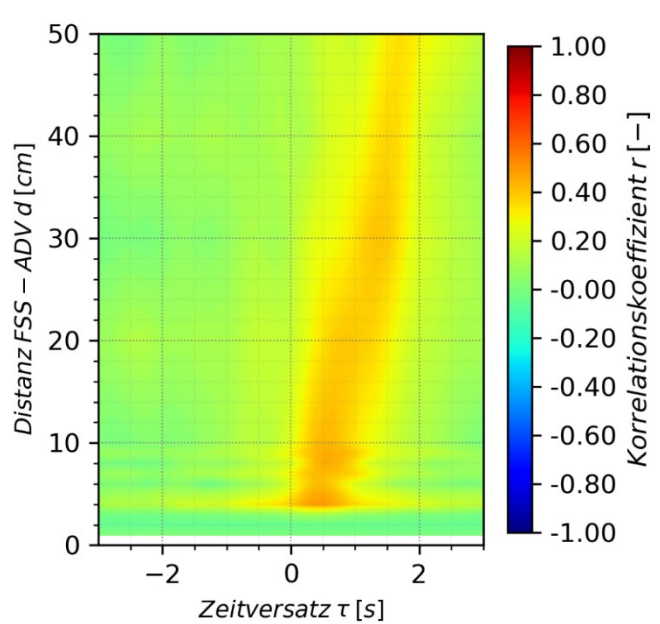
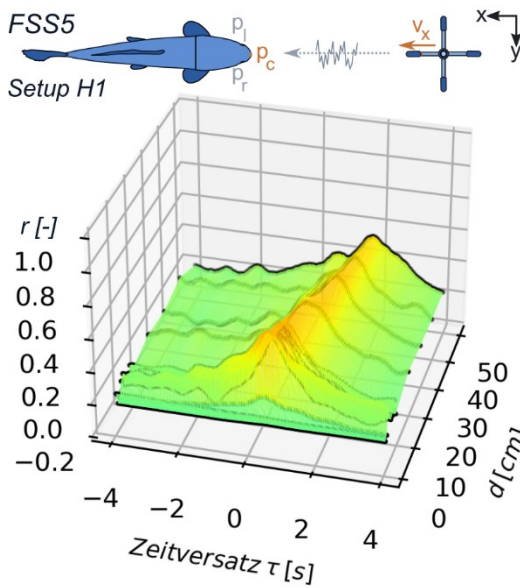
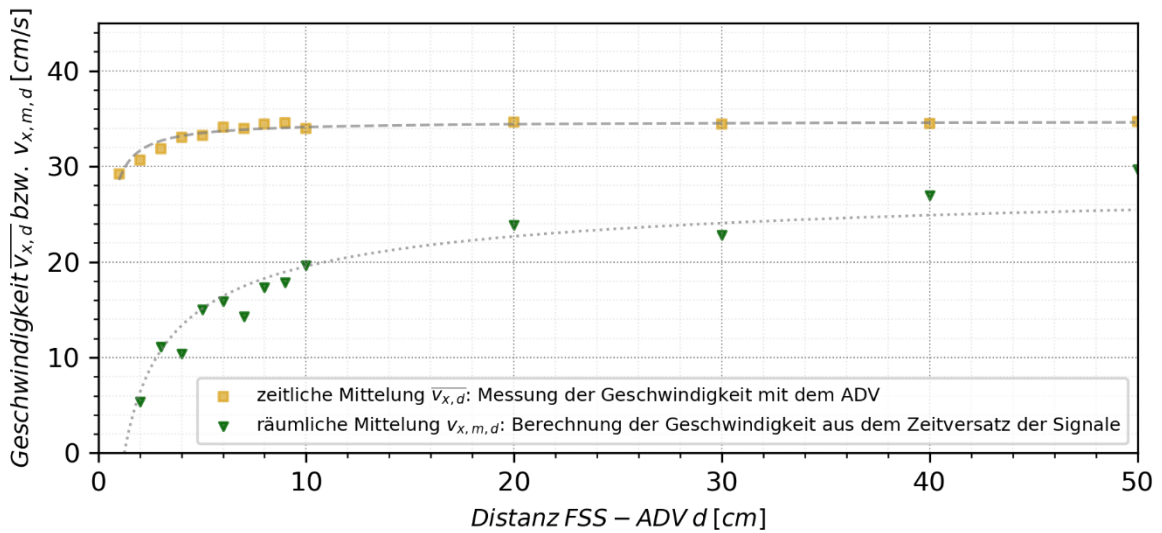
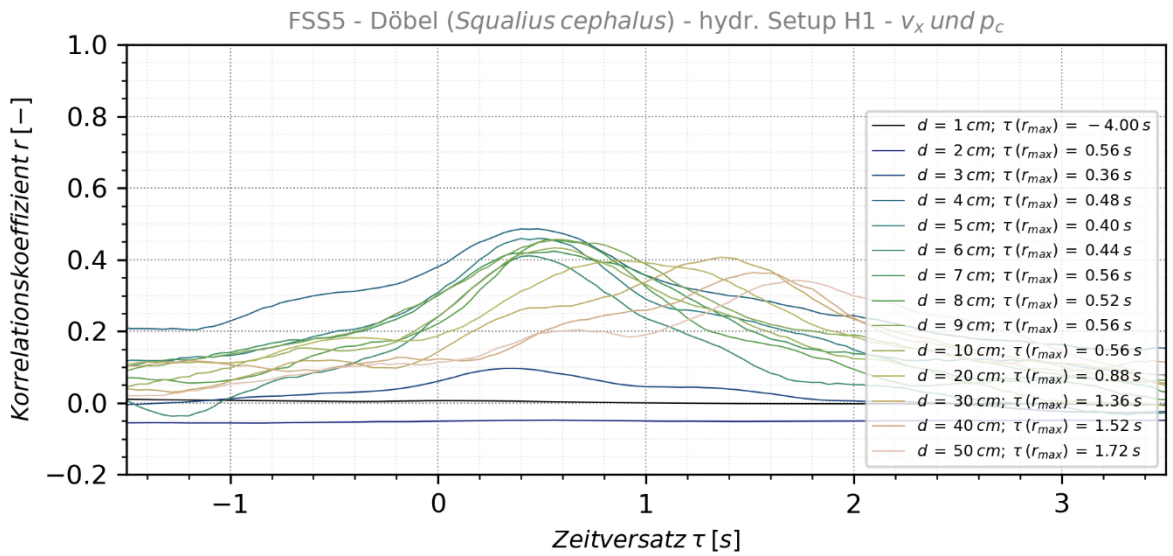
A.5 Kreuzkorrelationen: v_x (ADV) und p_c (FSS)

Bei den folgenden Darstellungen wurde sich – um den Umfang zu begrenzen – auf die Sonden FSS2, FSS4 und FSS5 beschränkt, die im Rahmen der Voranalyse in mehreren hydraulischen Setups (H1, H2, H3) untersucht wurden. Ergänzend wurde noch FSS8 angefügt, mit der zusätzlich Rastermessungen durchgeführt wurden. **Hydraulisches Setup H1 ($\approx 0,35$ m/s):**

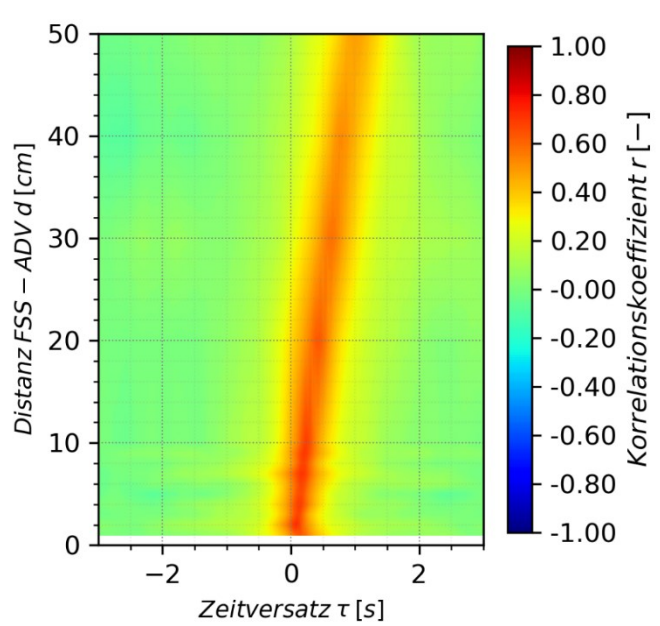
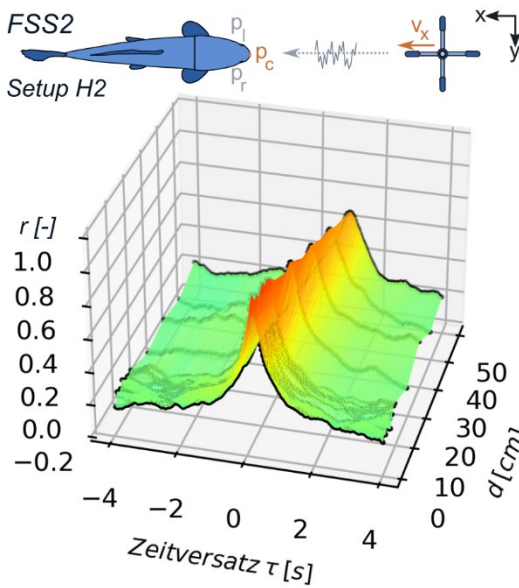
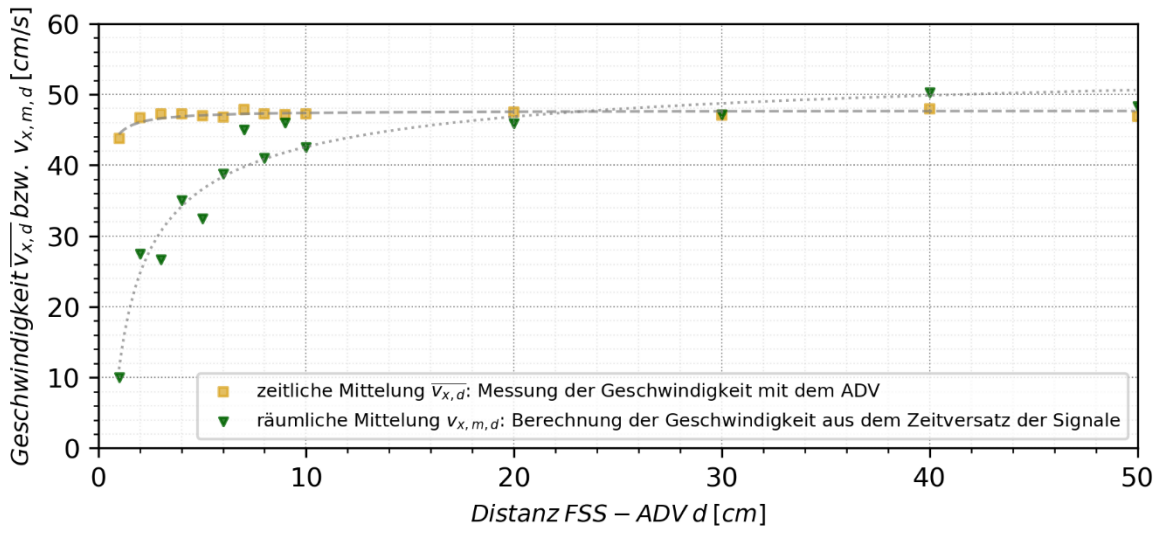
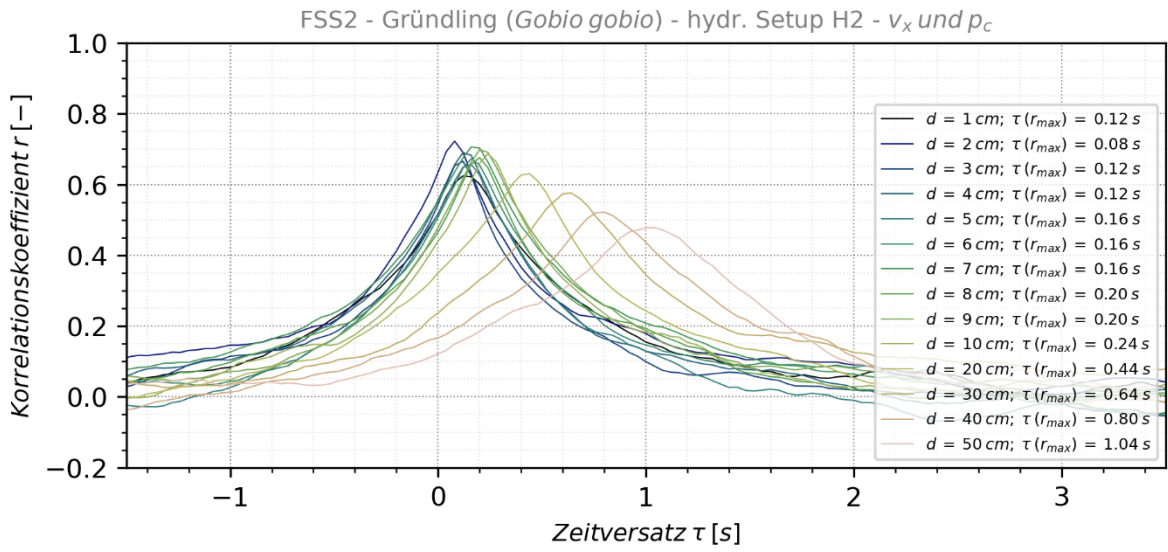




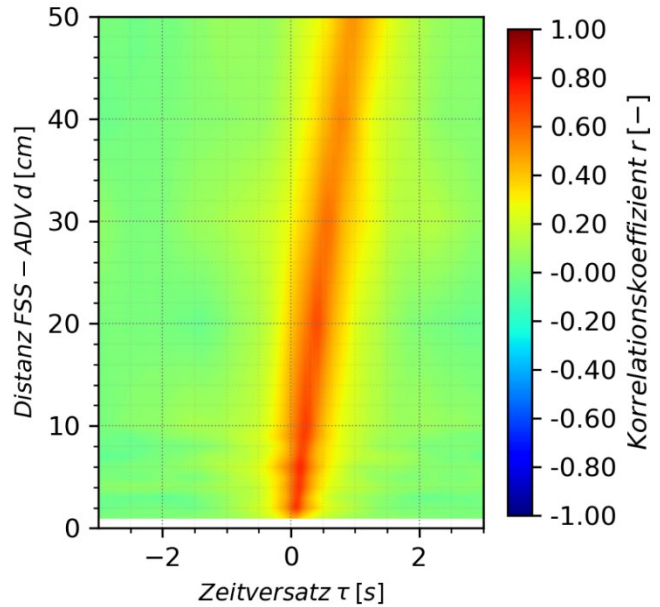
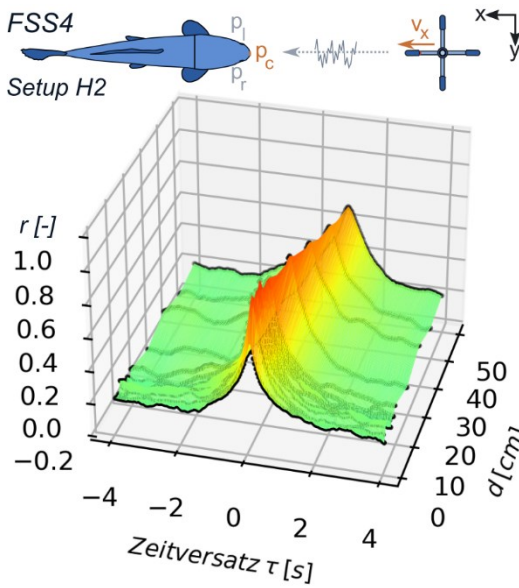
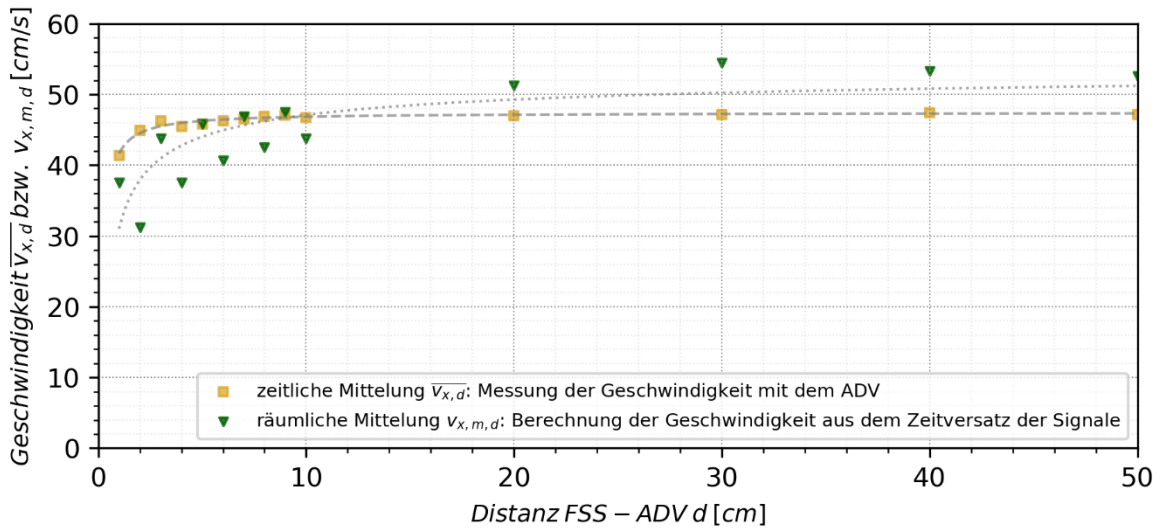
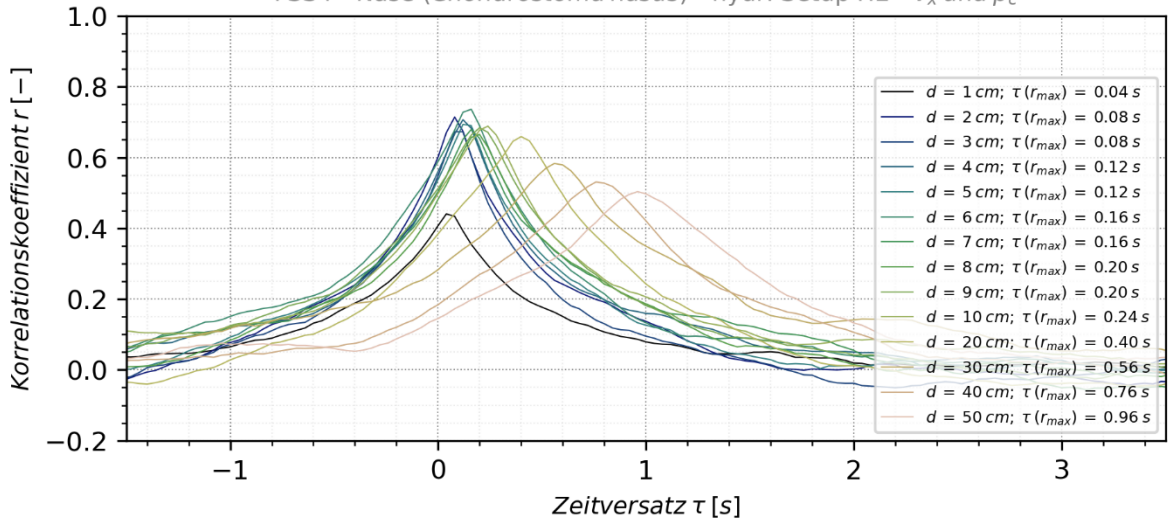
Wie auf den folgenden Abbildungen zu sehen ist, zeigte sich im Verlauf der Messungen bei FSS5 ein starker Druckabfall - die Sonde musste daher an der TalTech repariert werden:

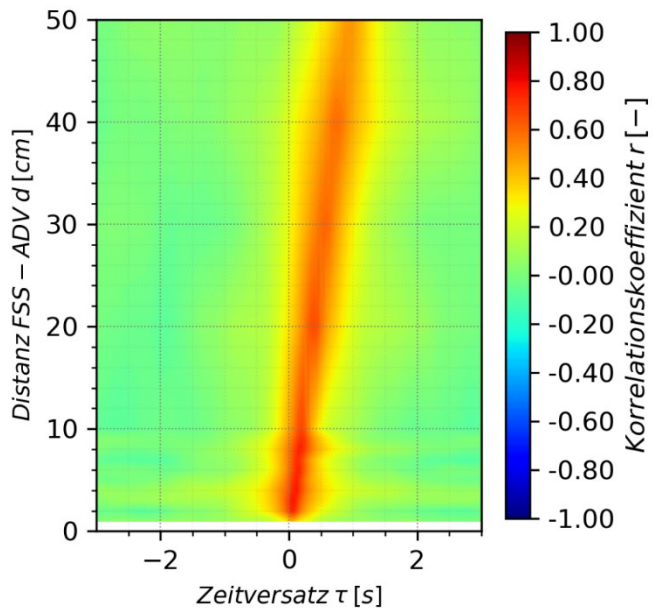
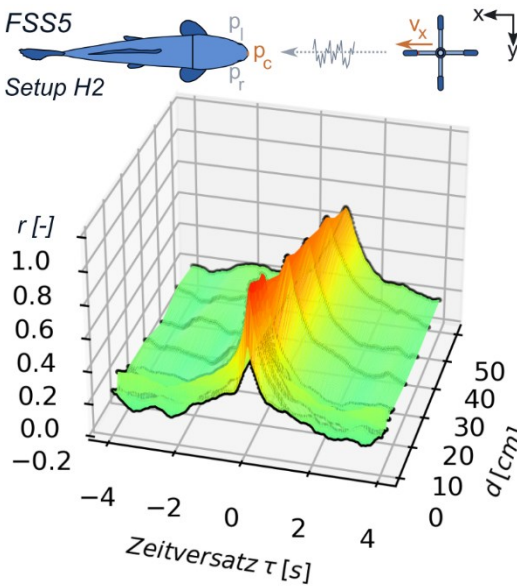
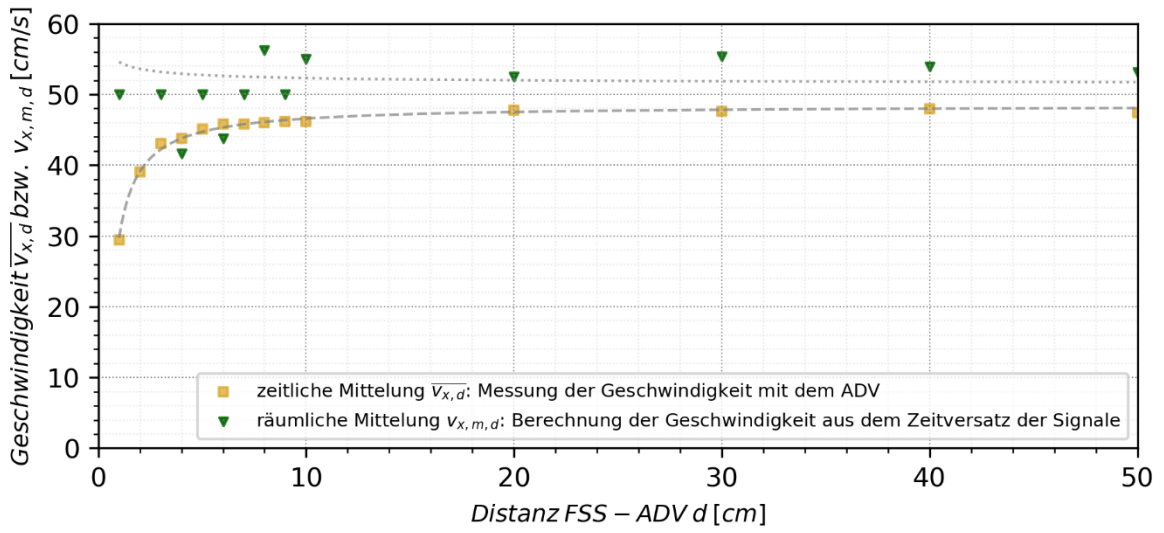
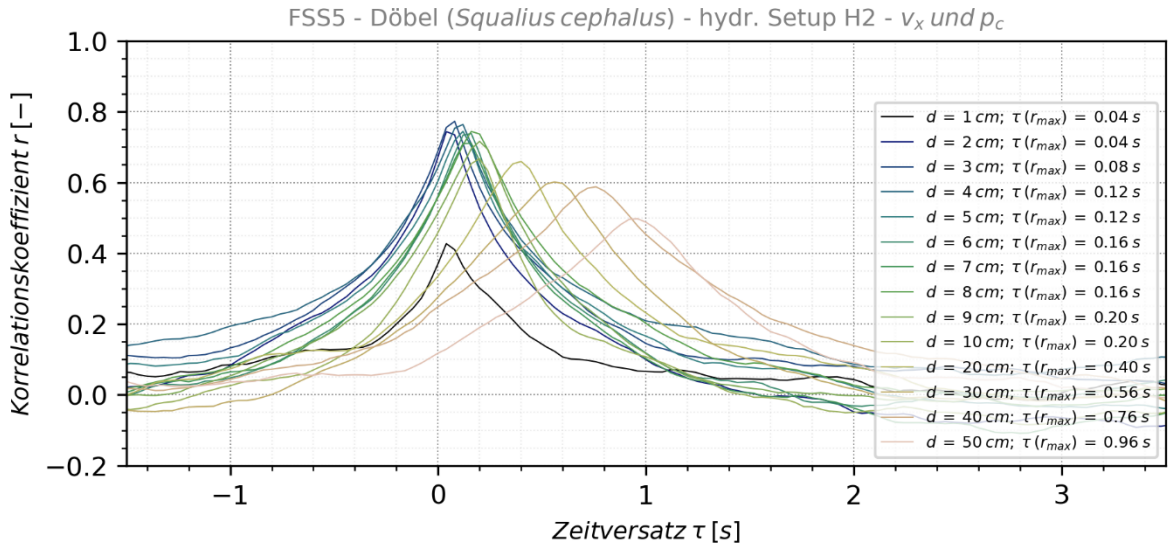


Hydraulisches Setup H2 ($\approx 0,48$ m/s):

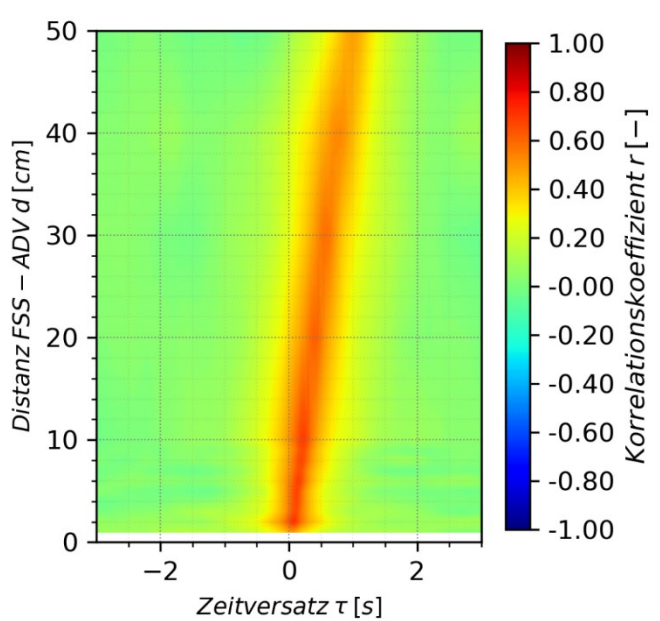
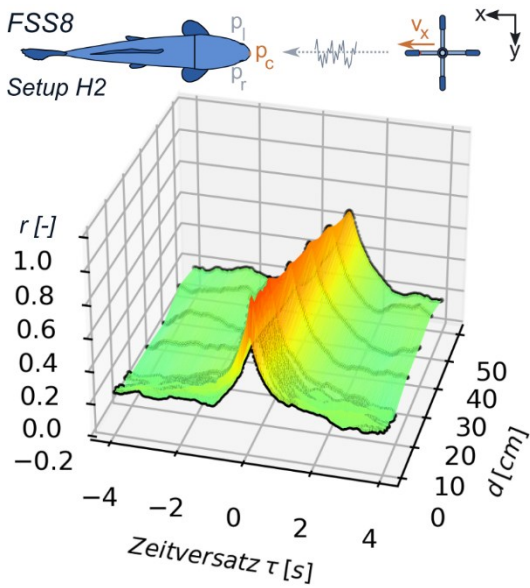
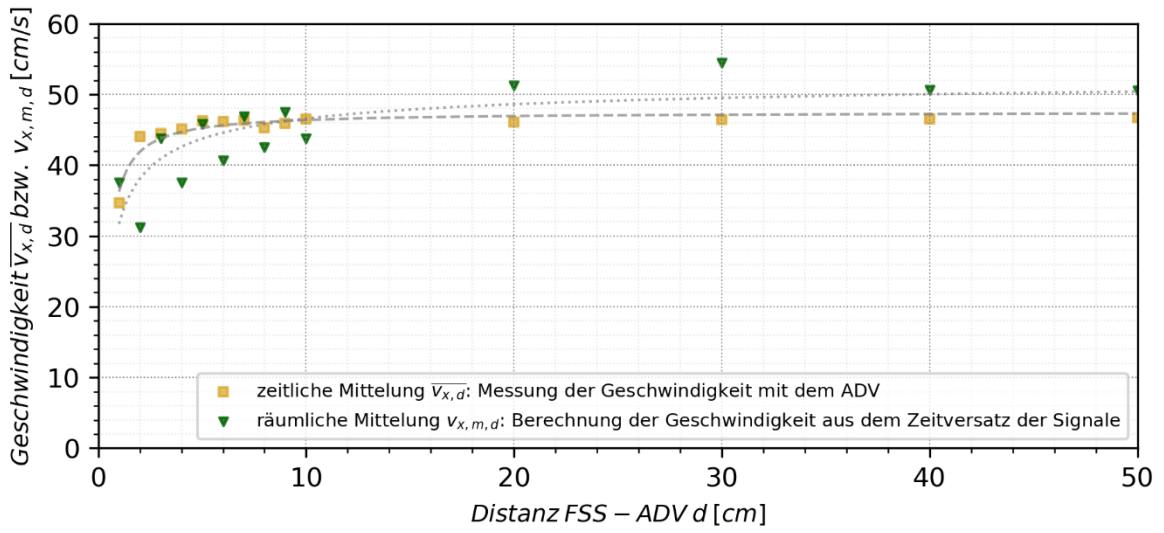
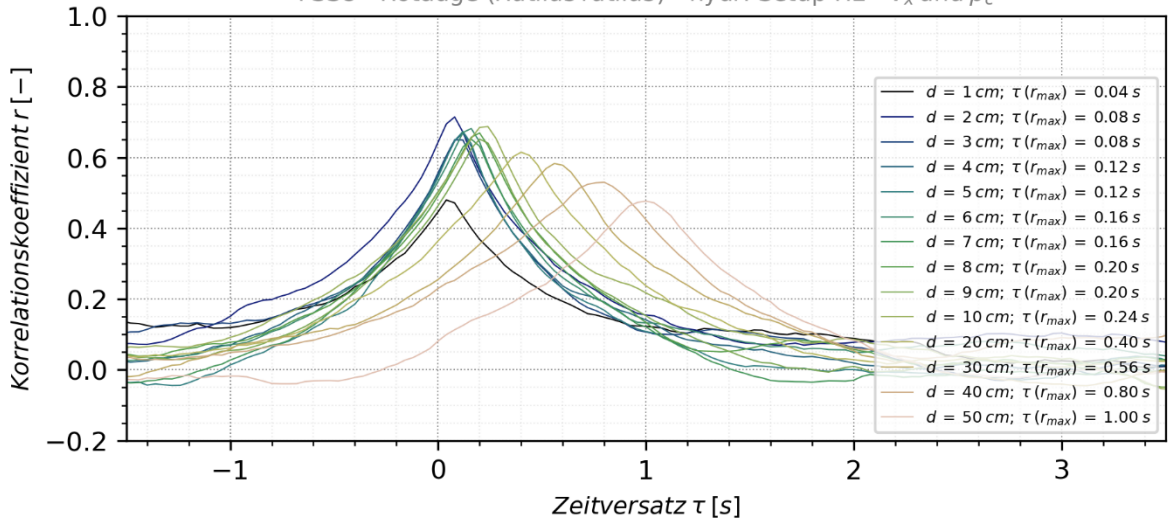


FSS4 - Nase (*Chondrostoma nasus*) - hydr. Setup H2 - v_x und p_c

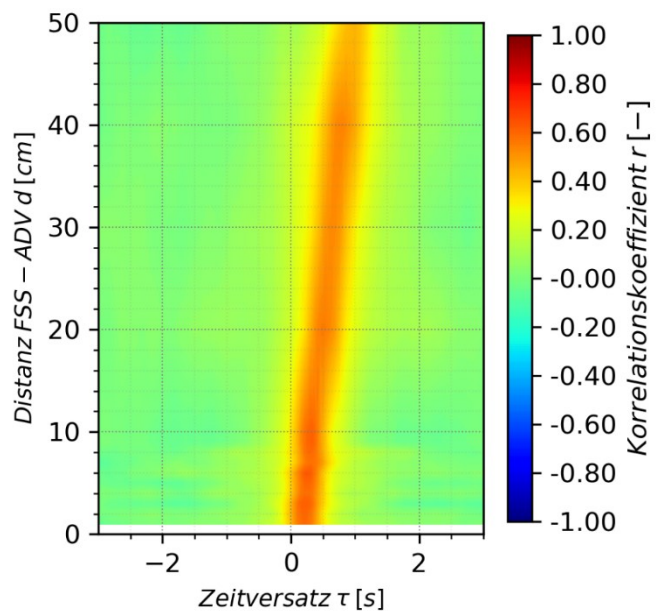
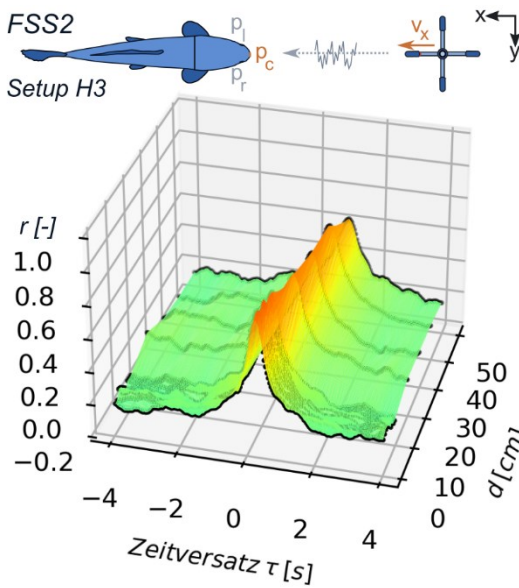
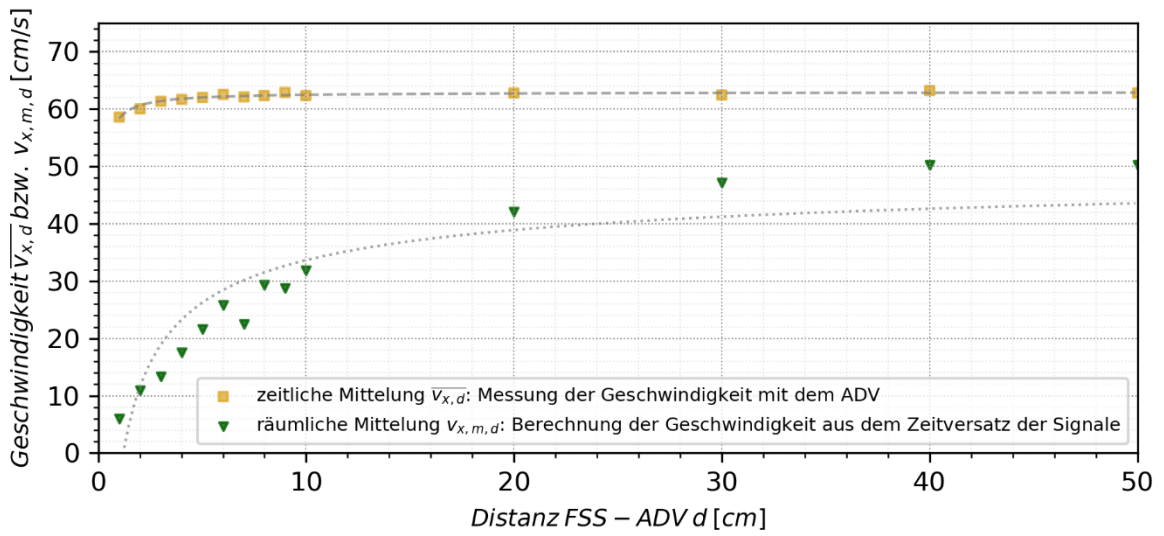
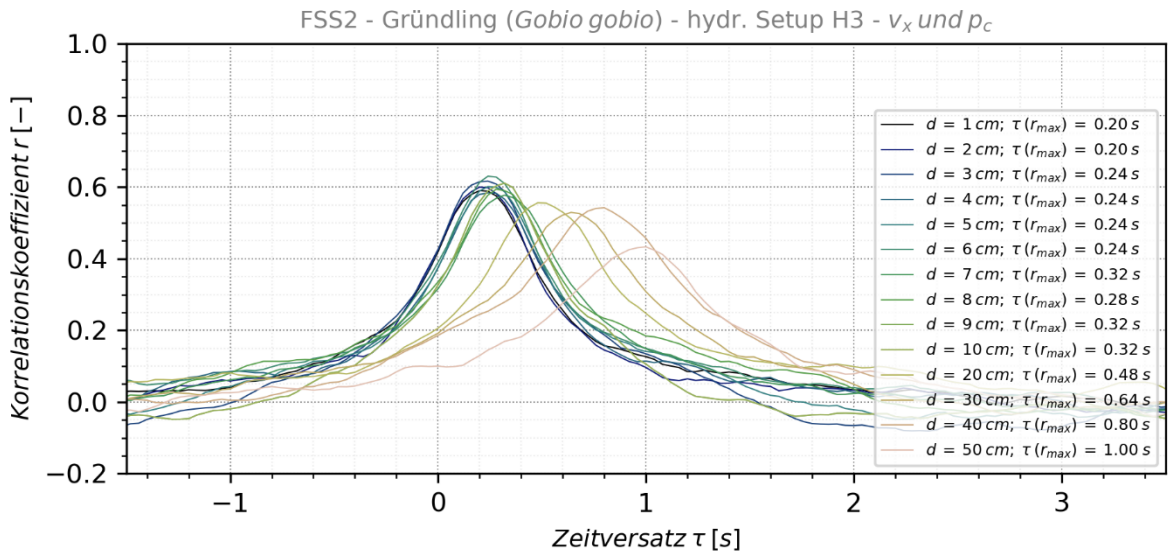




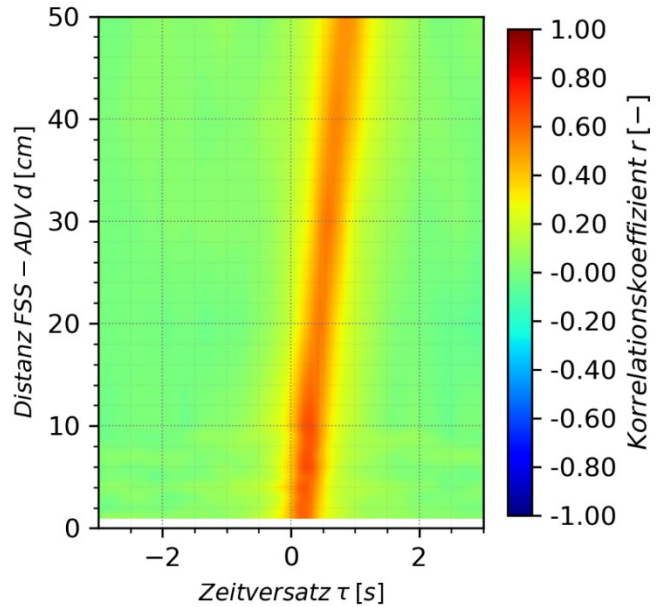
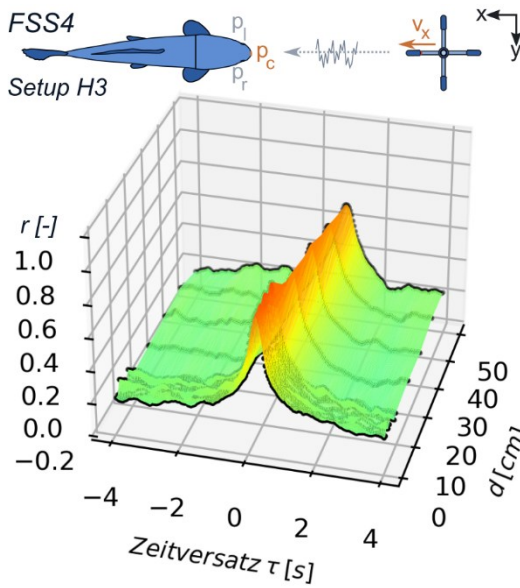
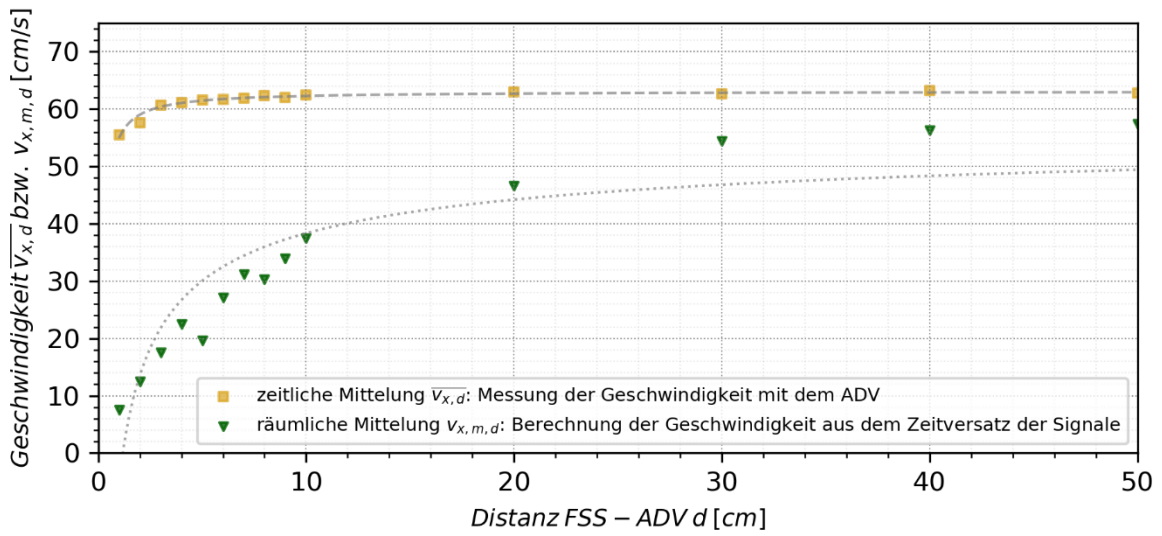
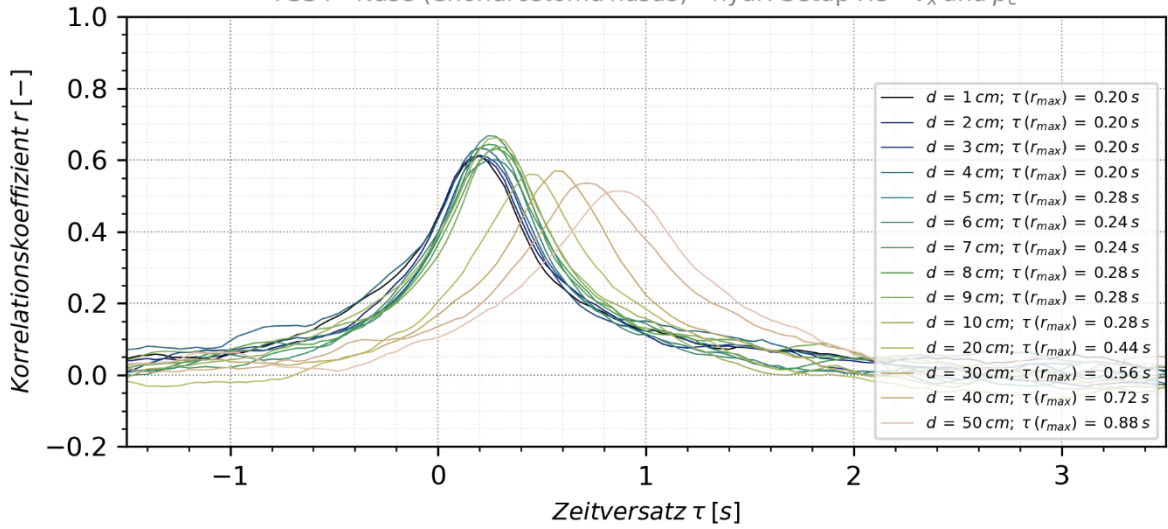
FSS8 - Rotaue (*Rutilus rutilus*) - hydr. Setup H2 - v_x und p_c

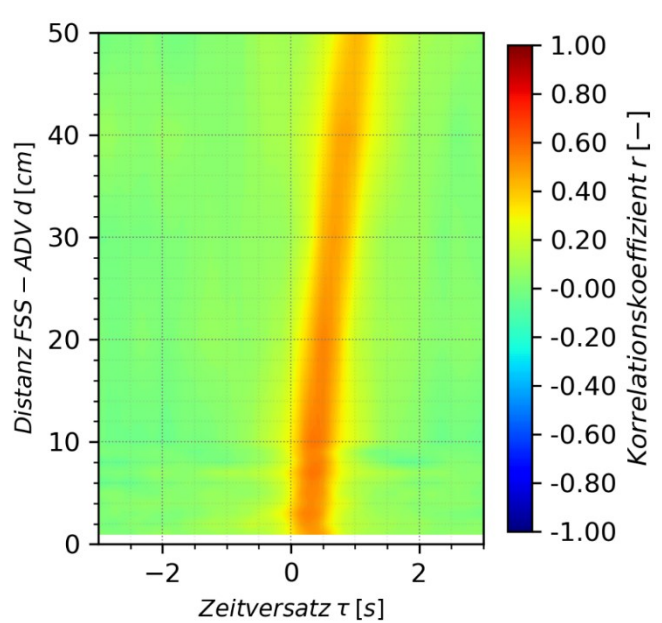
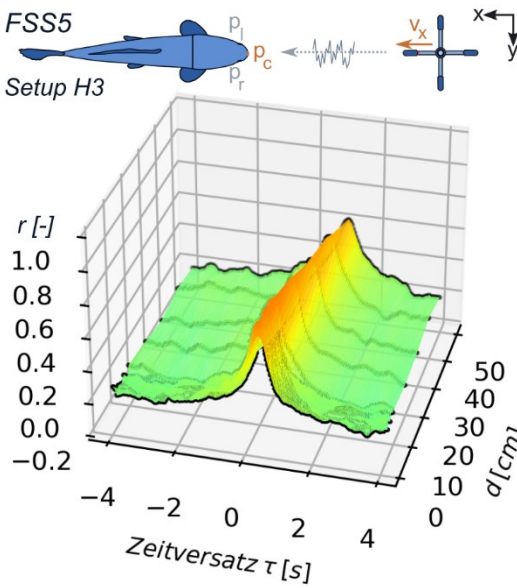
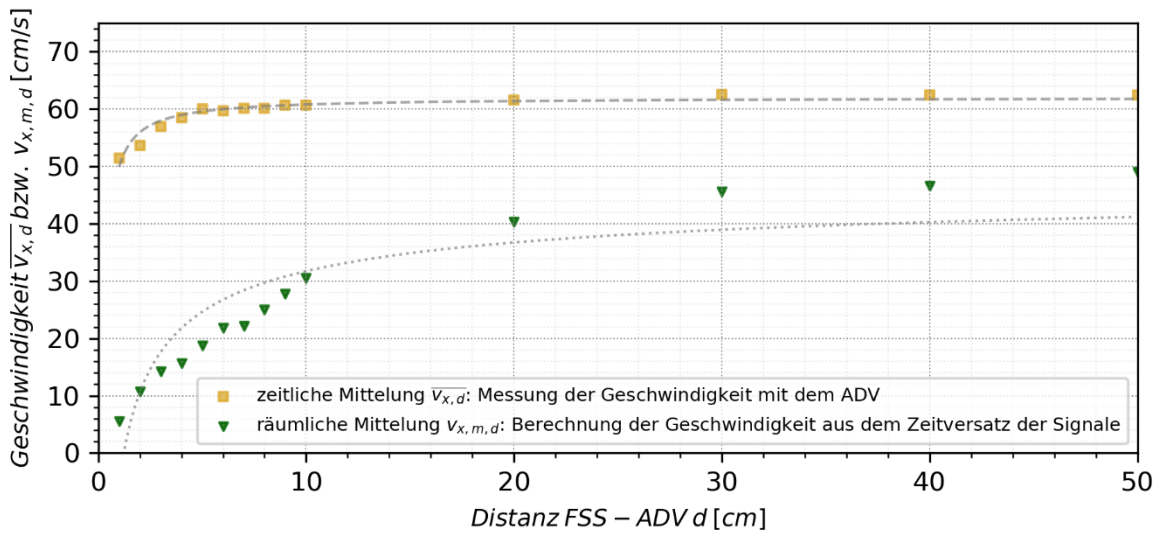
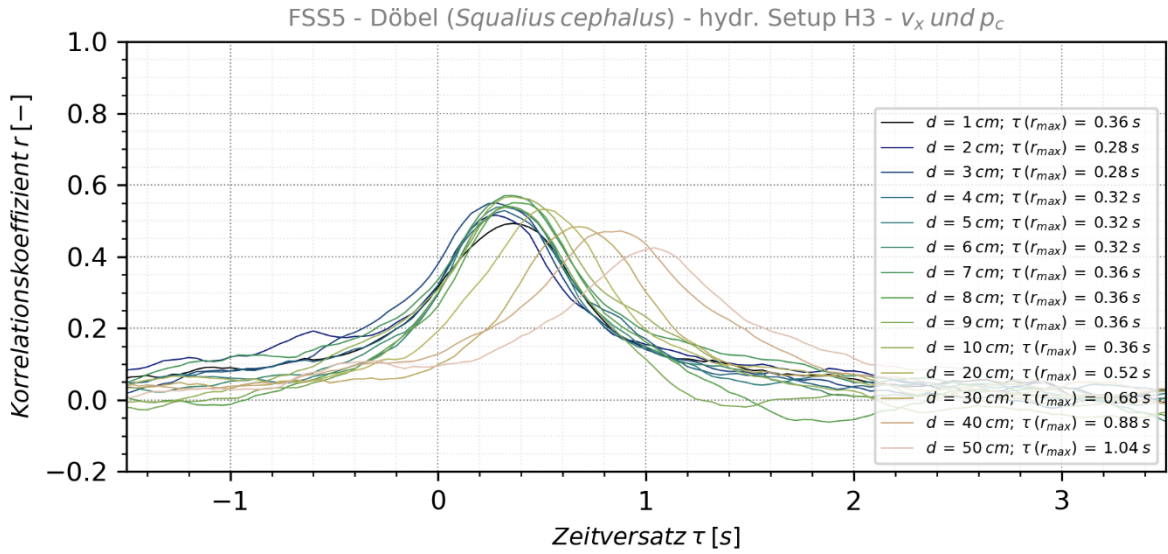


Hydraulisches Setup H3 ($\approx 0,63$ m/s):



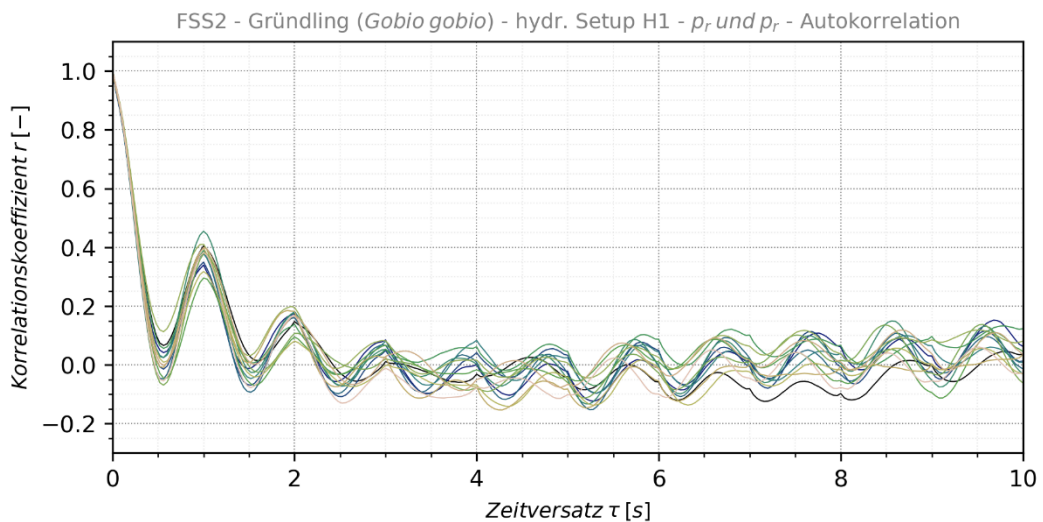
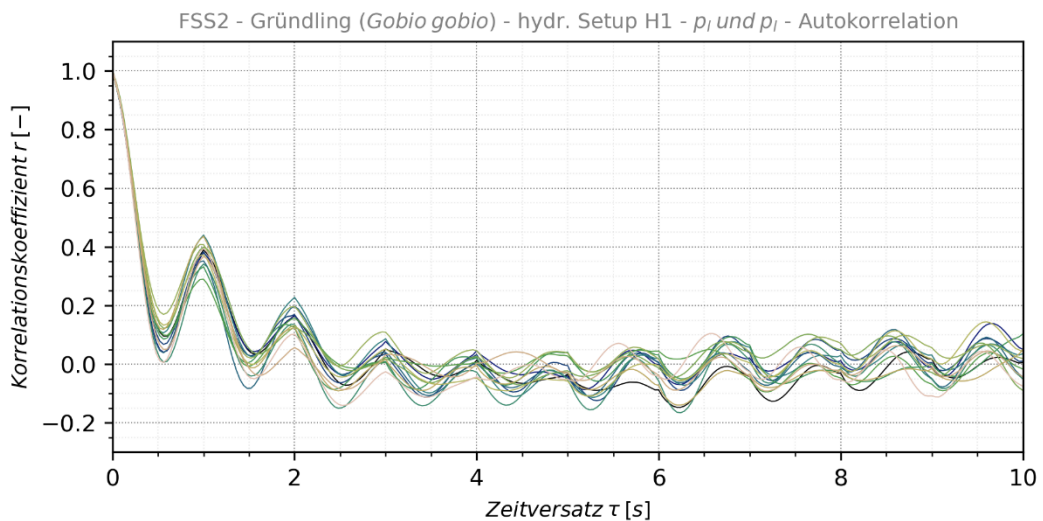
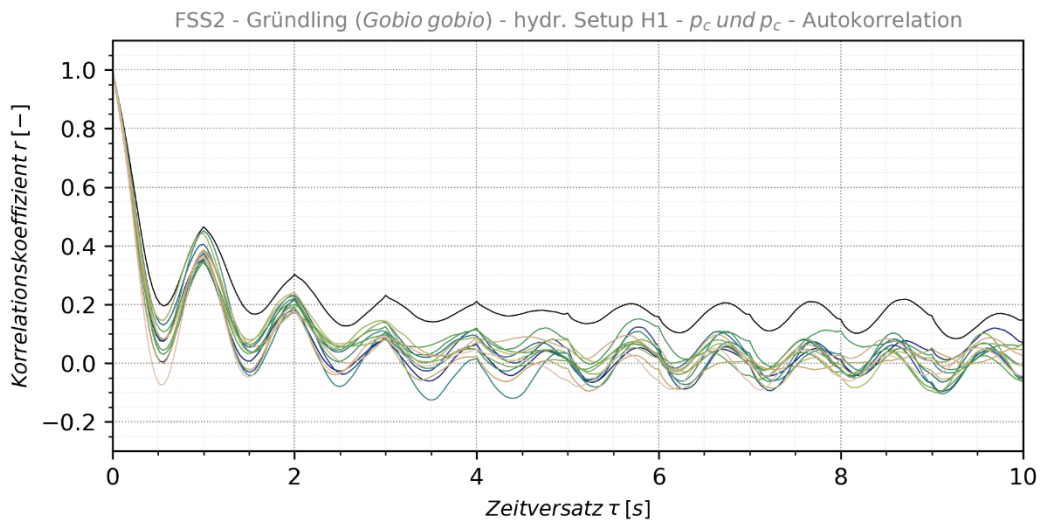
FSS4 - Nase (*Chondrostoma nasus*) - hydr. Setup H3 - v_x und p_c



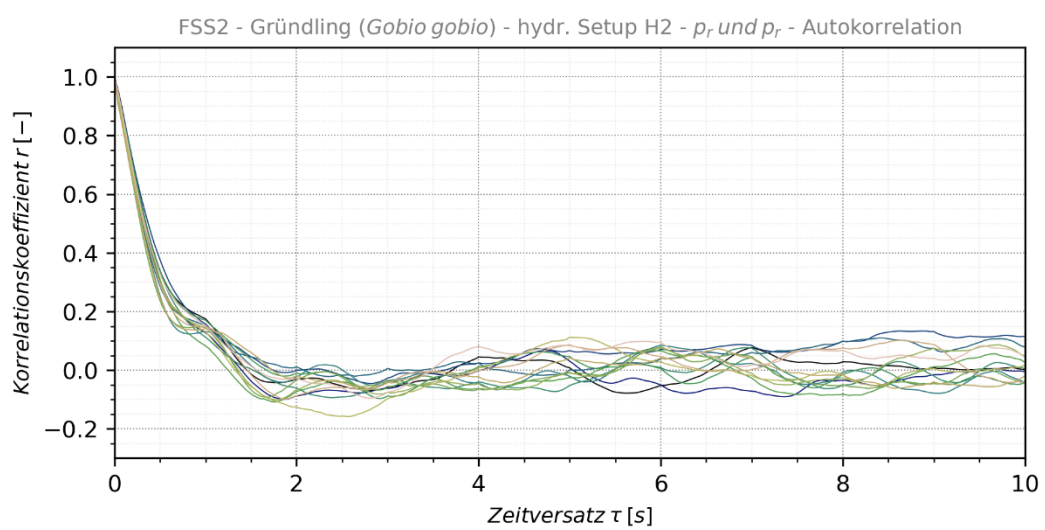
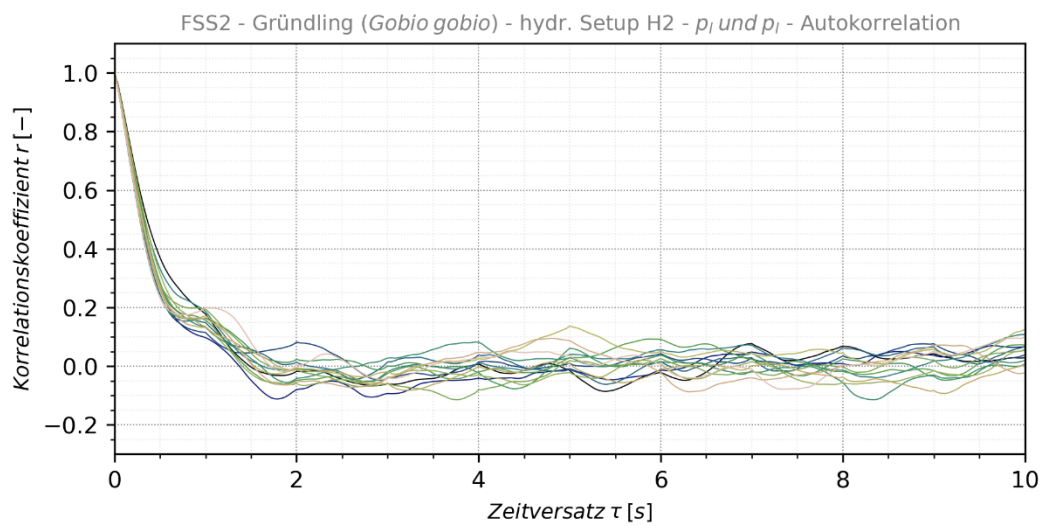
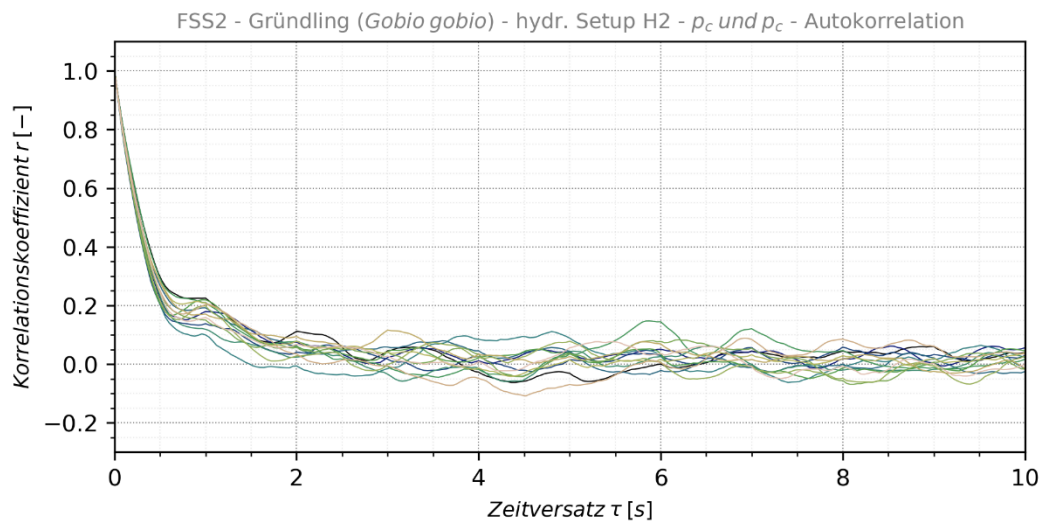


A.6 Einseitige Autokorrelationen der Druckdaten von FSS2

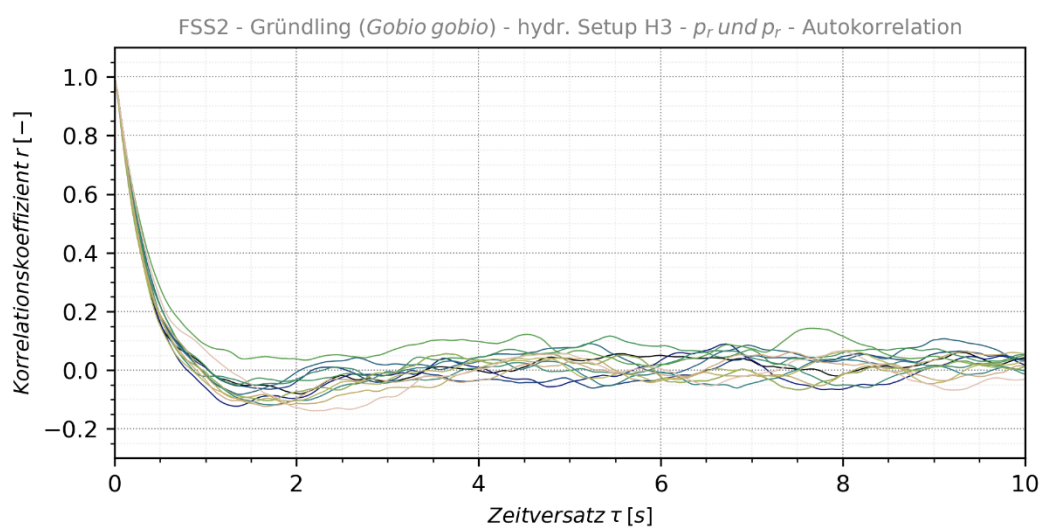
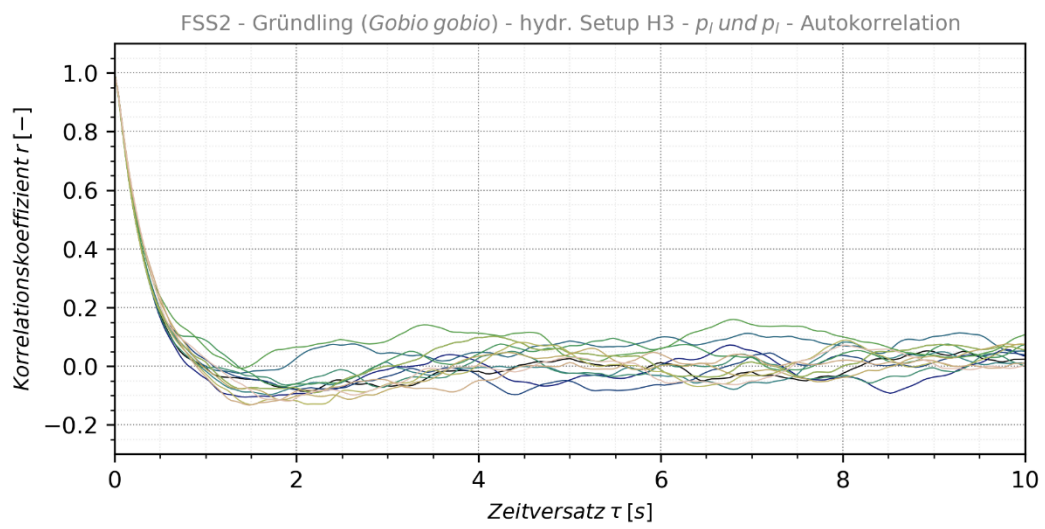
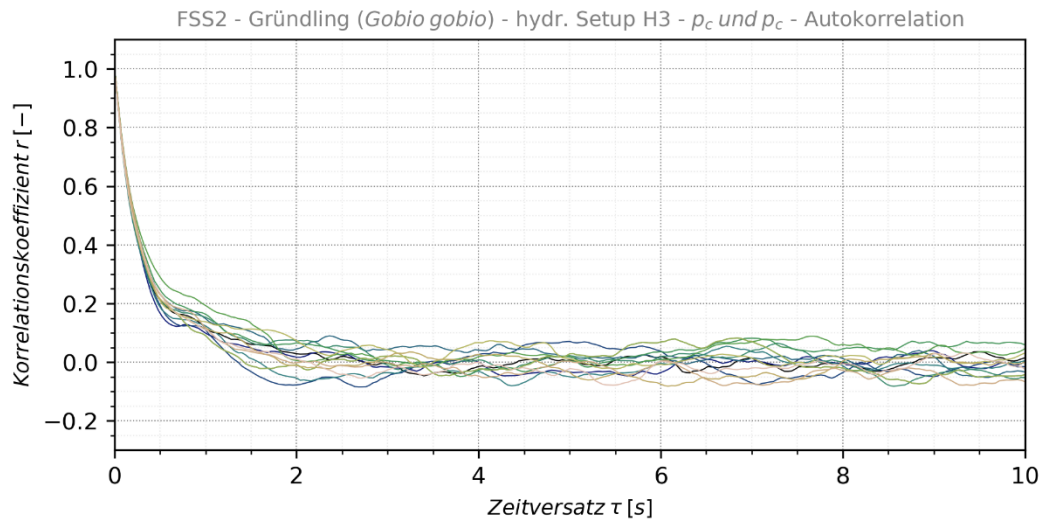
Autokorrelationen von Setup H1 für alle drei Sensoren – die verschiedenen Kurven je Diagramm resultieren aus den Messwiederholungen, in denen der Abstand zum ADV, welches in diesem Fall keine Rolle spielt, geändert wurde. Zu erkennen ist die periodische Frequenz von 1 Hz:



Autokorrelationen von Setup H2 für alle drei Sensoren:

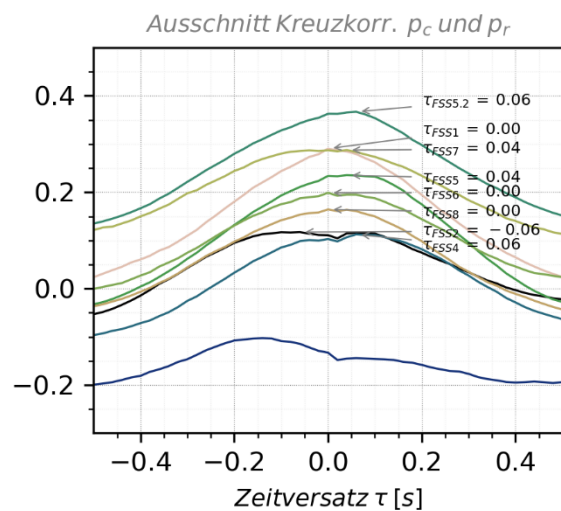
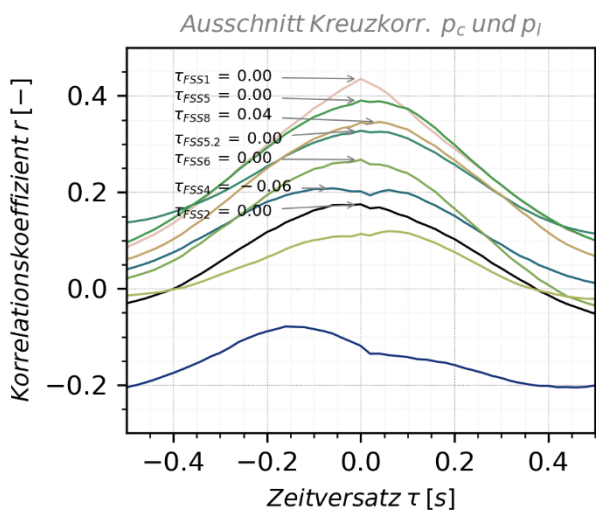
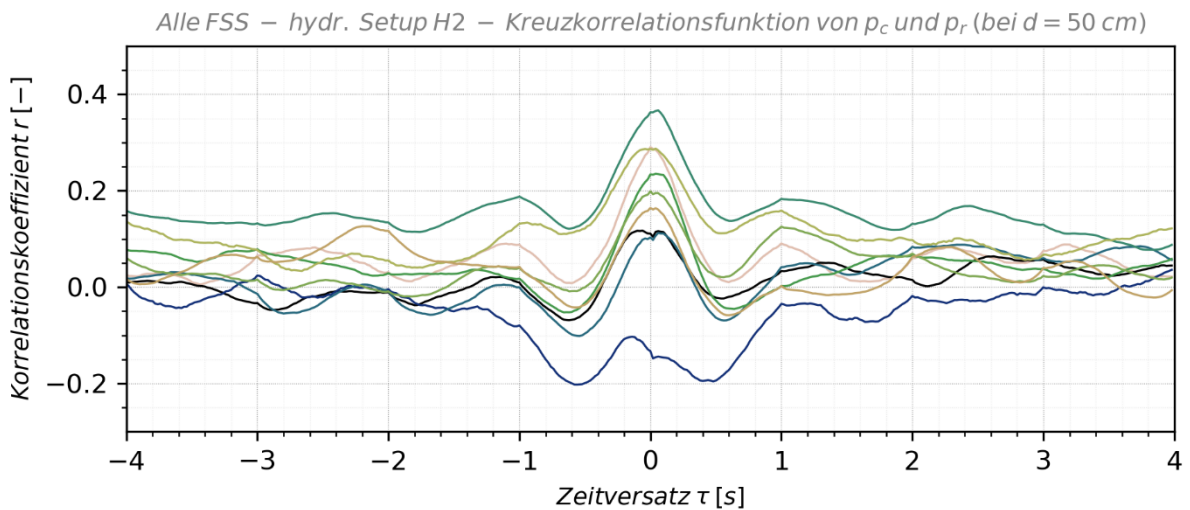
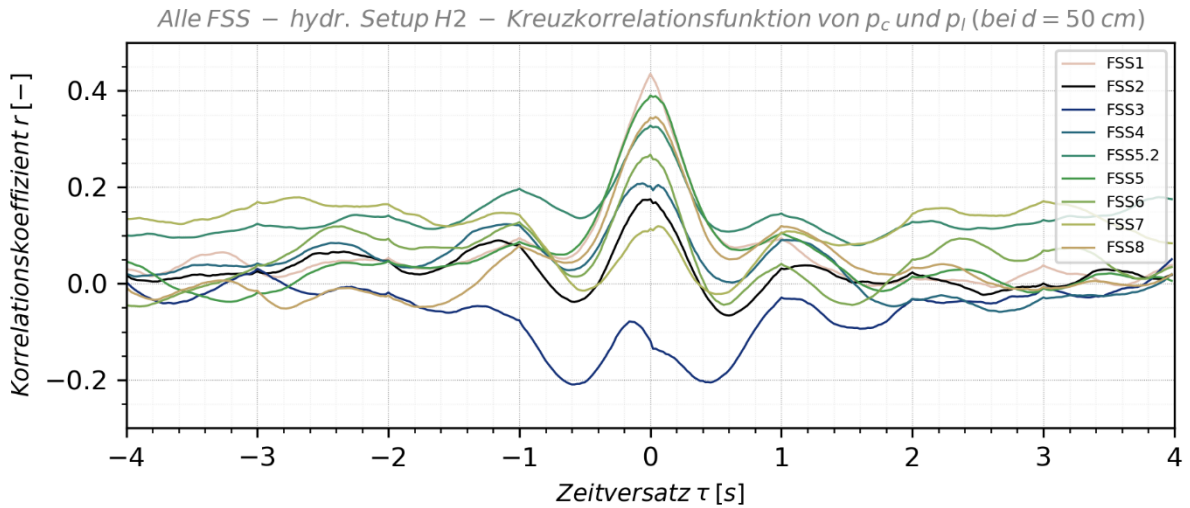


Autokorrelationen von Setup H3 für alle drei Sensoren:



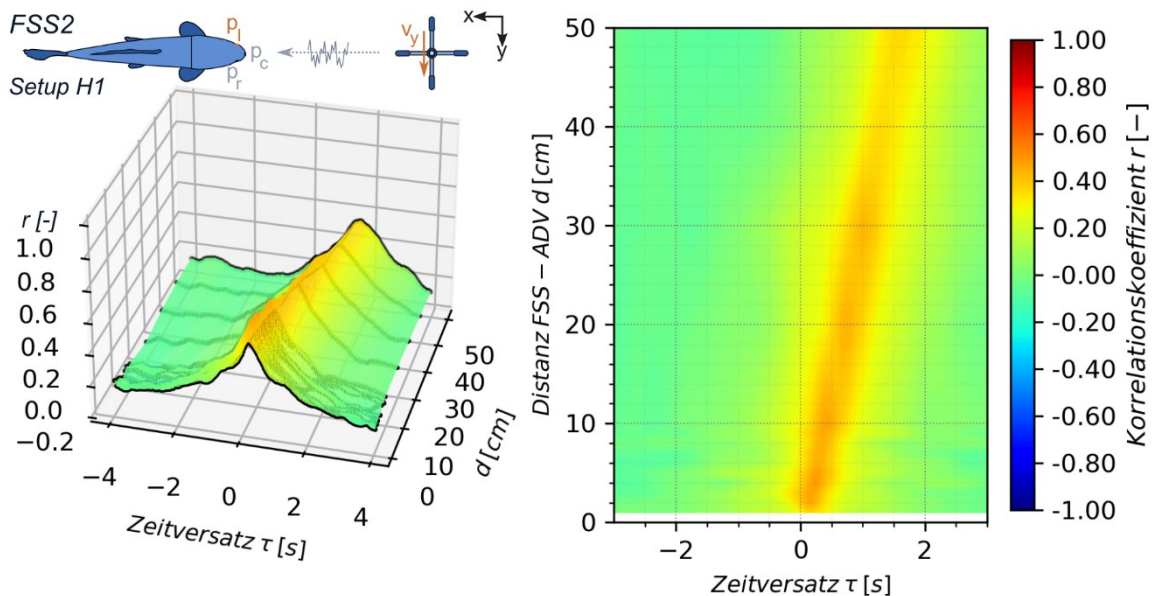
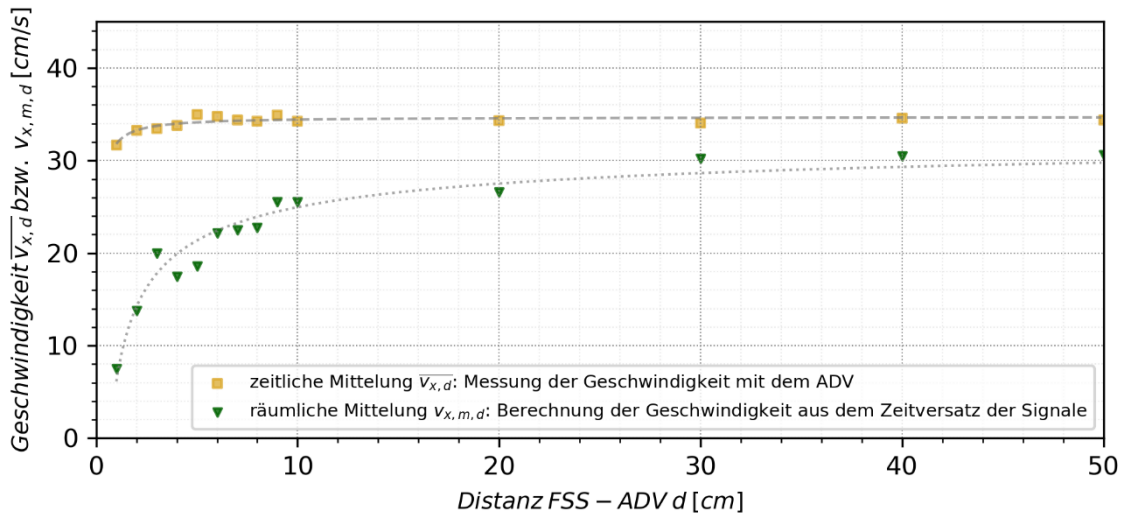
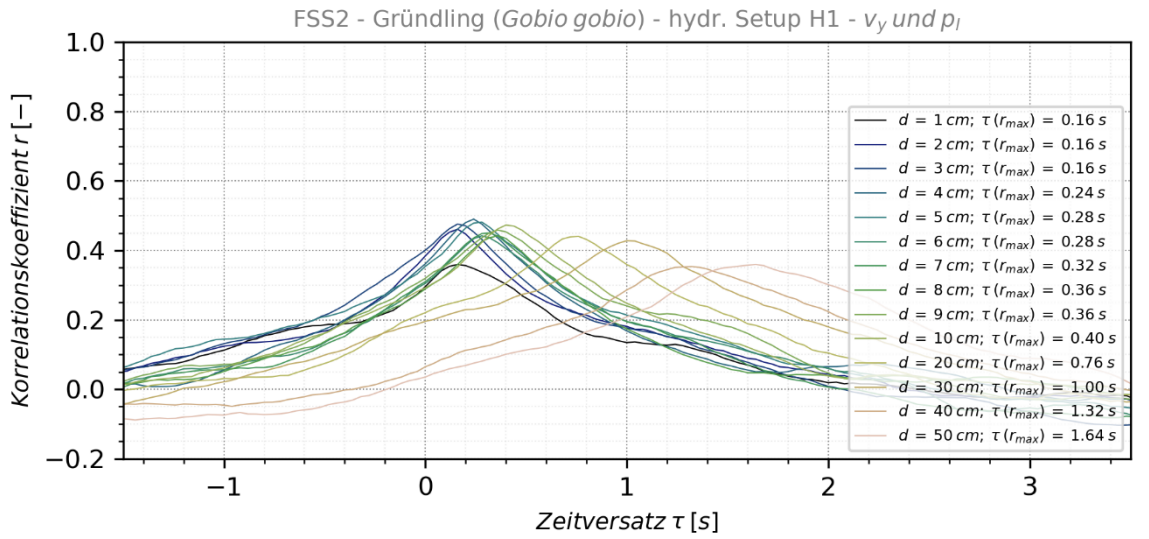
A.7 Kreuzkorrelationen: p_c (FSS) und $p_{l/r}$ (FSS)

Die mit den Daten der FSS3 (Barbe) gebildeten Korrelationen zeigen bei allen Analysen Abweichungen von den restlichen FSS. Dies liegt an der Anordnung der Drucksensoren, wie Anhang A.9 zeigt.

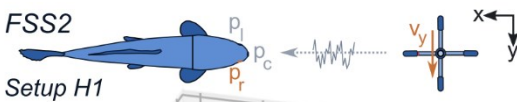
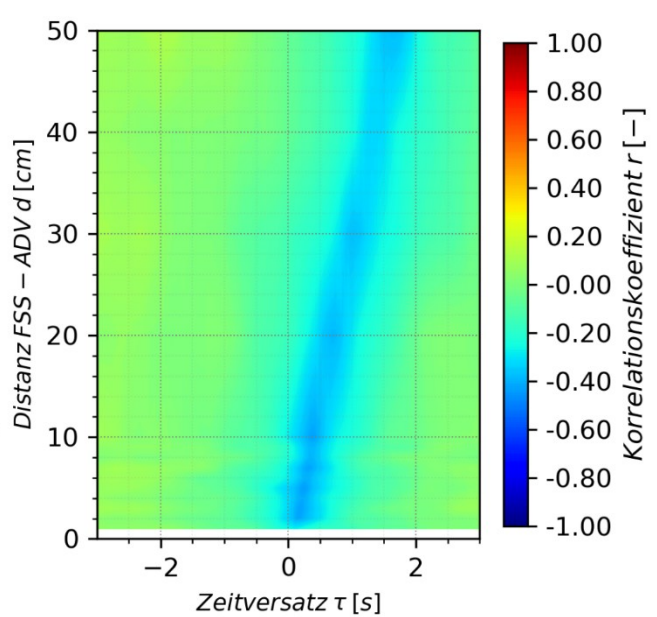
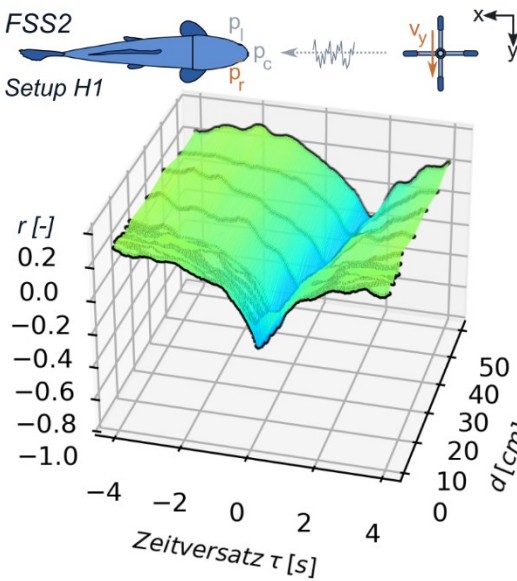
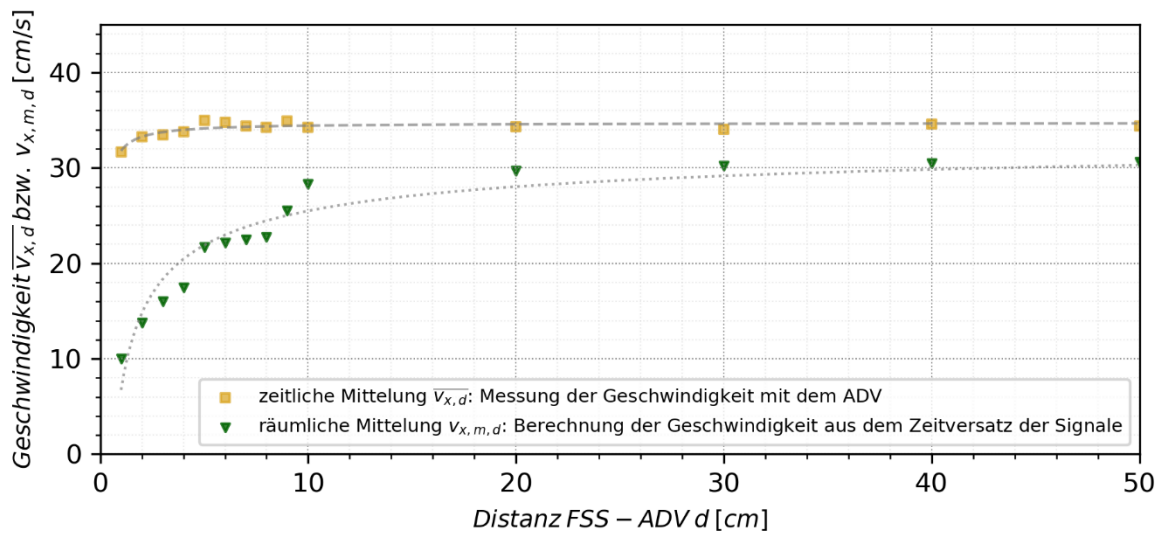
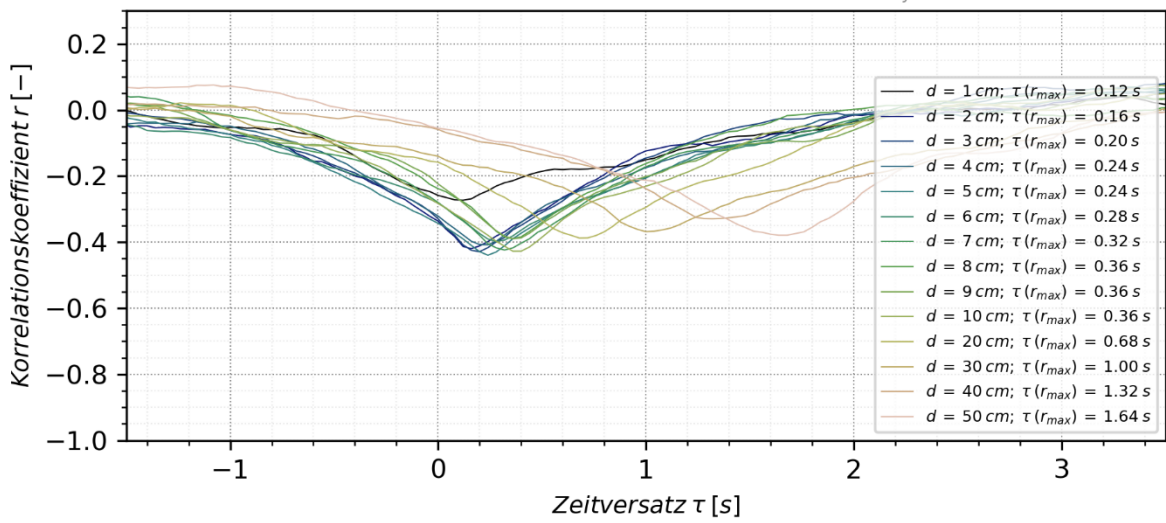


A.8 Kreuzkorrelationen: v_y (ADV) und $p_{l/r}$ (FSS)

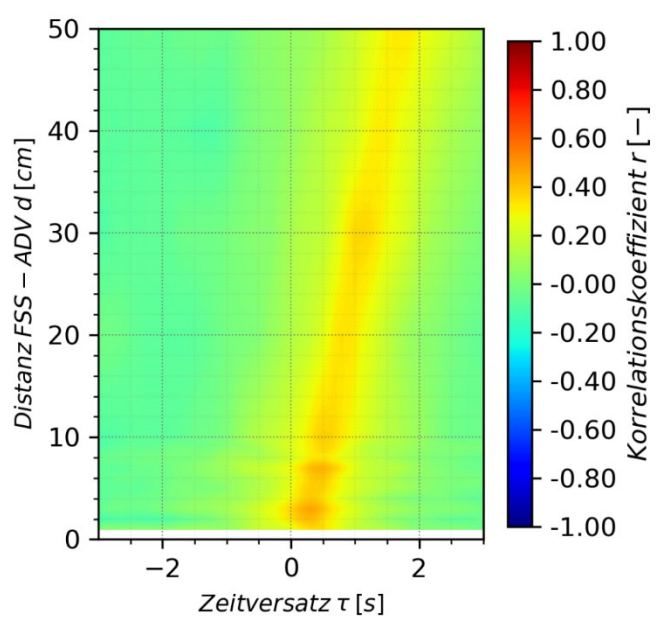
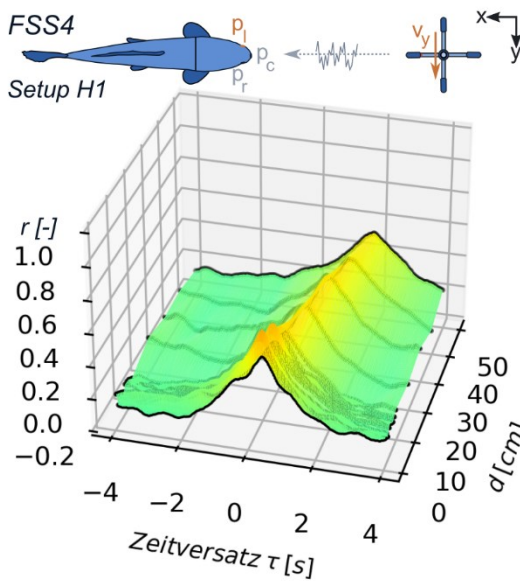
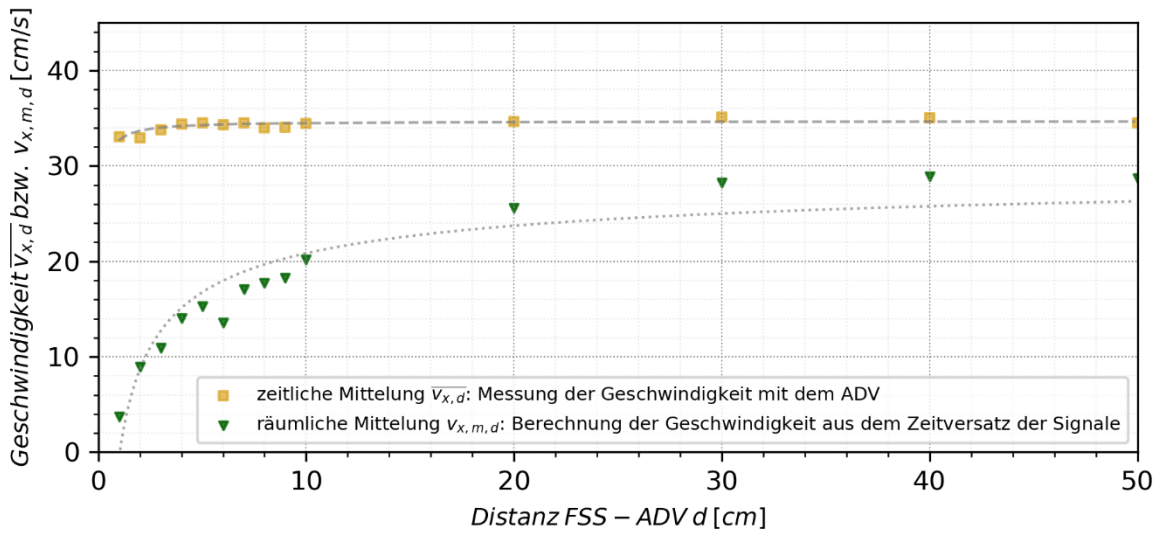
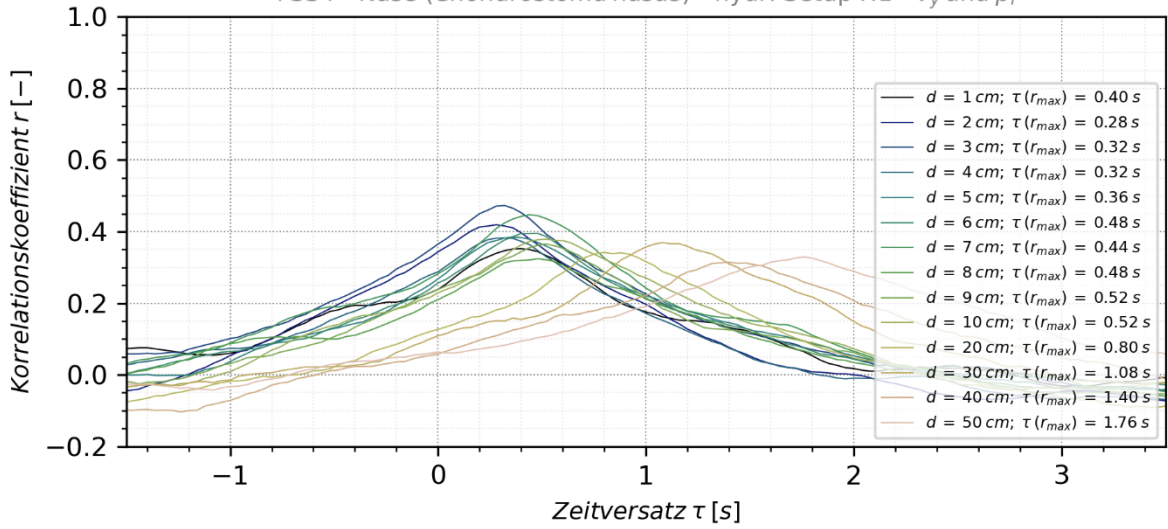
Hydraulisches Setup H1 ($\approx 0,35$ m/s):



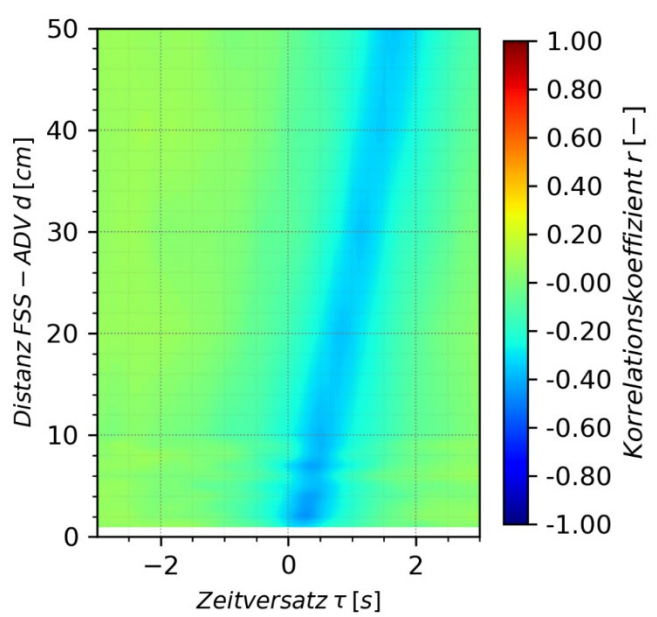
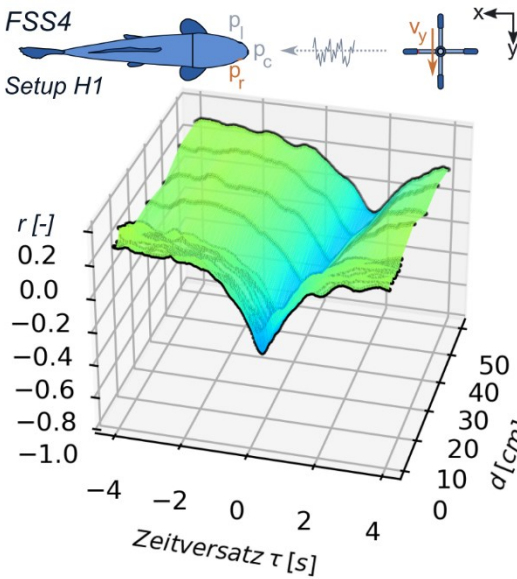
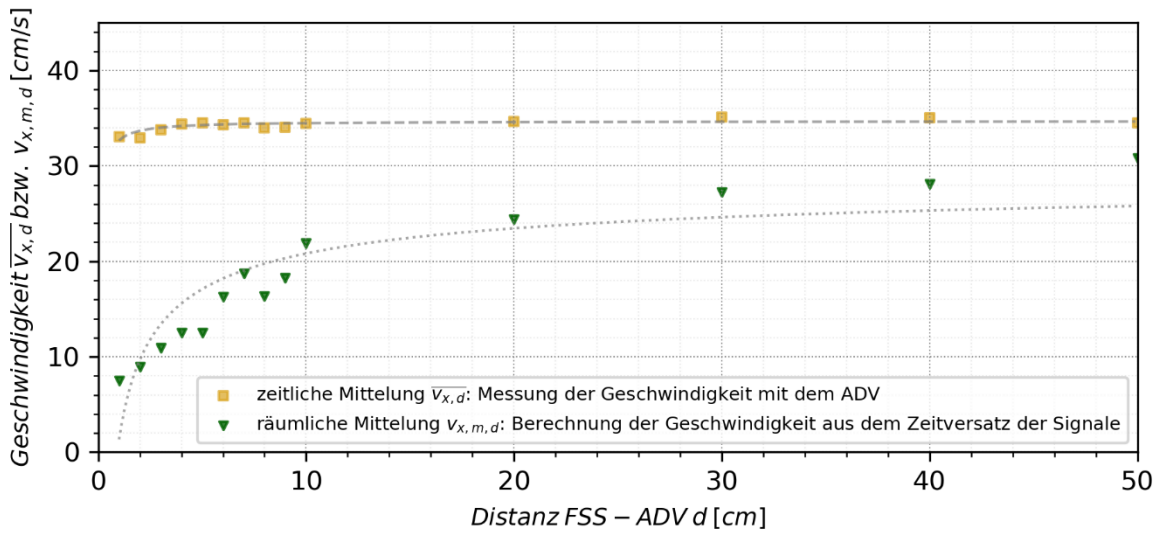
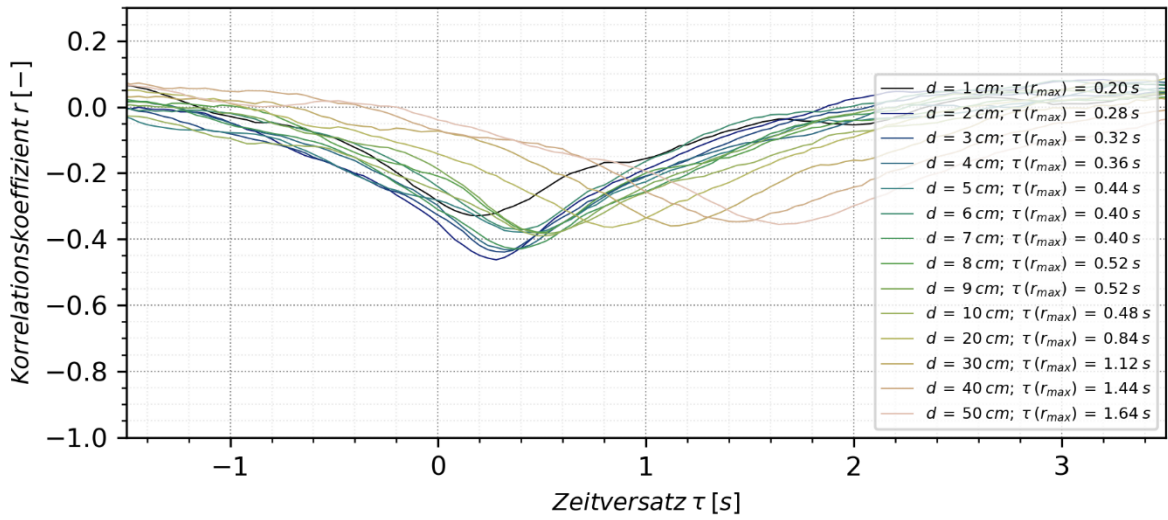
FSS2 - Gründling (*Gobio gobio*) - hydr. Setup H1 - v_y und p_r



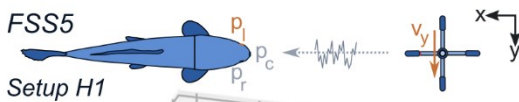
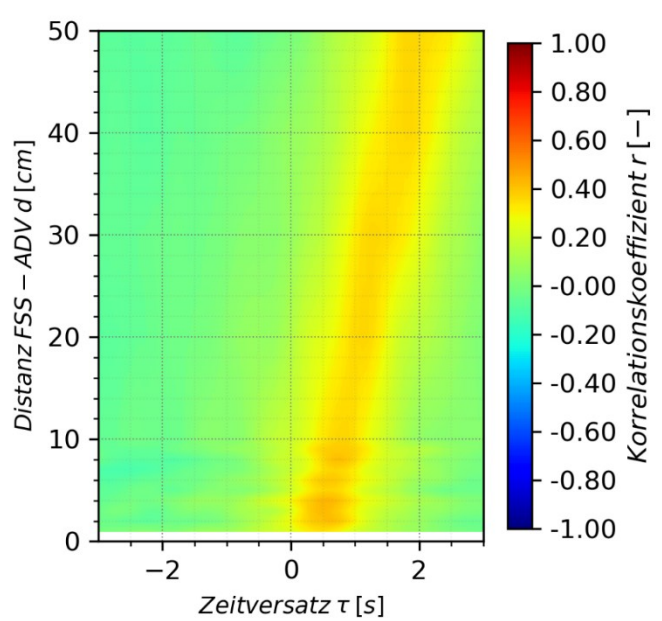
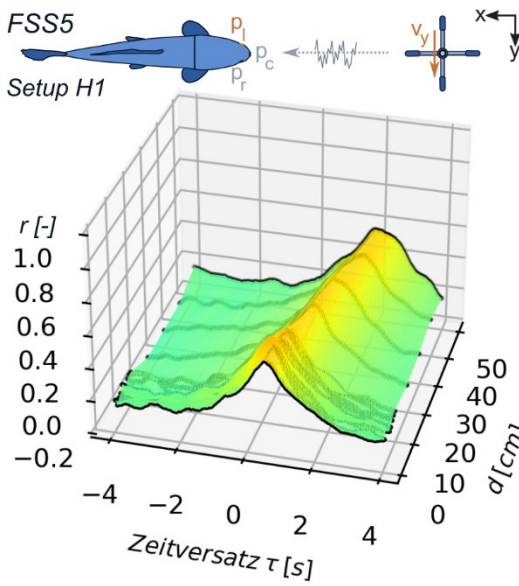
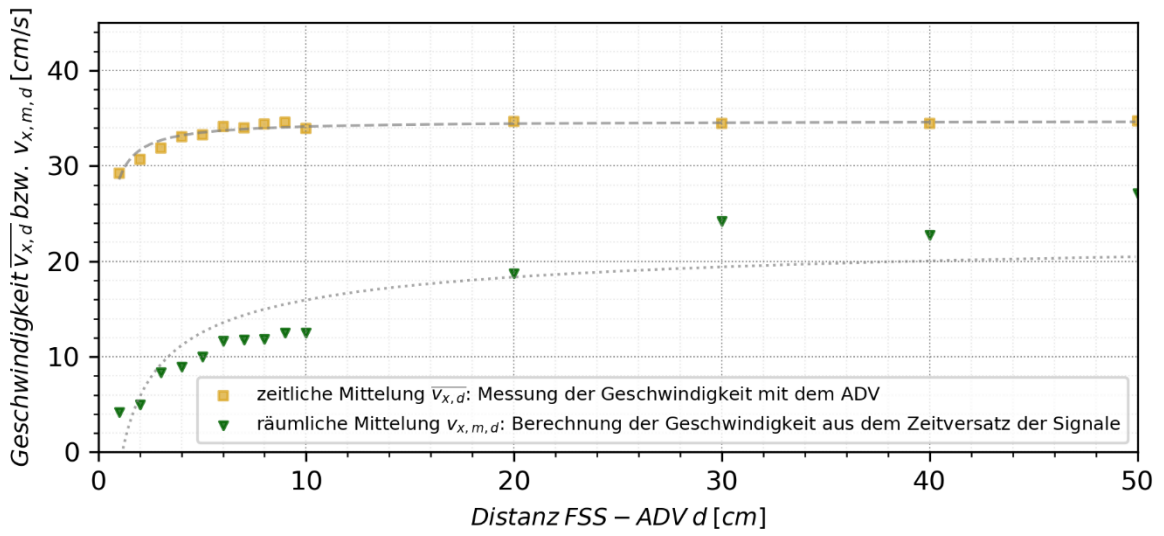
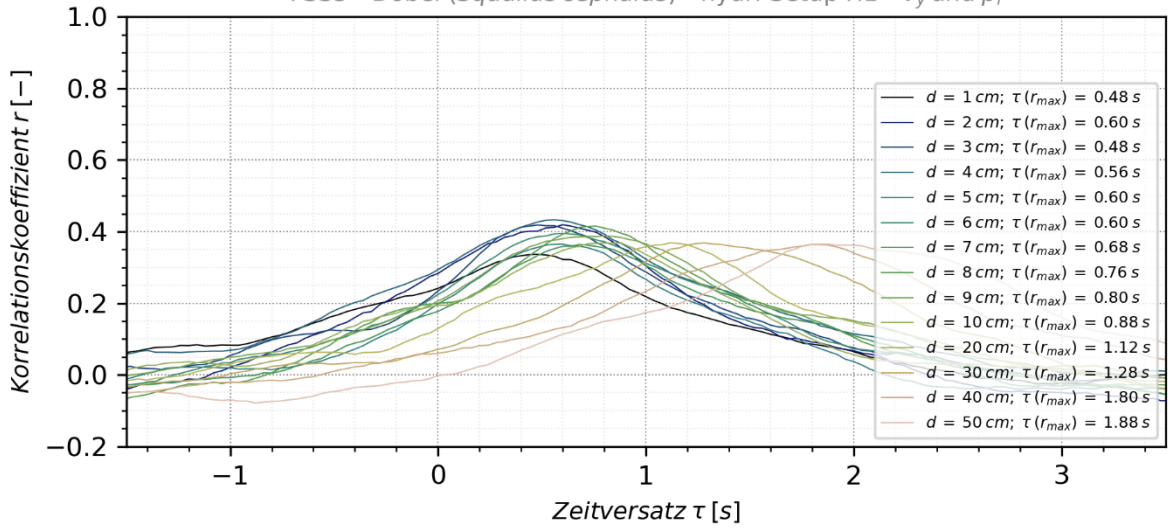
FSS4 - Nase (*Chondrostoma nasus*) - hydr. Setup H1 - v_y und p_l

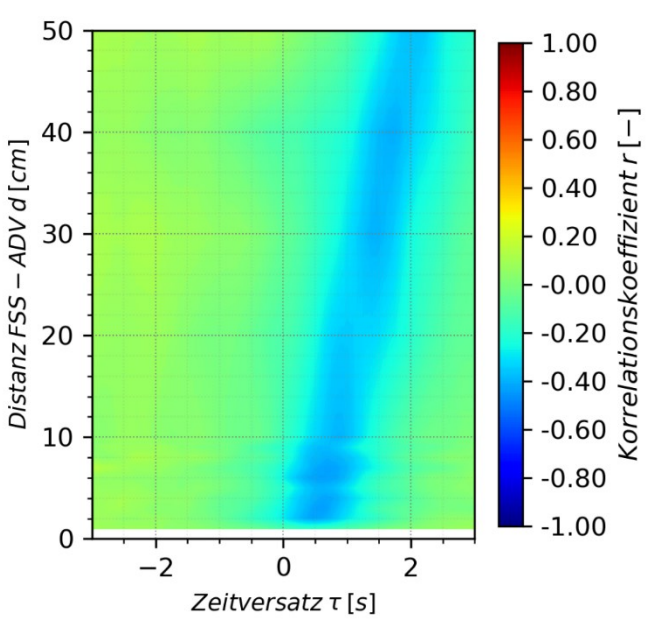
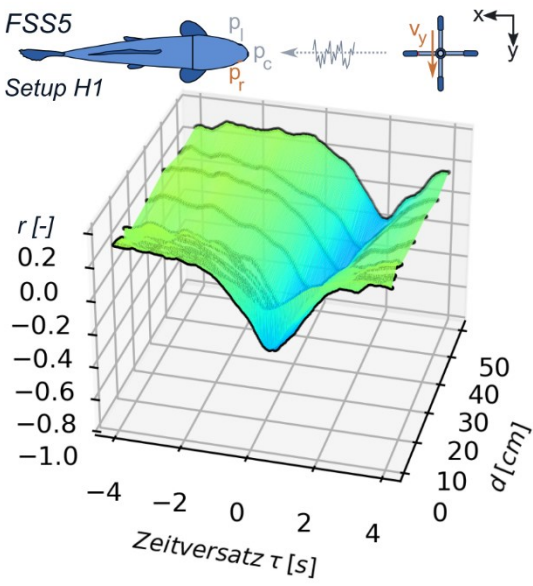
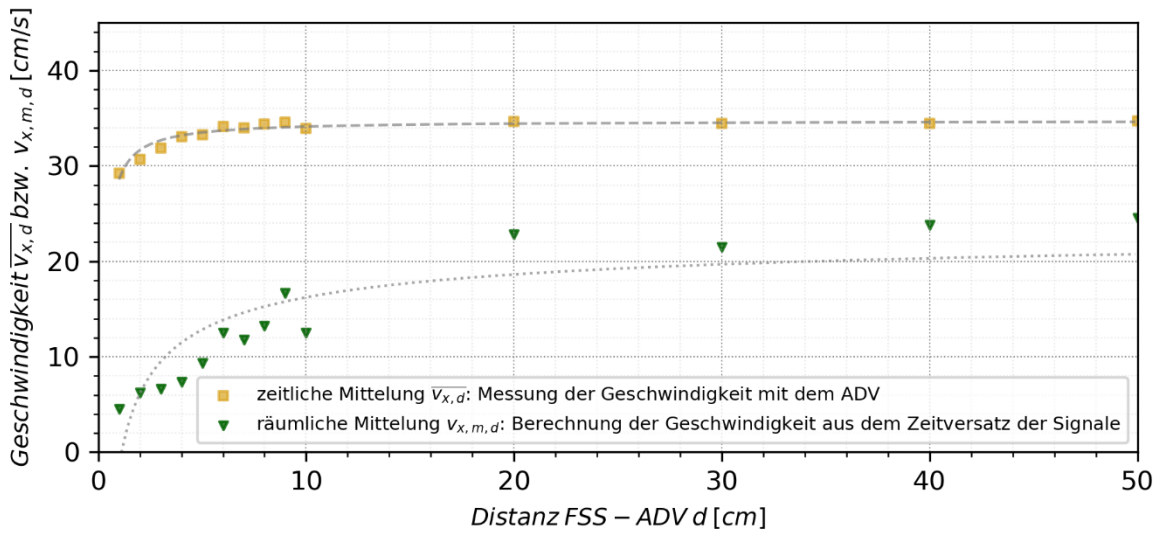
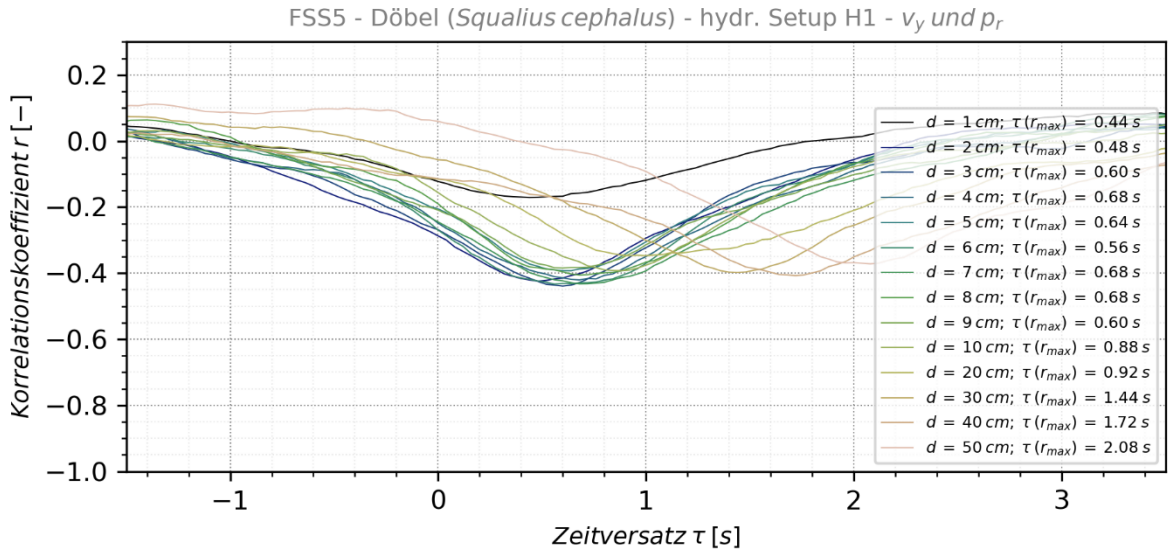


FSS4 - Nase (*Chondrostoma nasus*) - hydr. Setup H1 - v_y und p_r

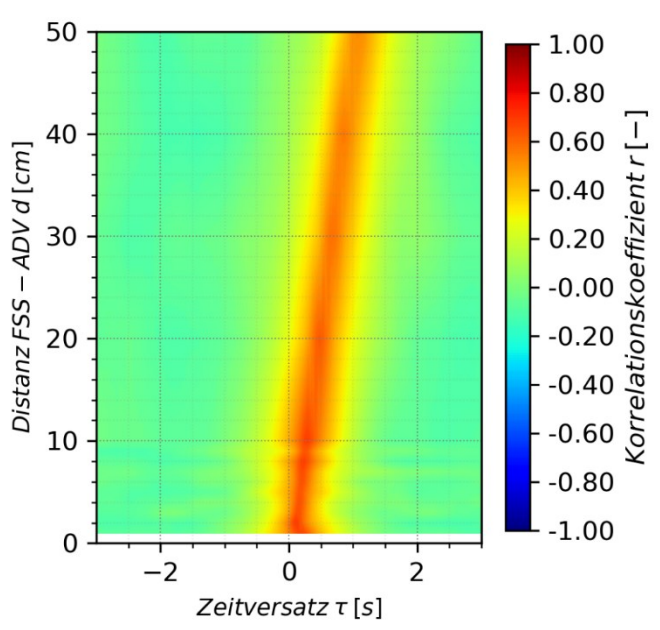
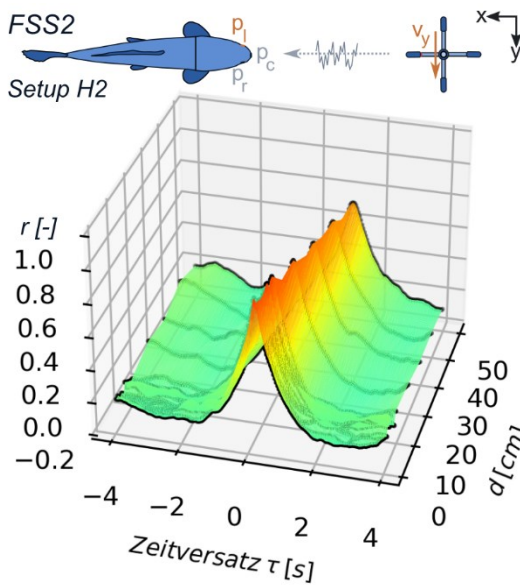
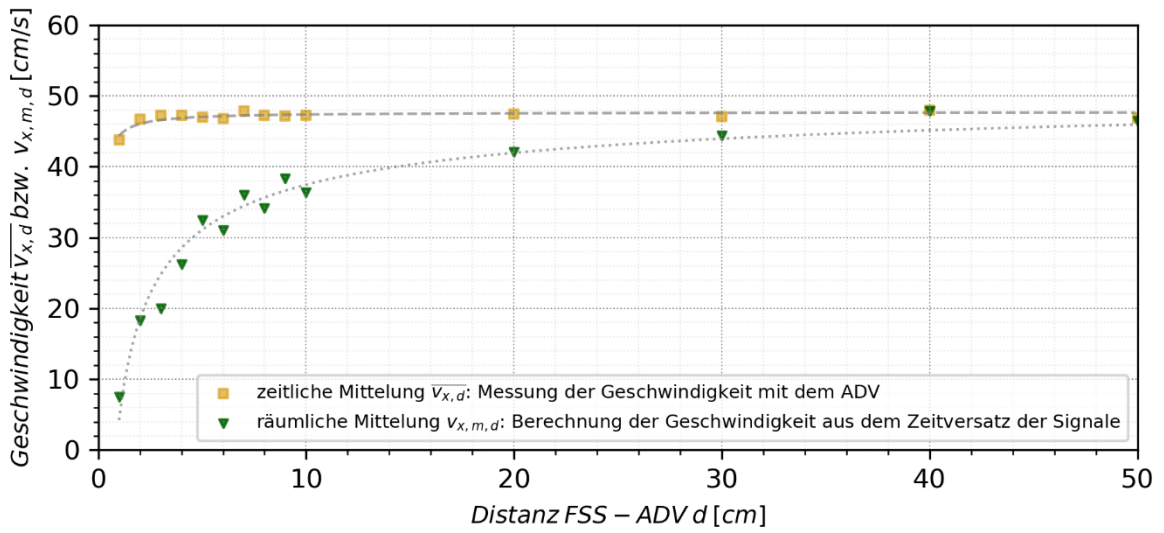
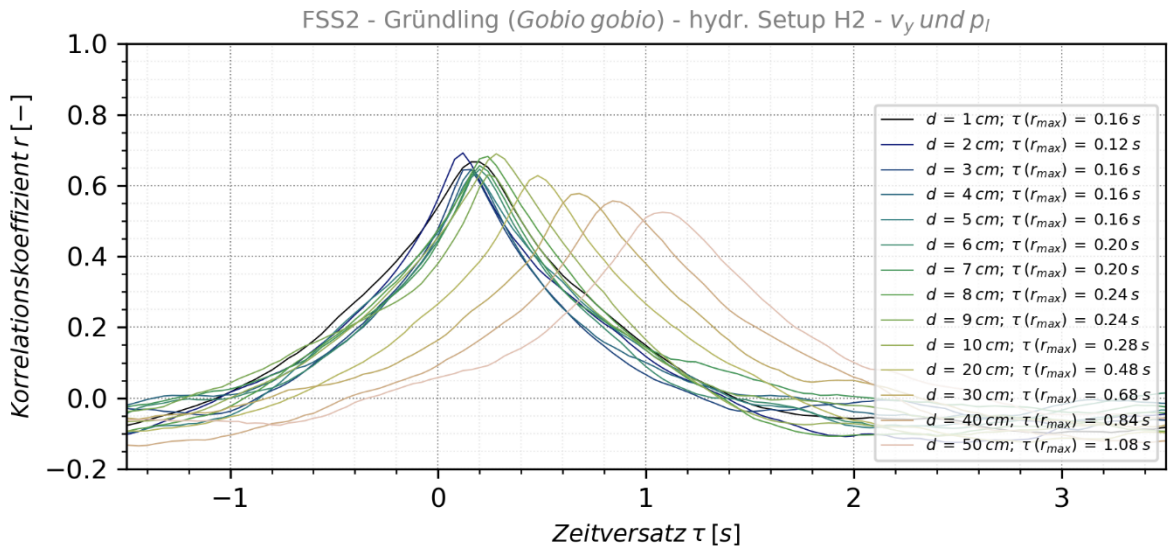


FSS5 - Döbel (*Squalius cephalus*) - hydr. Setup H1 - v_y und p_l

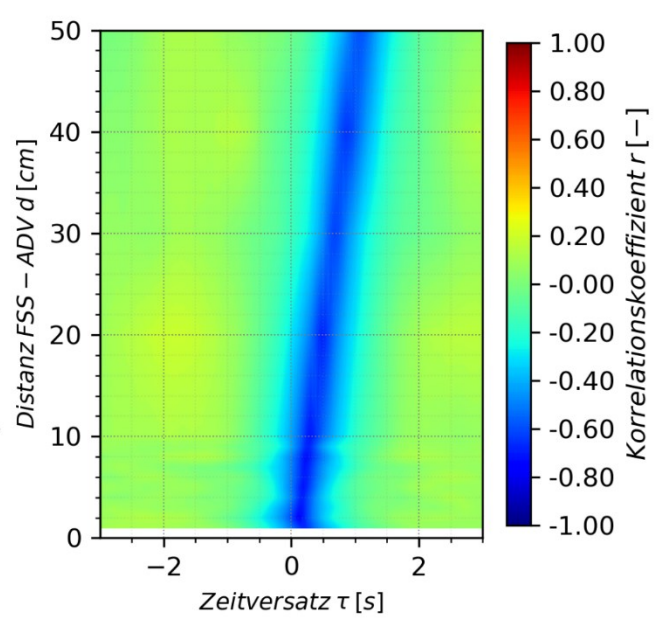
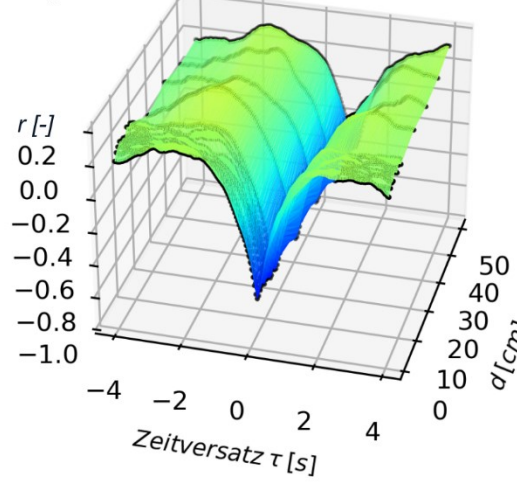
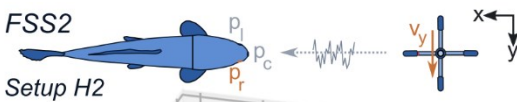
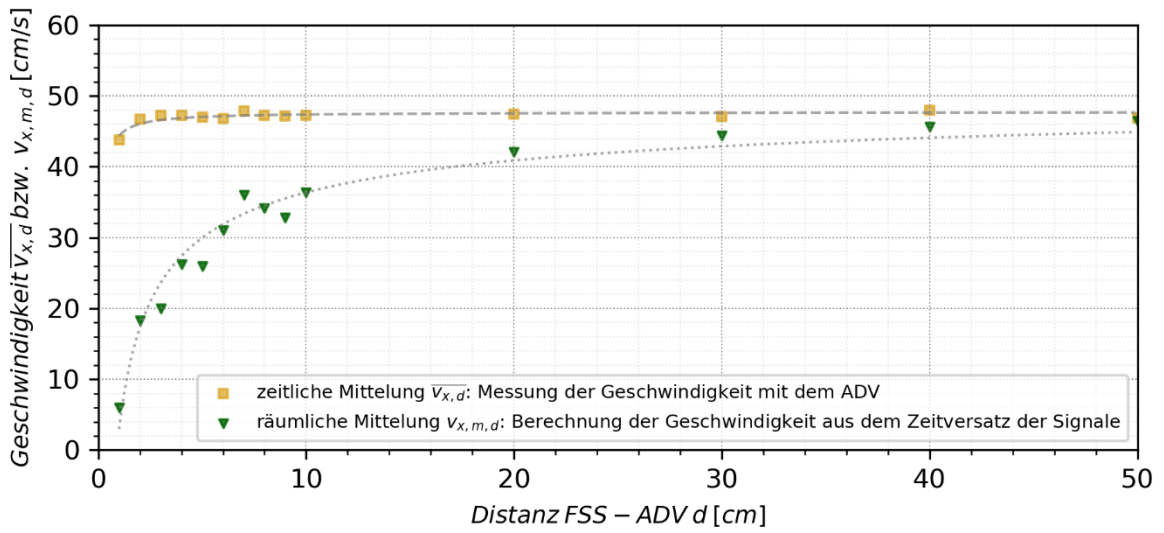
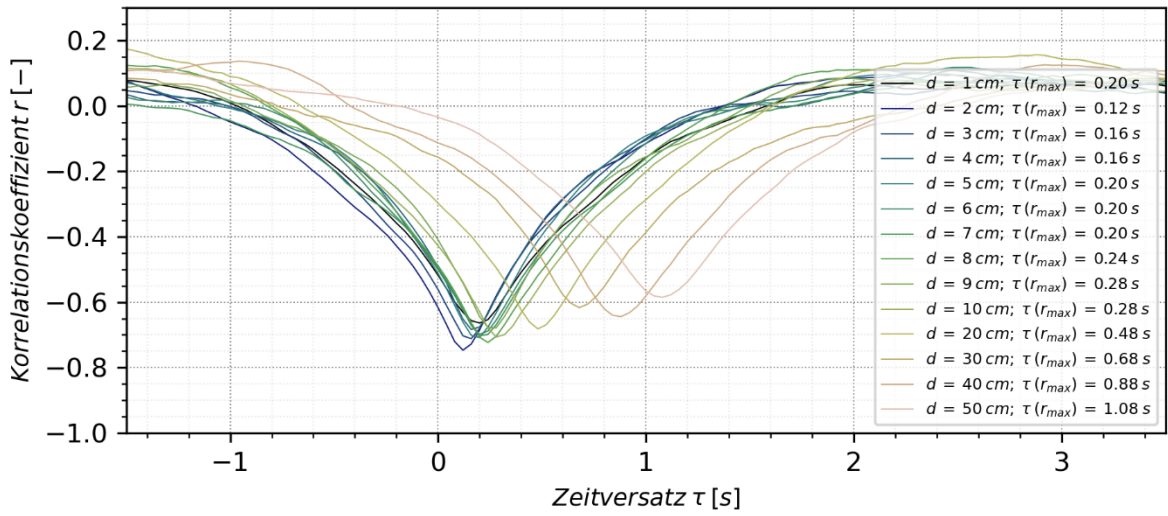




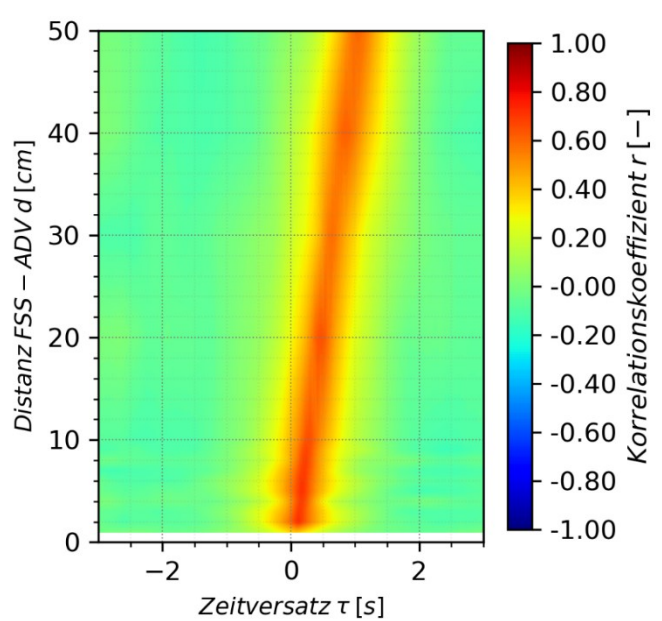
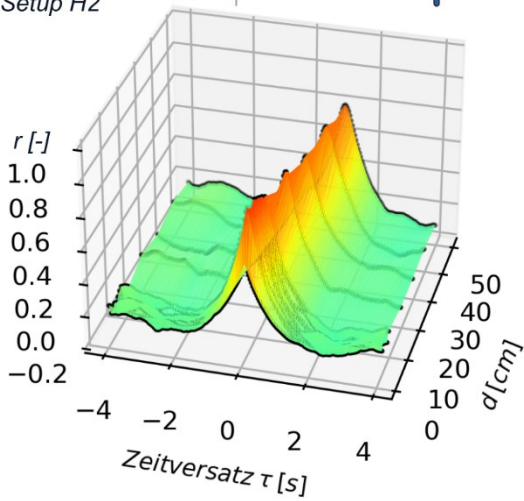
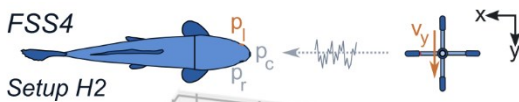
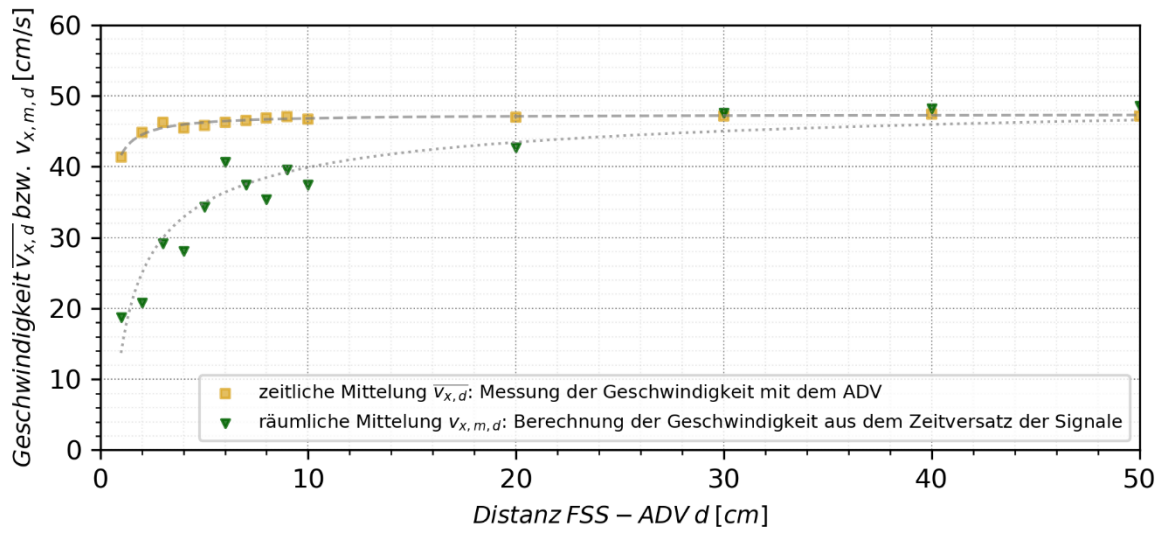
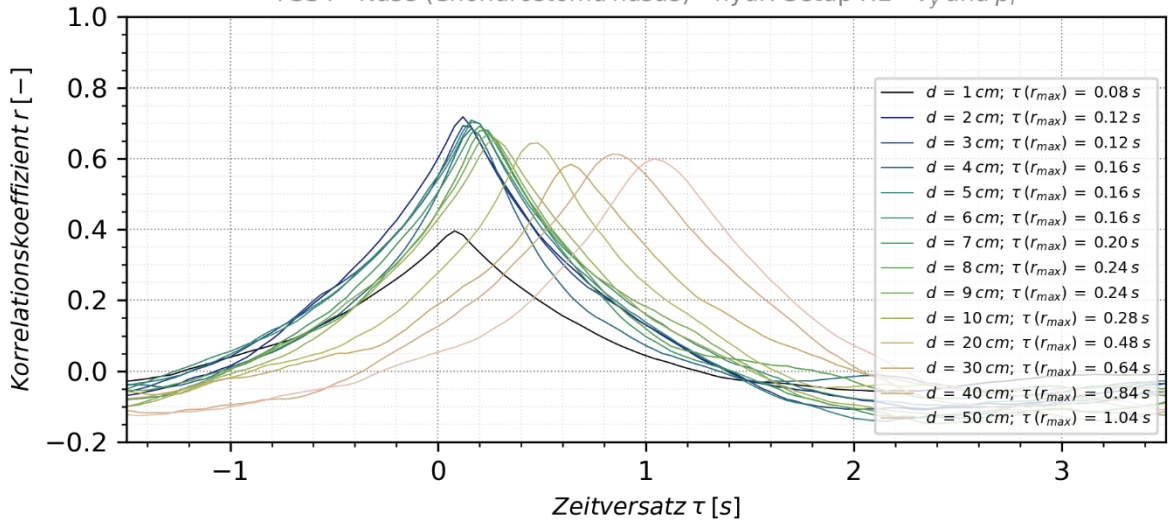
Hydraulisches Setup H2 ($\approx 0,48$ m/s):



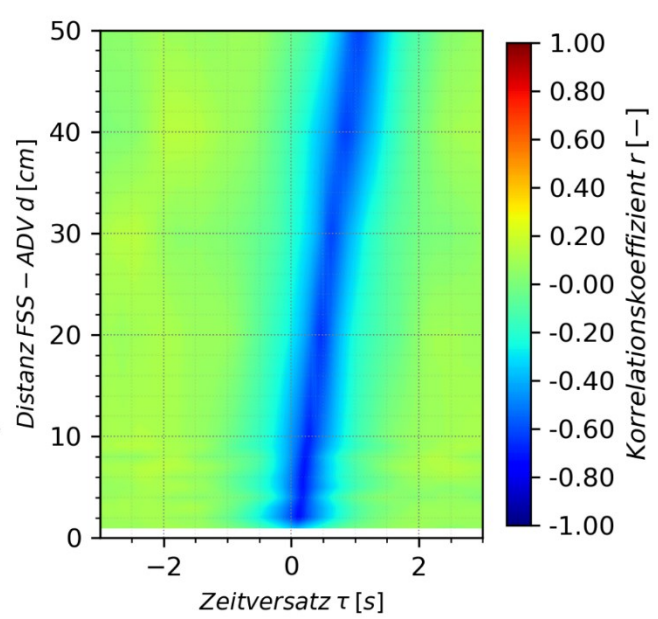
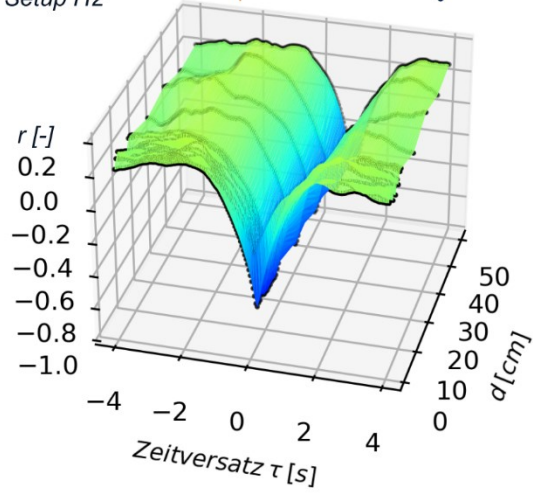
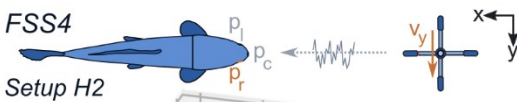
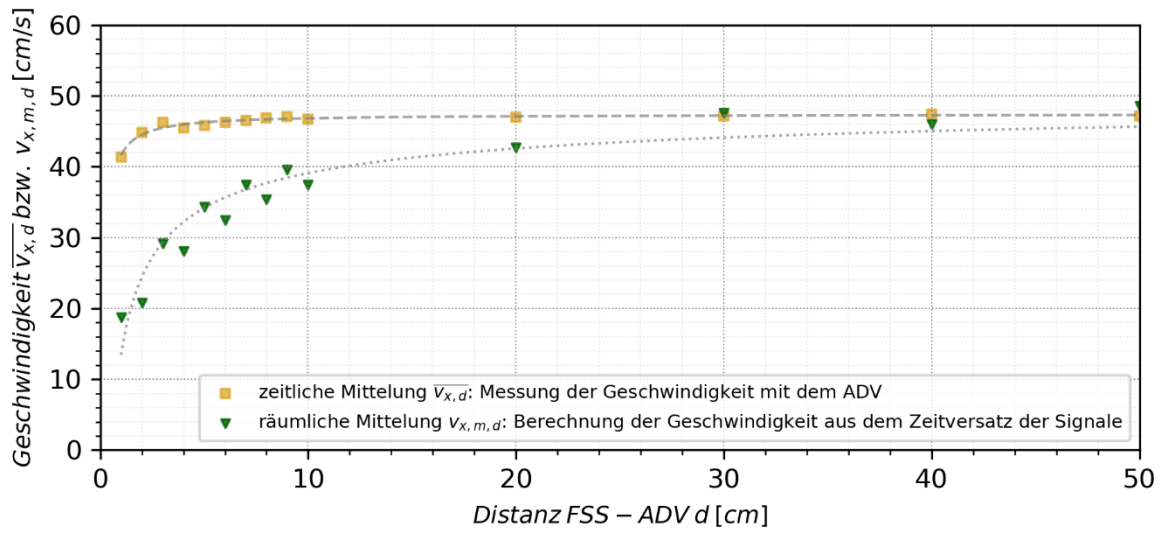
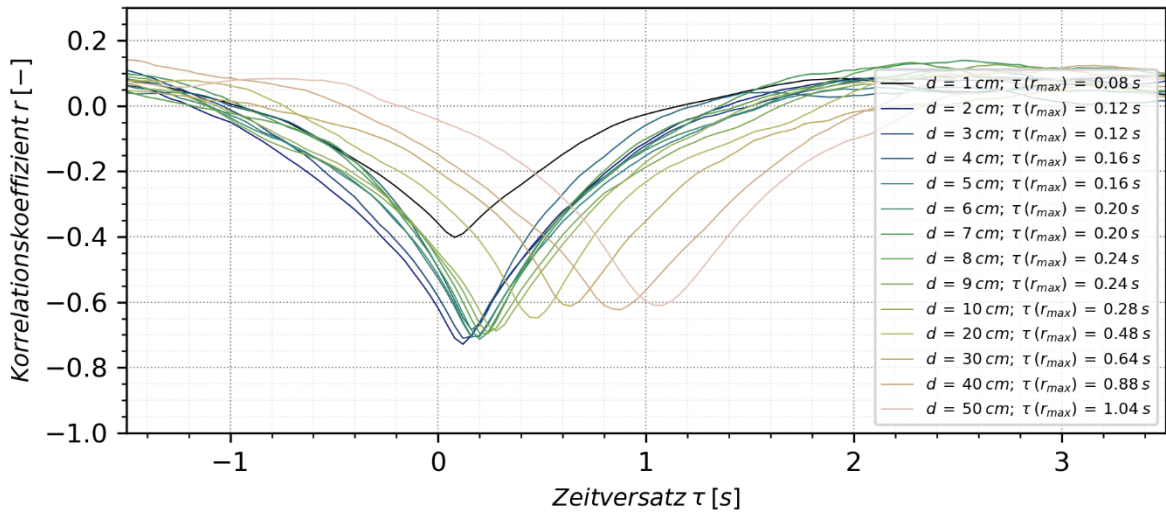
FSS2 - Gründling (*Gobio gobio*) - hydr. Setup H2 - v_y und p_r



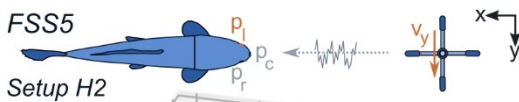
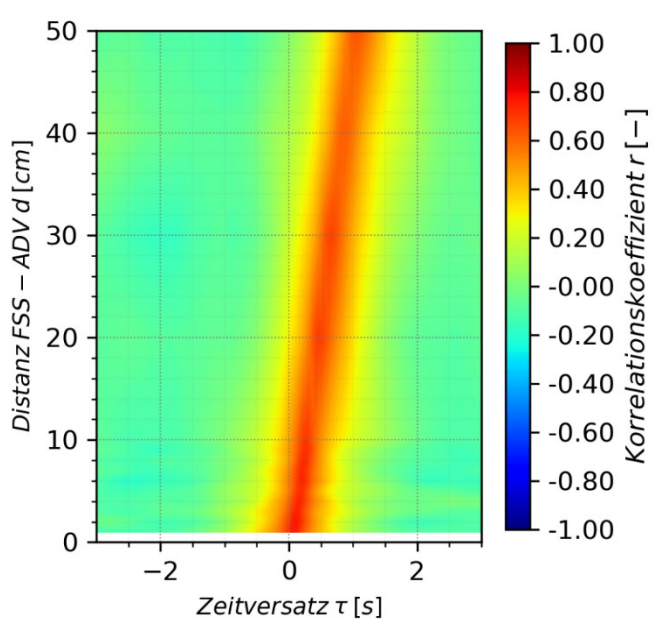
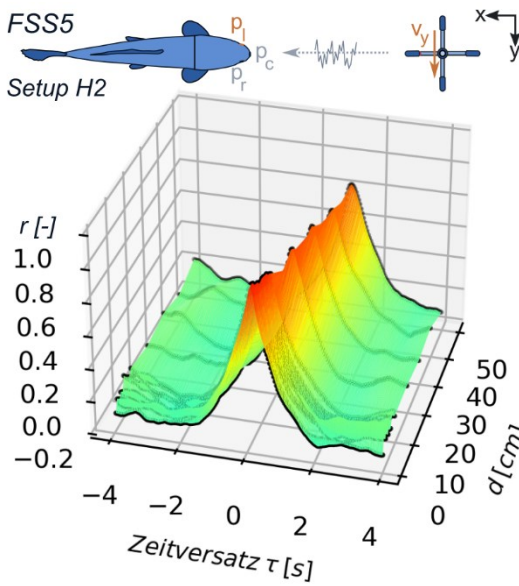
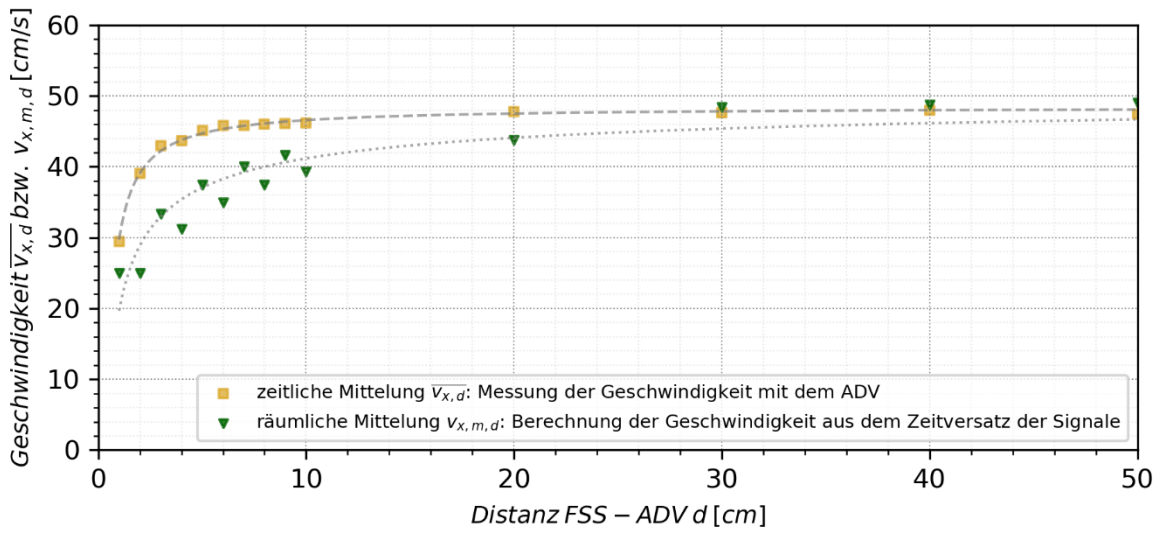
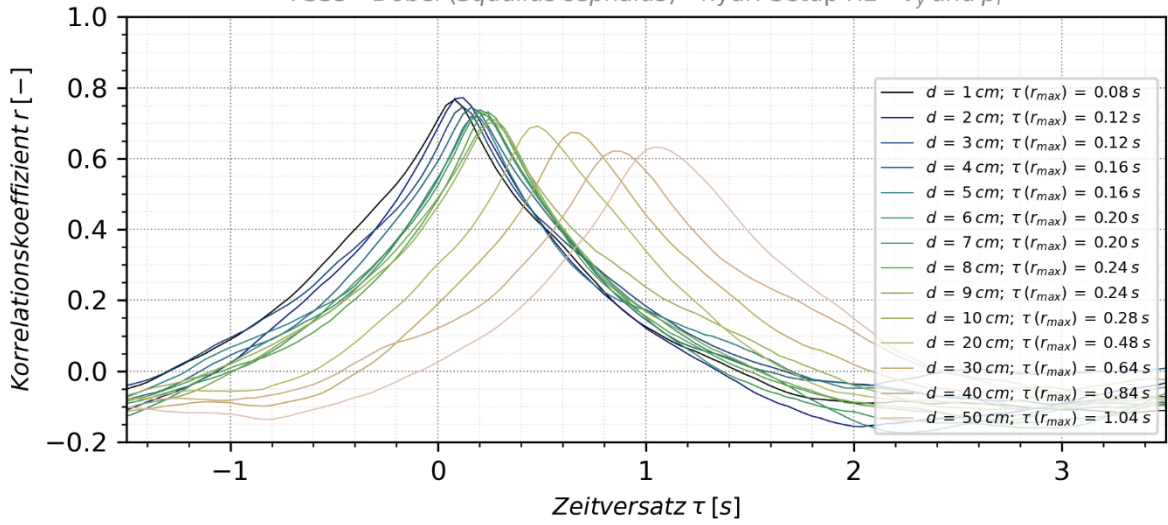
FSS4 - Nase (*Chondrostoma nasus*) - hydr. Setup H2 - v_y und p_l



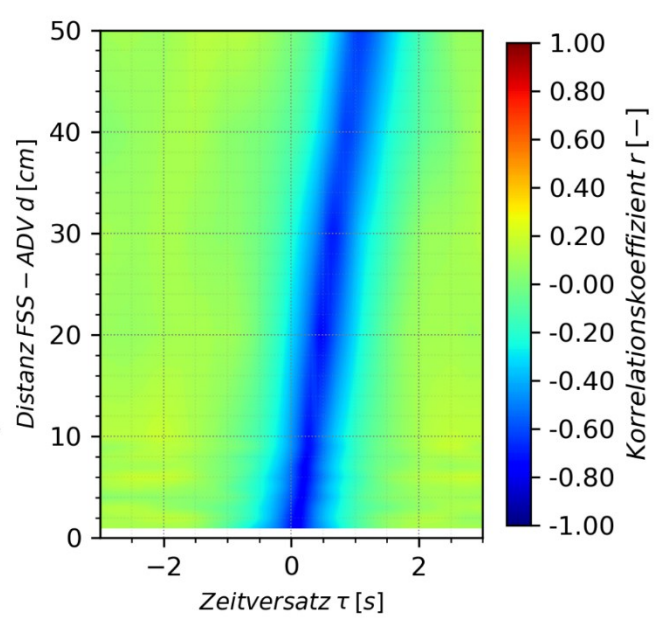
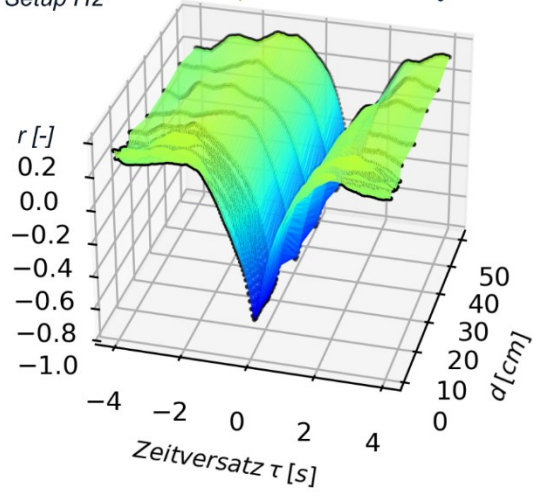
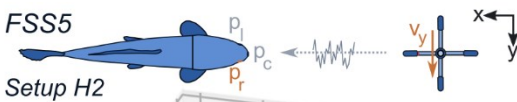
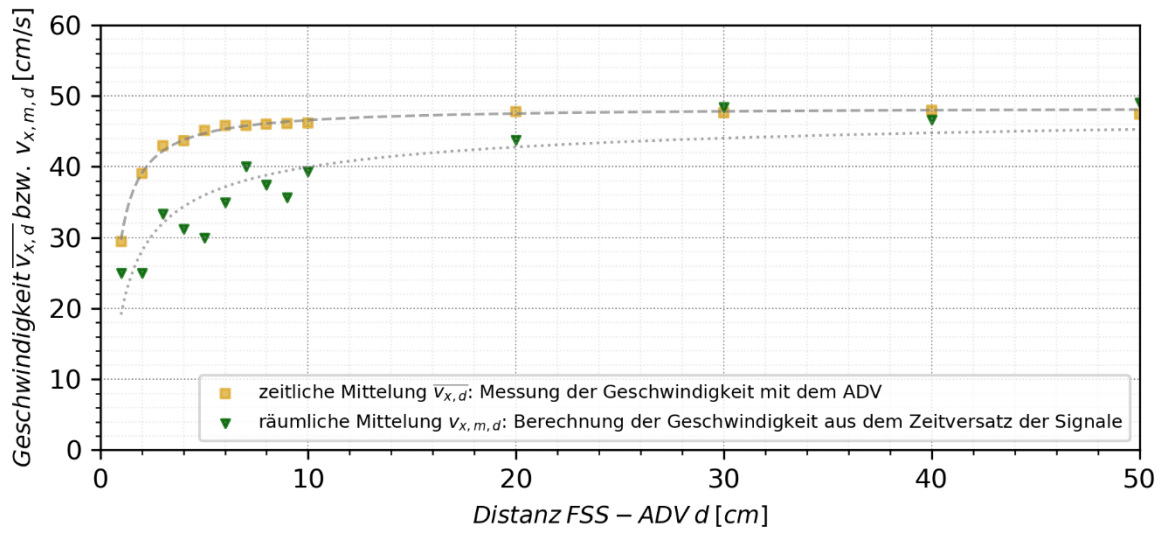
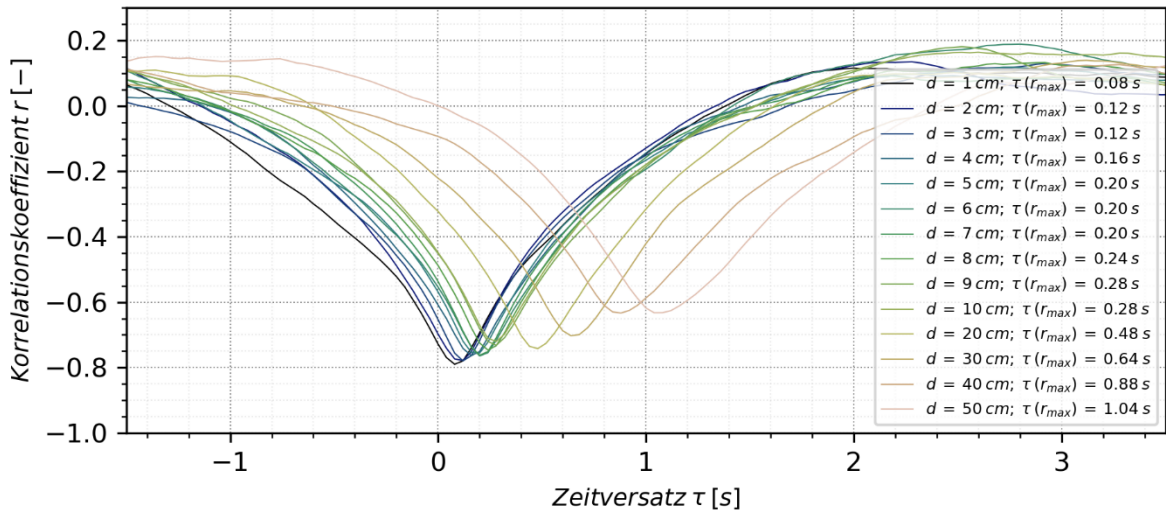
FSS4 - Nase (*Chondrostoma nasus*) - hydr. Setup H2 - v_y und p_r



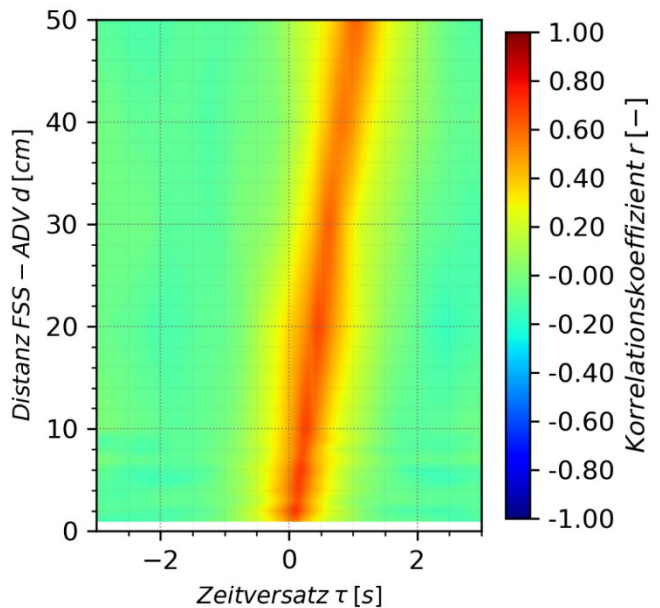
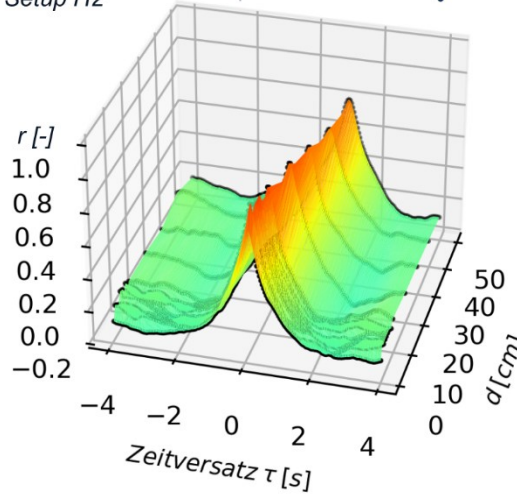
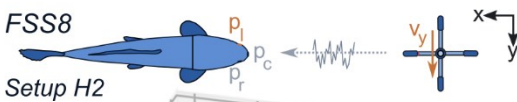
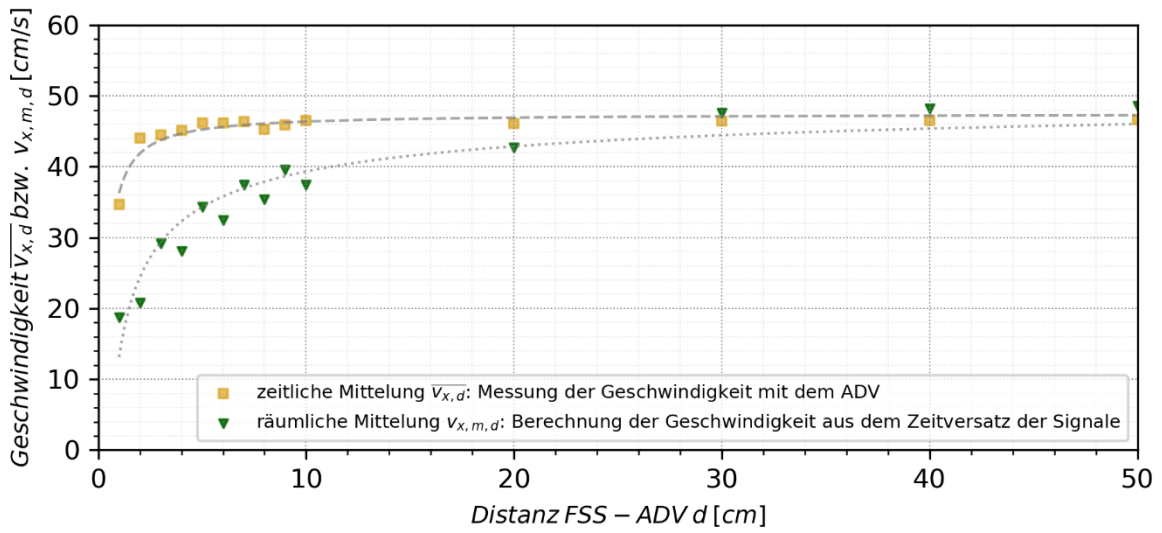
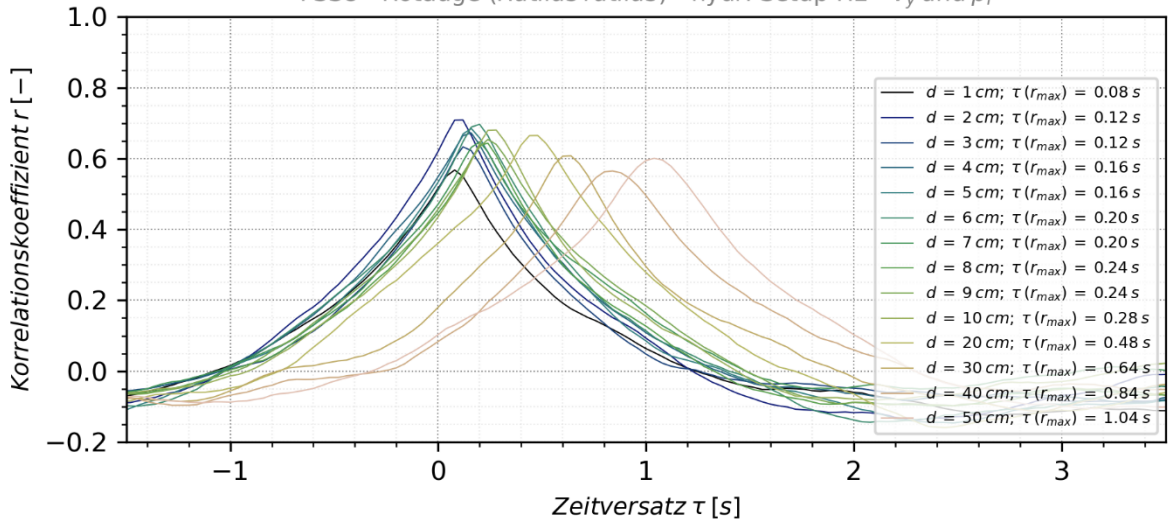
FSS5 - Döbel (*Squalius cephalus*) - hydr. Setup H2 - v_y und p_l



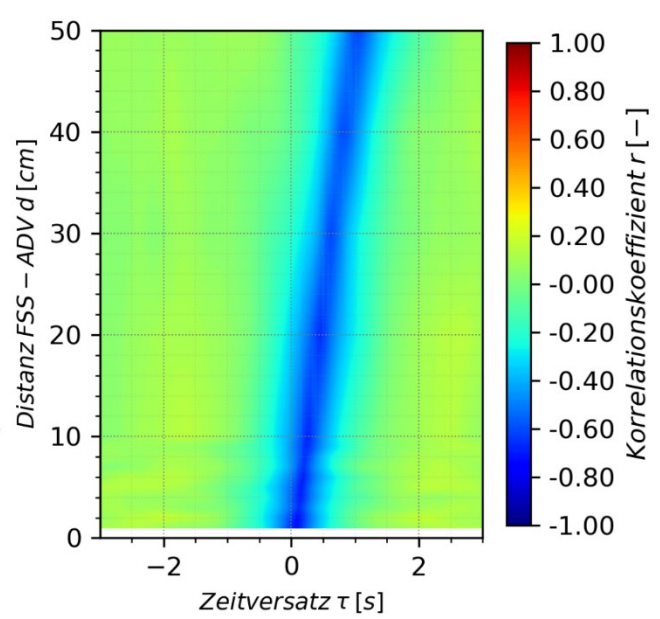
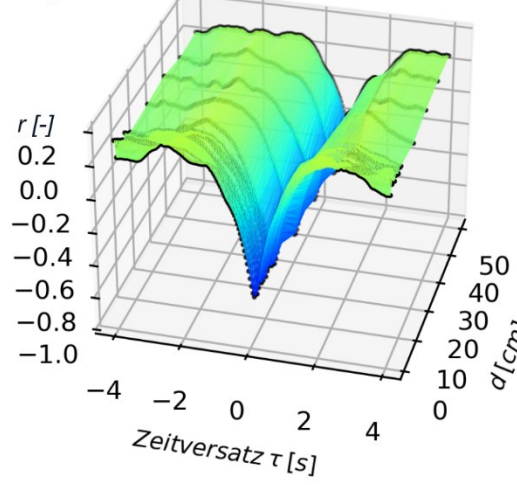
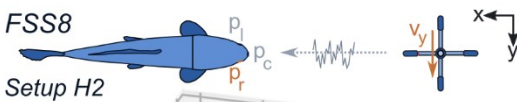
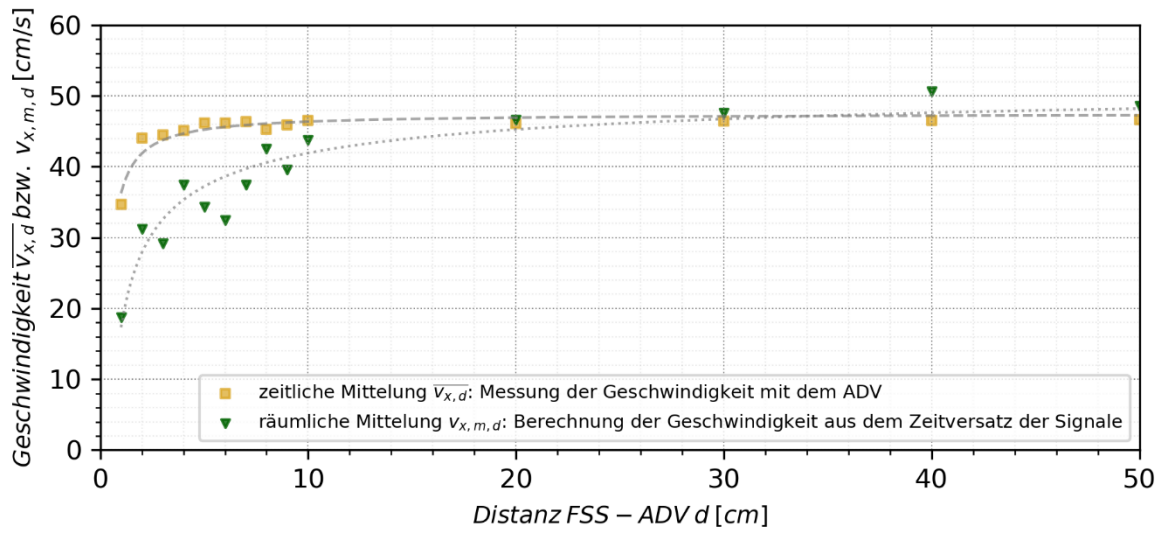
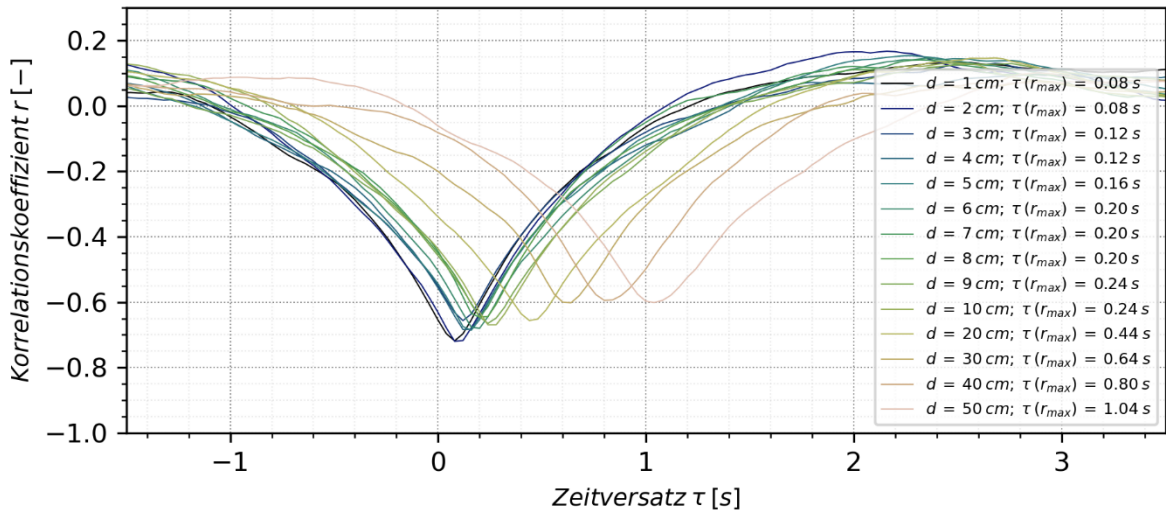
FSS5 - Döbel (*Squalius cephalus*) - hydr. Setup H2 - v_y und p_r



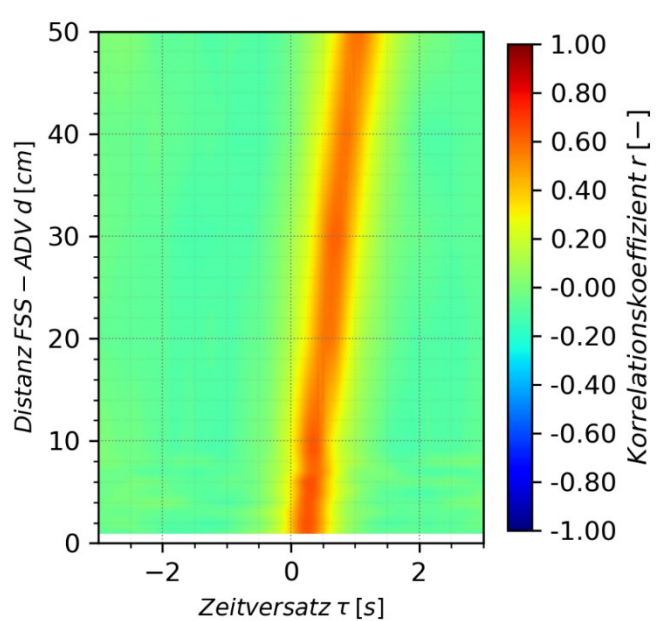
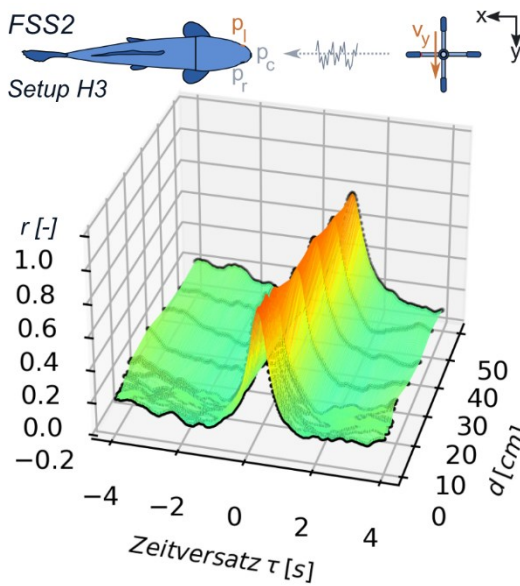
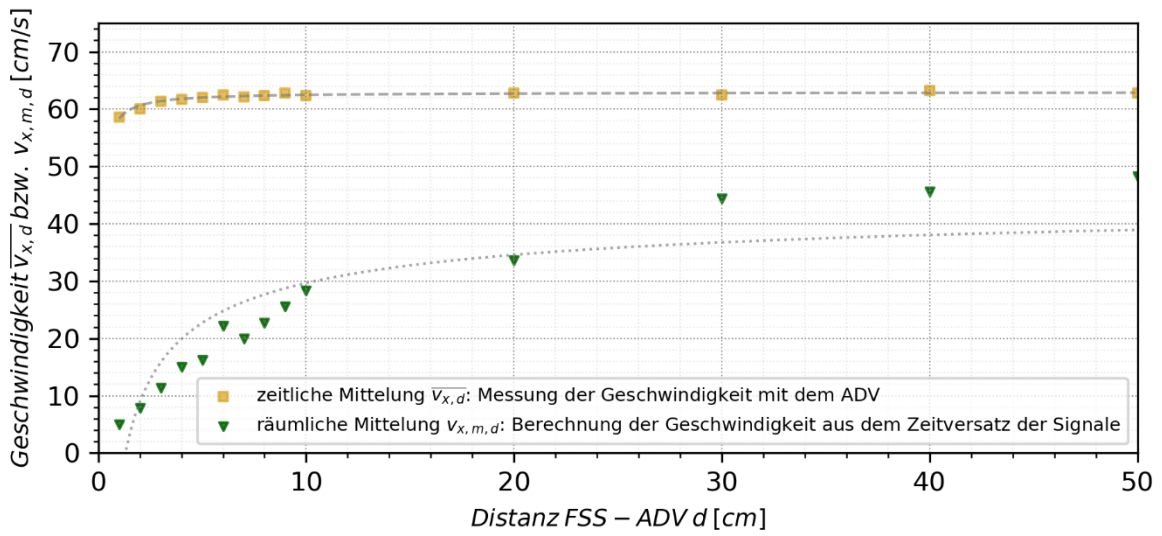
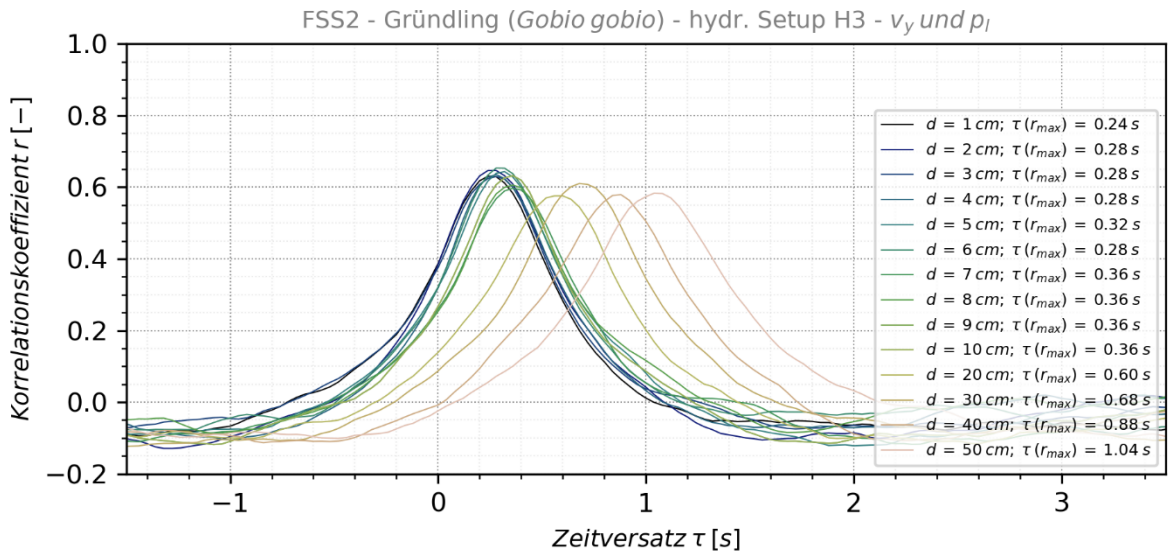
FSS8 - Rotaue (*Rutilus rutilus*) - hydr. Setup H2 - v_y und p_l



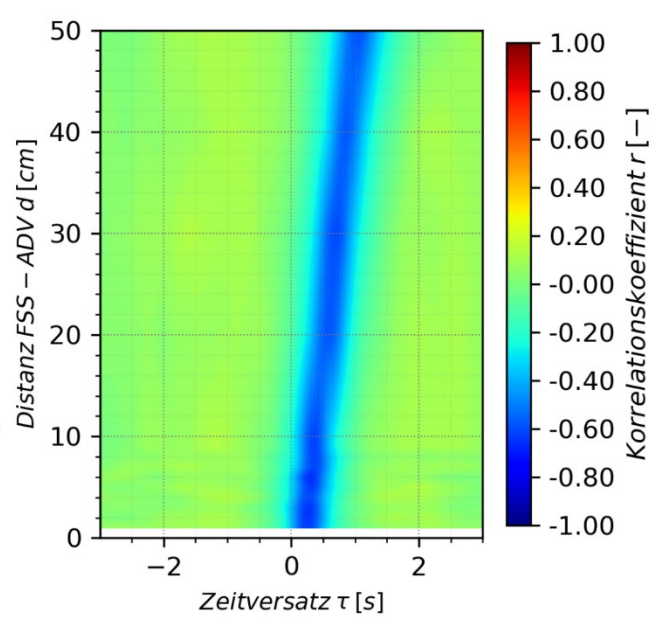
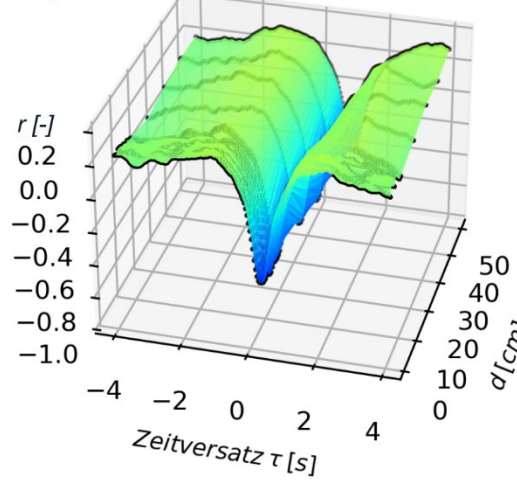
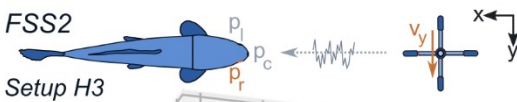
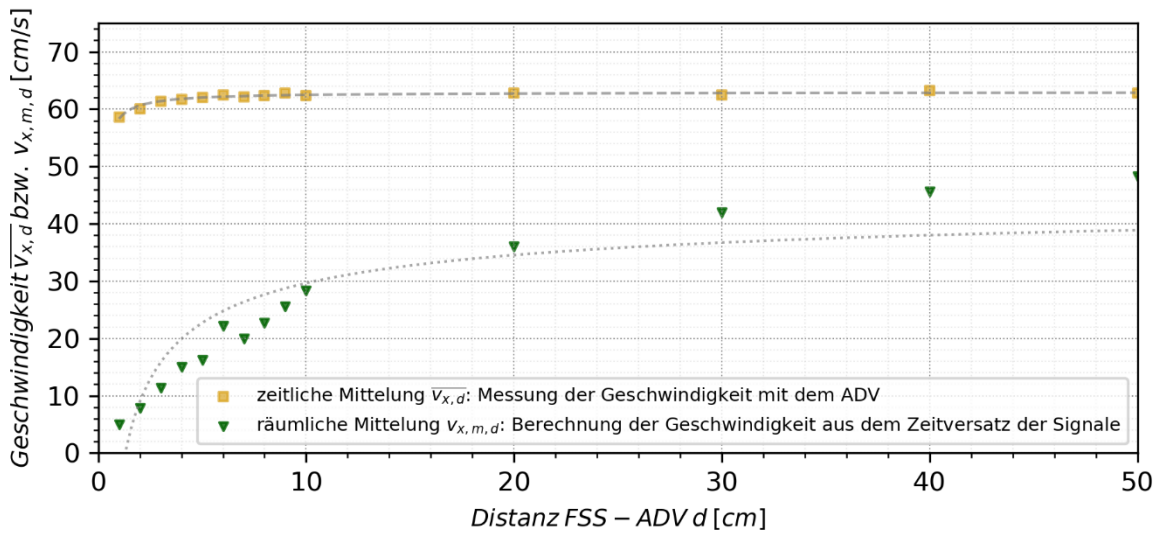
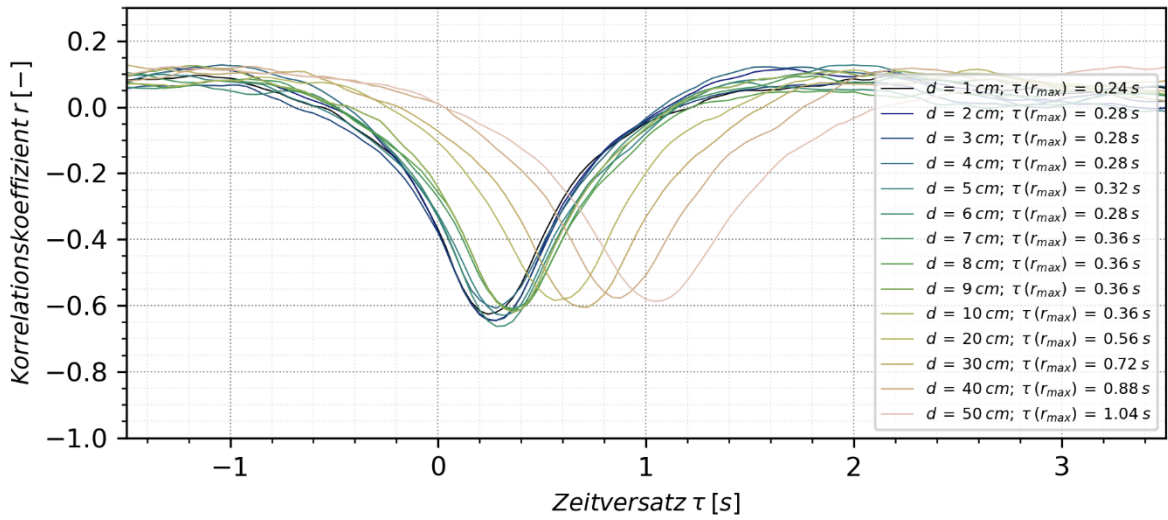
FSS8 - Rotaue (*Rutilus rutilus*) - hydr. Setup H2 - v_y und p_r



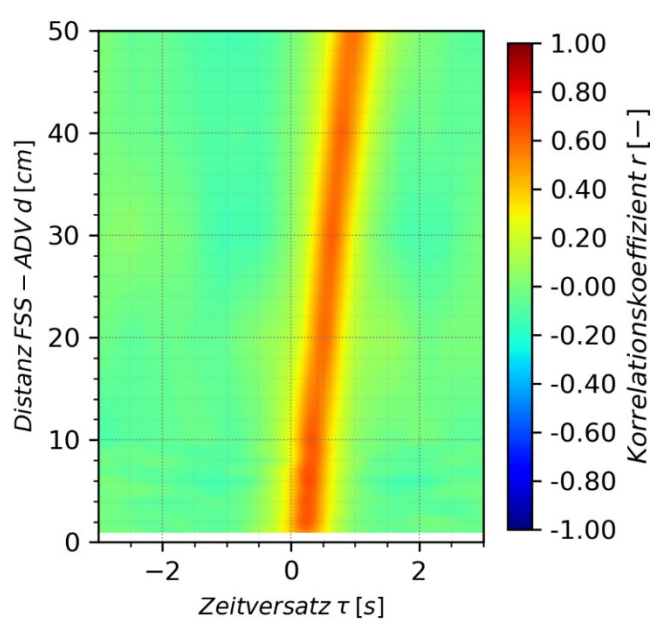
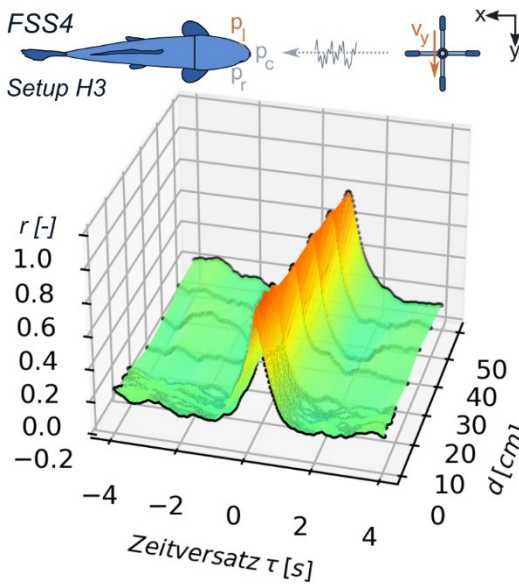
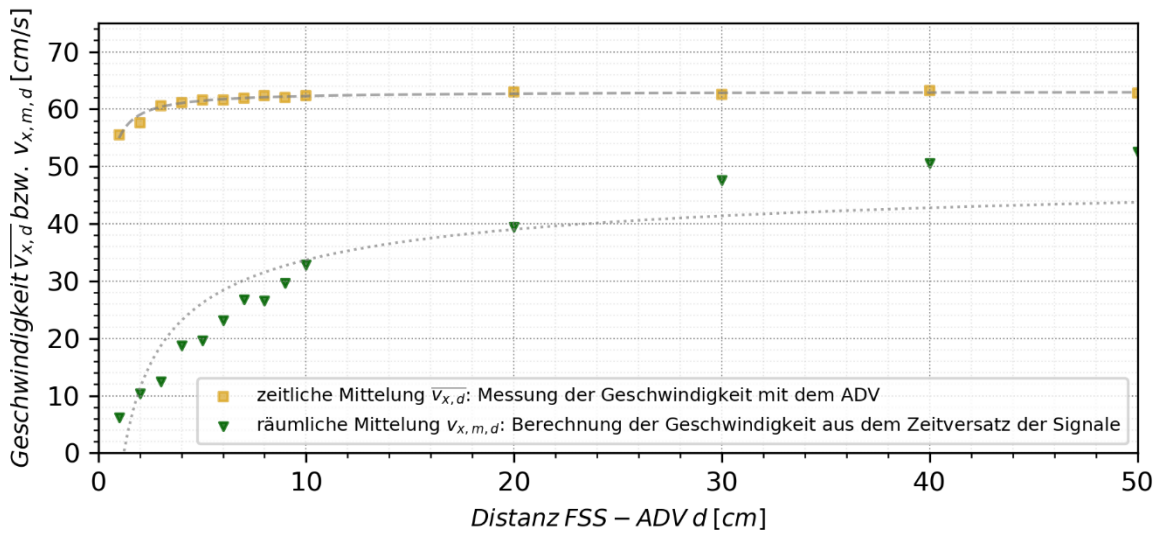
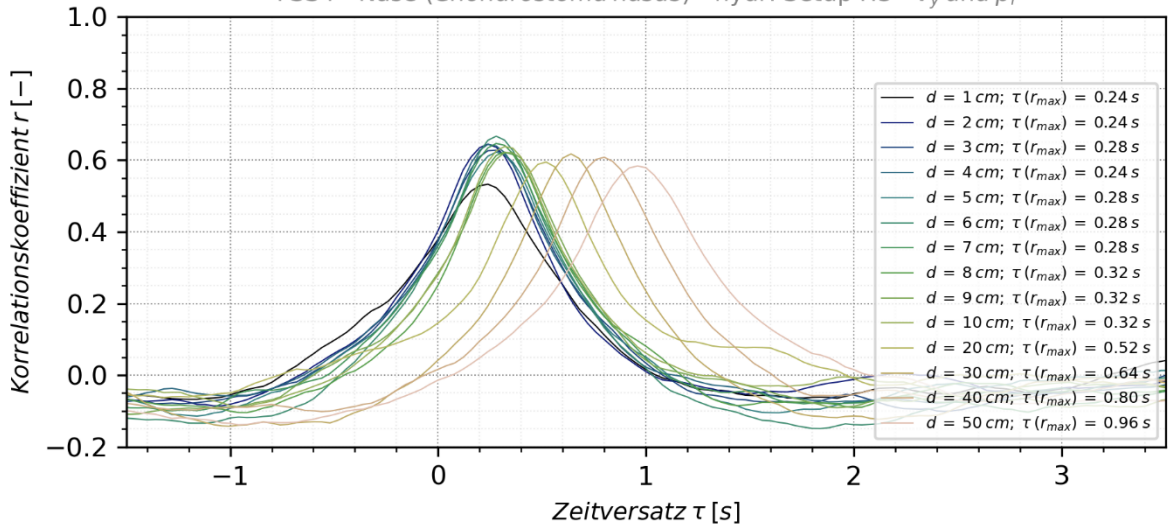
Hydraulisches Setup H3 ($\approx 0,63$ m/s):



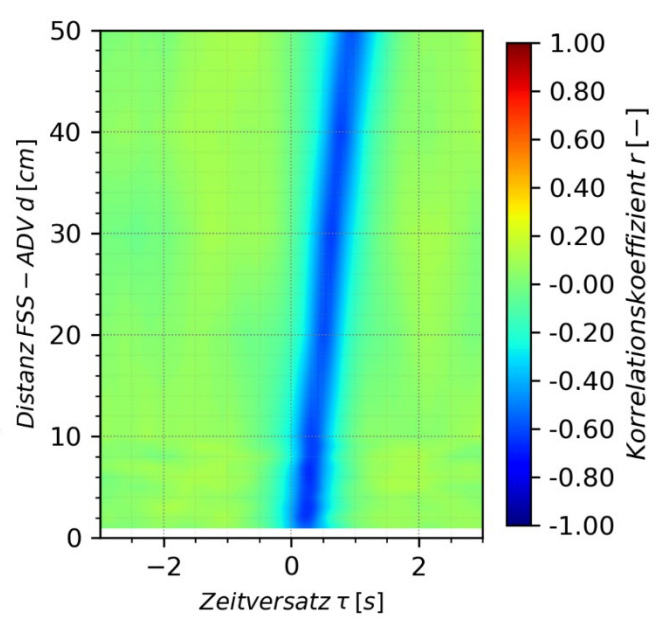
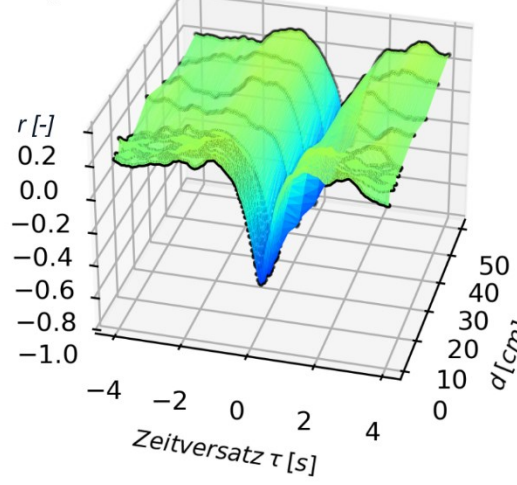
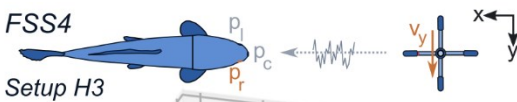
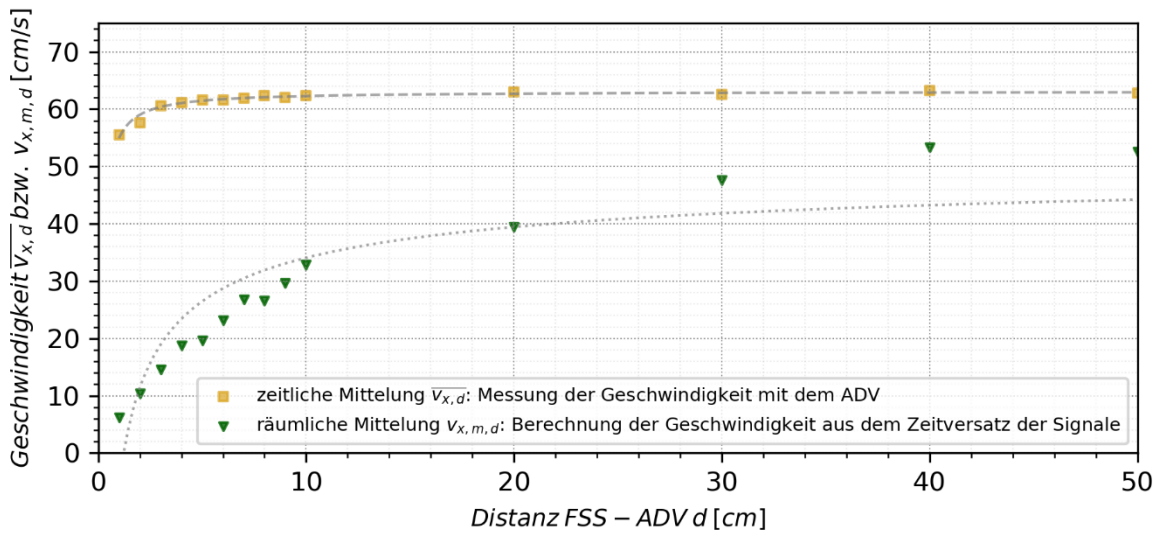
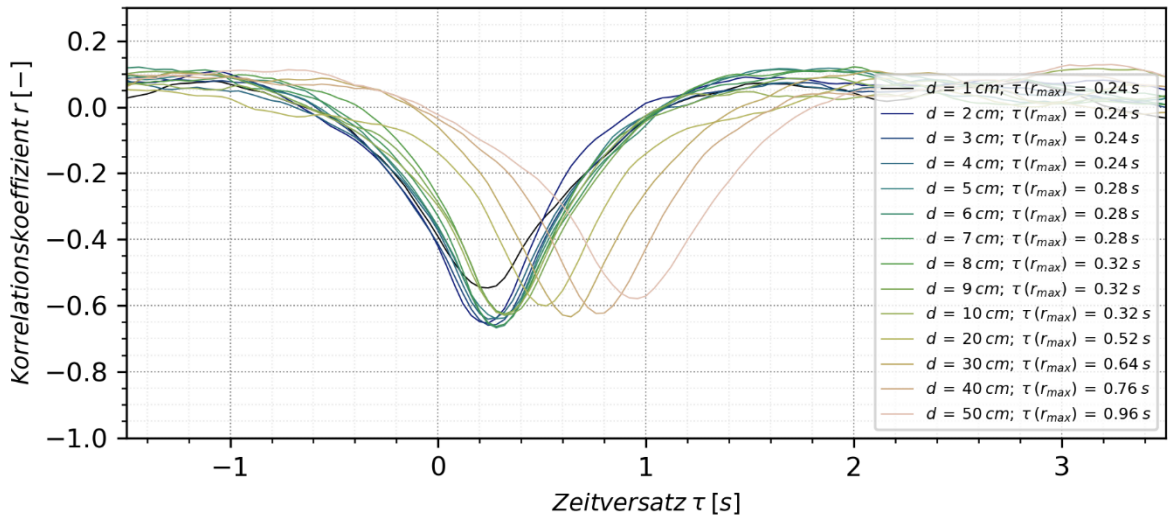
FSS2 - Gründling (*Gobio gobio*) - hydr. Setup H3 - v_y und p_r



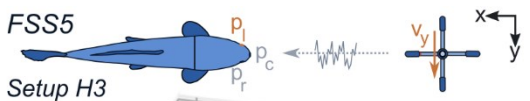
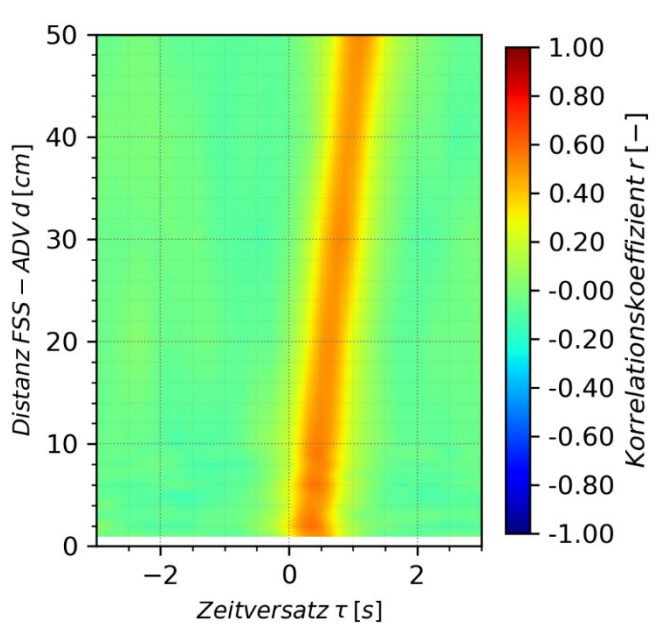
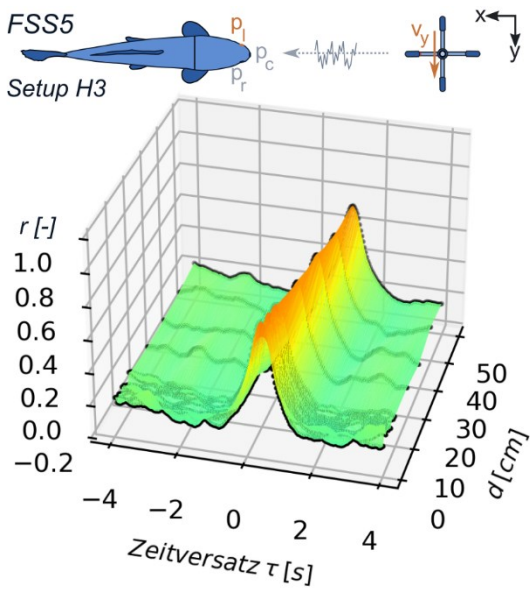
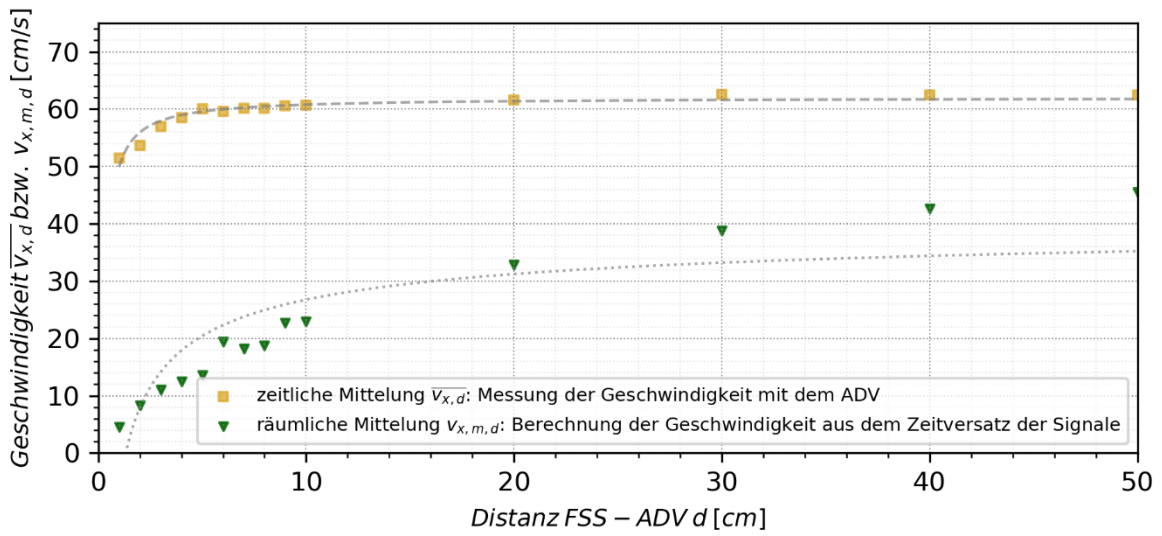
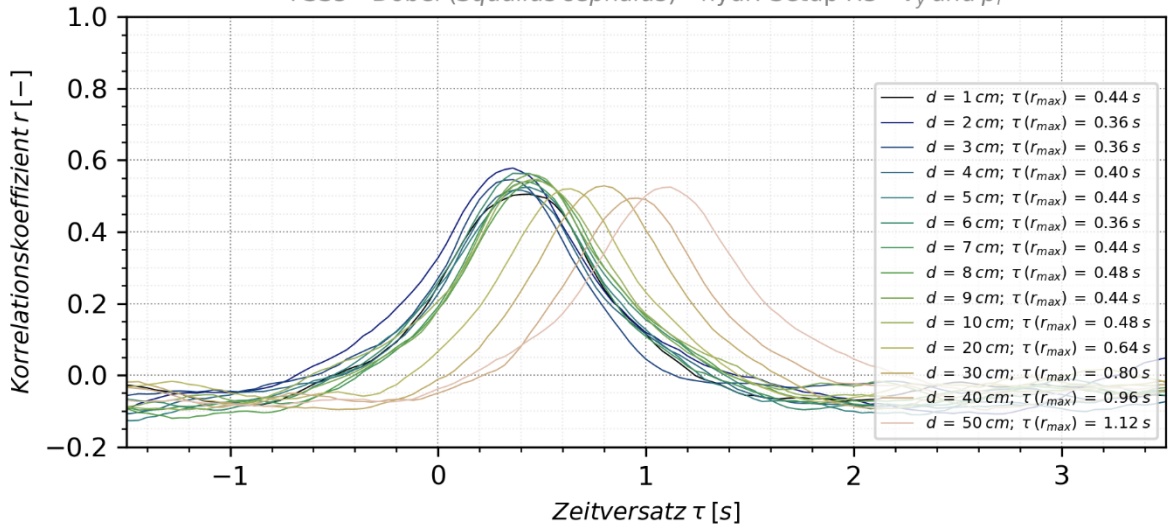
FSS4 - Nase (*Chondrostoma nasus*) - hydr. Setup H3 - v_y und p_l



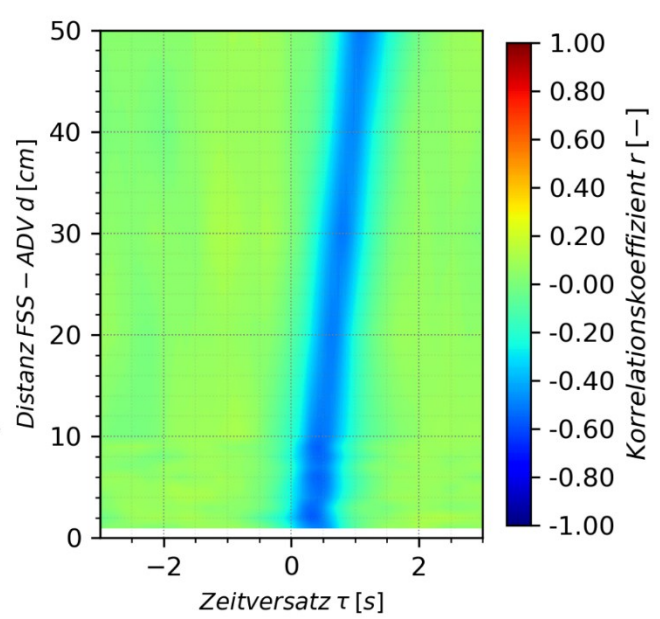
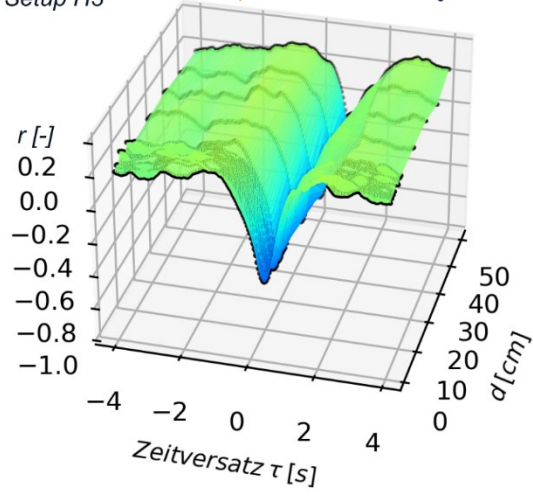
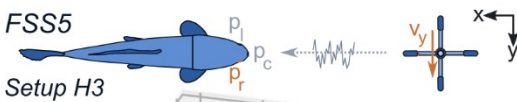
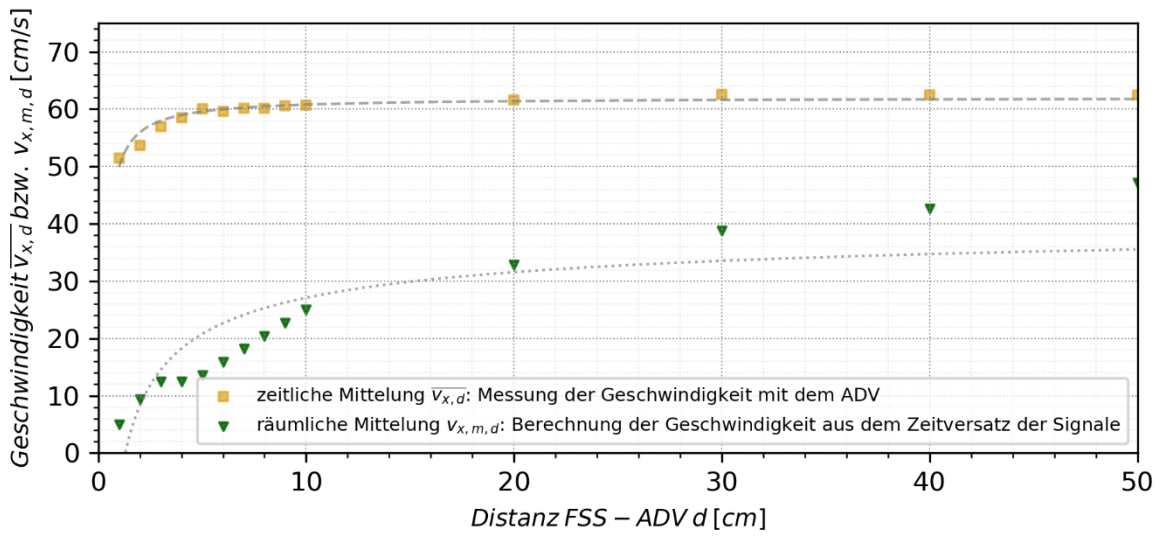
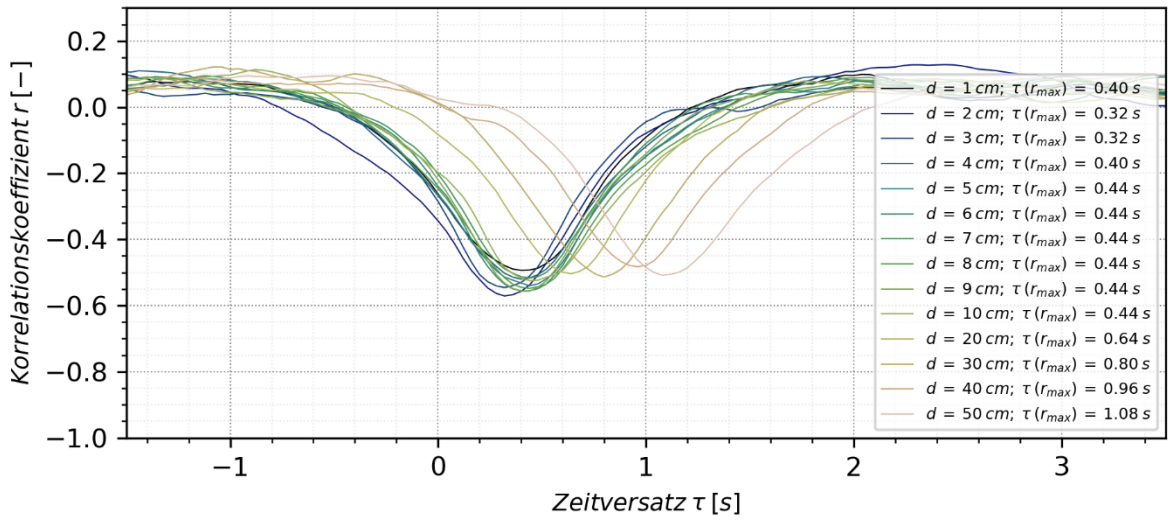
FSS4 - Nase (*Chondrostoma nasus*) - hydr. Setup H3 - v_y und p_r



FSS5 - Döbel (*Squalius cephalus*) - hydr. Setup H3 - v_y und p_l

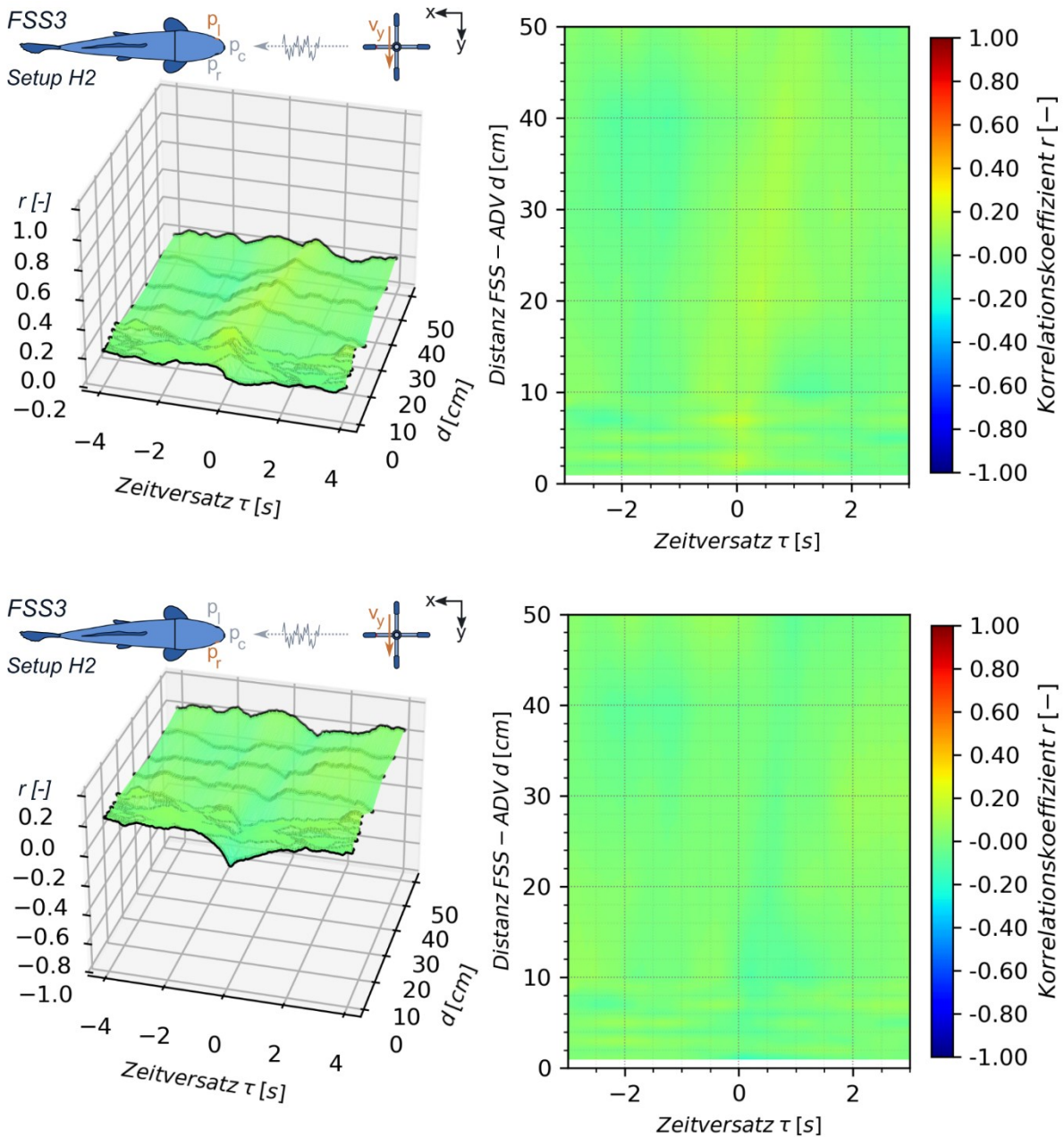


FSS5 - Döbel (*Squalius cephalus*) - hydr. Setup H3 - v_y und p_r

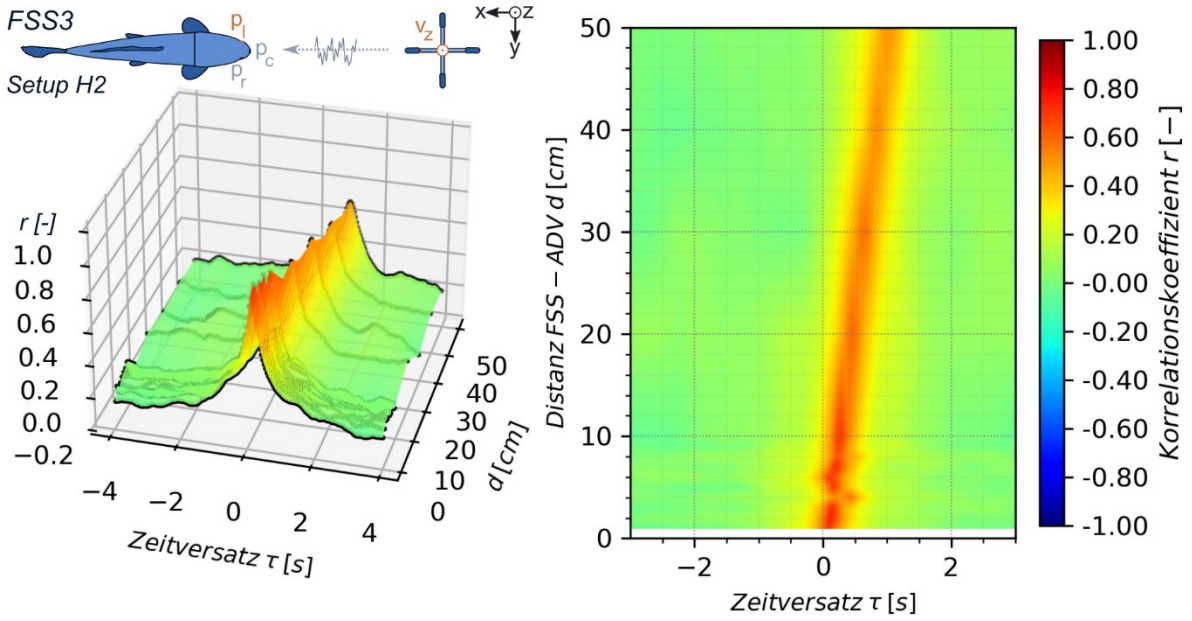


A.9 Korrelationen der FSS3 (Barbe)

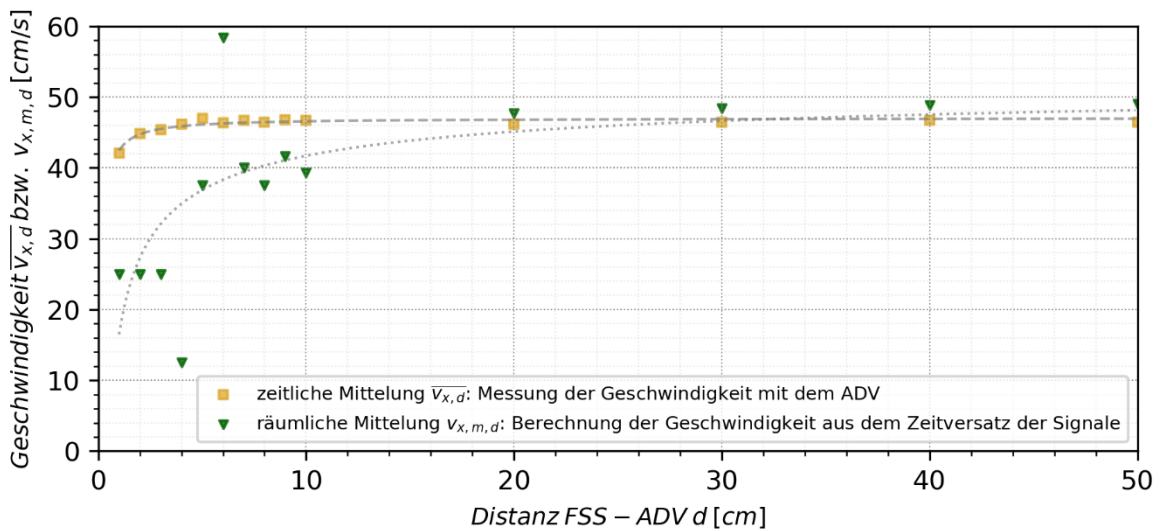
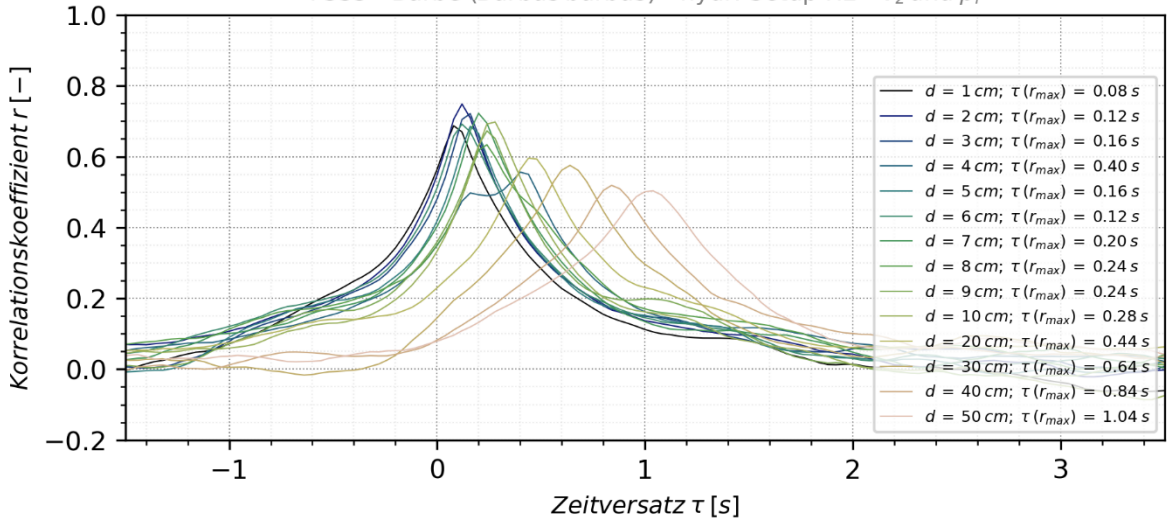
An dieser Stelle soll kurz auf die Barben-FSS eingegangen werden, die als einzige bei den Korrelationen der seitlichen Sensoren andere Ergebnisse aufweist. Zwischen der y-Komponente der Geschwindigkeit und dem Druck des rechten und linken Drucksensors besteht kein Zusammenhang, wie die folgenden Abbildungen zeigen.

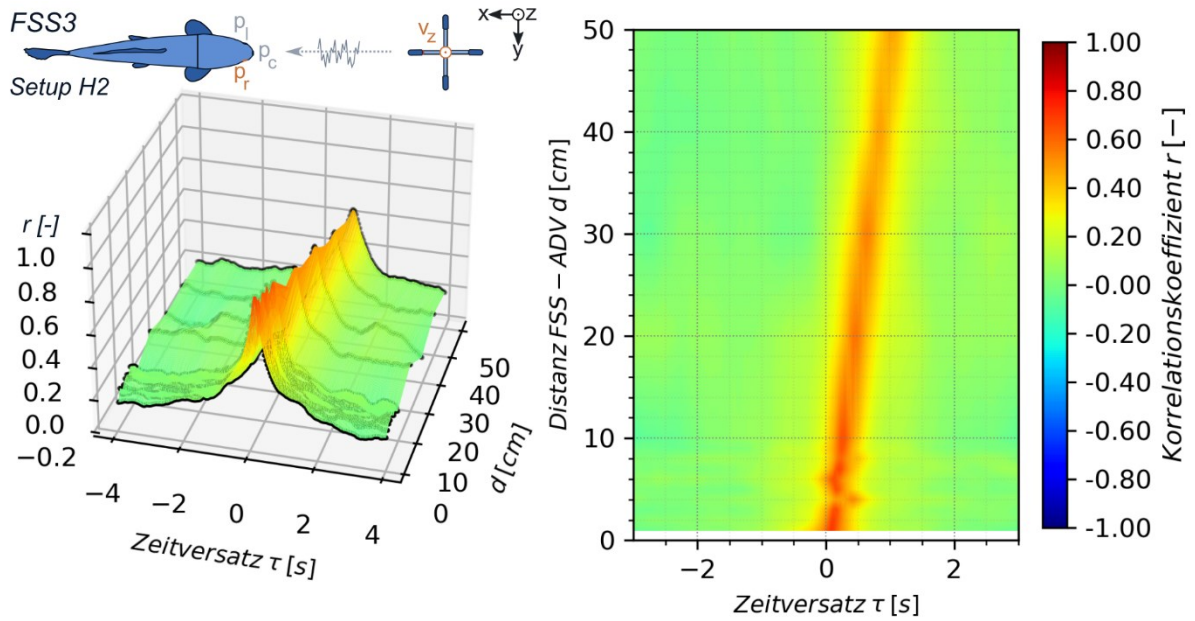


Bei den weiteren Analysen zeigte sich jedoch ein Zusammenhang der seitlichen Druckdaten mit der z-Komponente der Geschwindigkeit. Dabei ergeben sich sogar fast identische Verläufe der Korrelationsfunktionen, wie die folgenden Abbildungen zeigen:

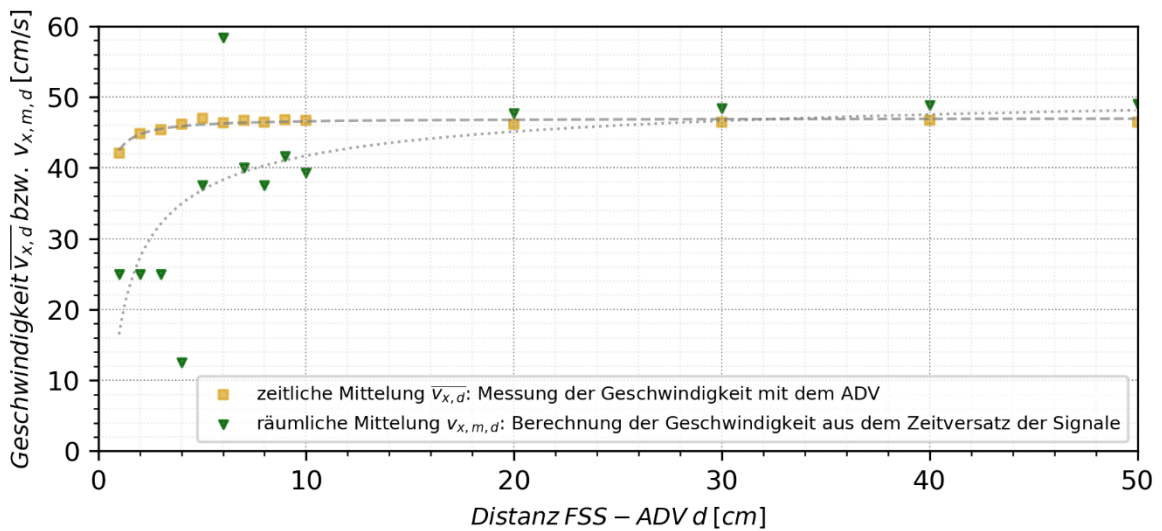
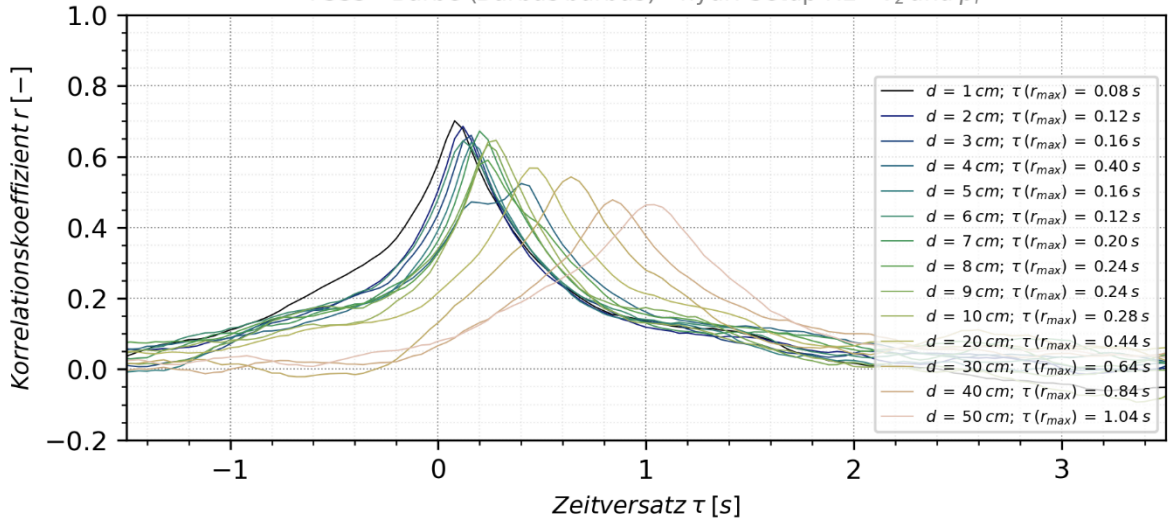


FSS3 - Barbe (*Barbus barbus*) - hydr. Setup H2 - v_z und p_l





FSS3 - Barbe (*Barbus barbus*) - hydr. Setup H2 - v_z und p_r



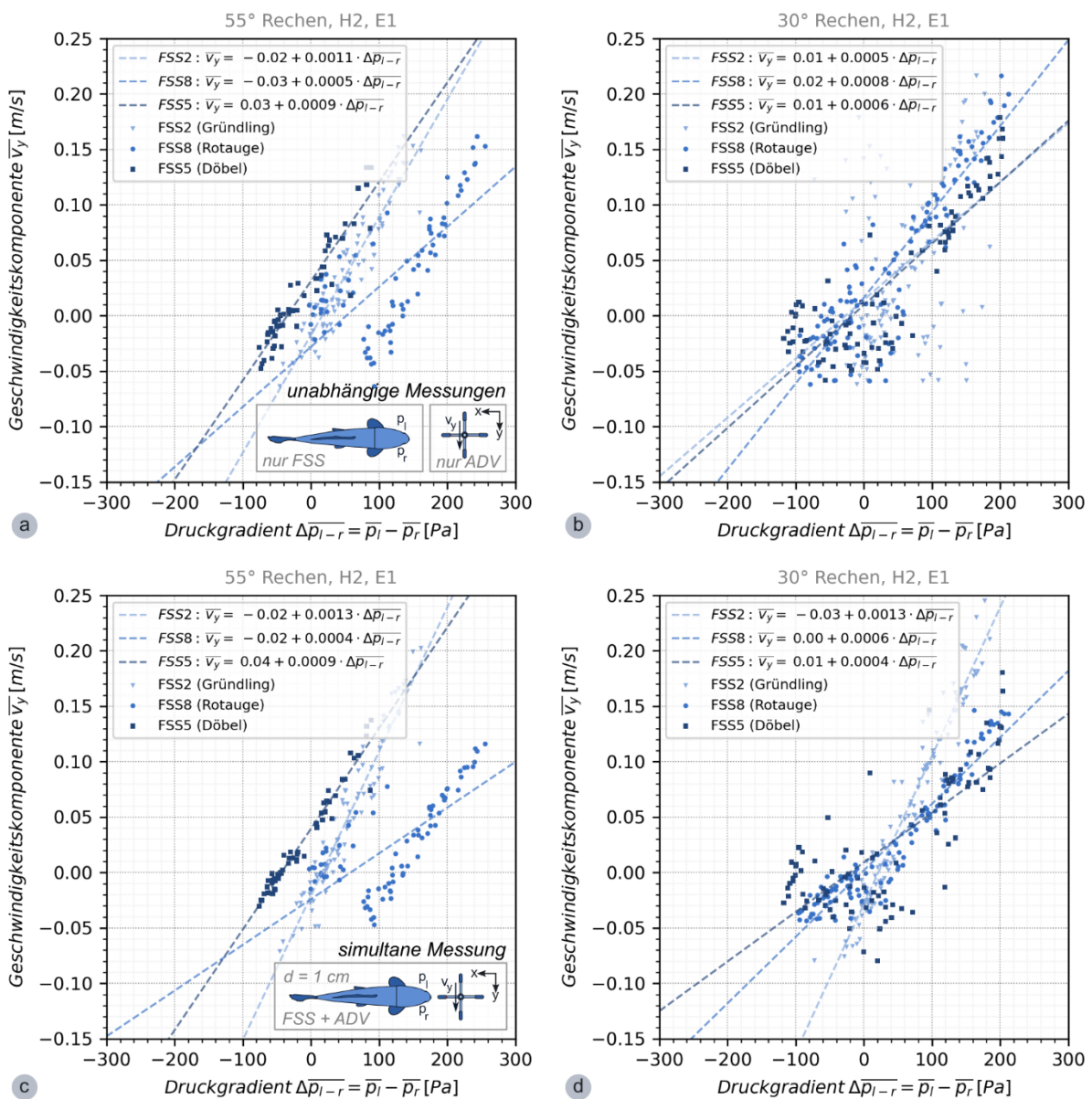
Es wird daher die Vermutung angestellt, dass diese Zusammenhänge auf der Platzierung und Ausrichtung der seitlichen Sensoren basieren. Zum einen zeigt die folgende Abbildung (a), dass die zum Drucksensor verlaufende Öffnung leicht schräg an den Seiten platziert ist. Zum anderen zeigt (b) einen Vergleich von FSS3 und FSS8, in dem deutlich wird, dass die seitlichen Öffnungen der FSS3 im Vergleich zu allen anderen FSS eher an der Unterkante platziert sind.



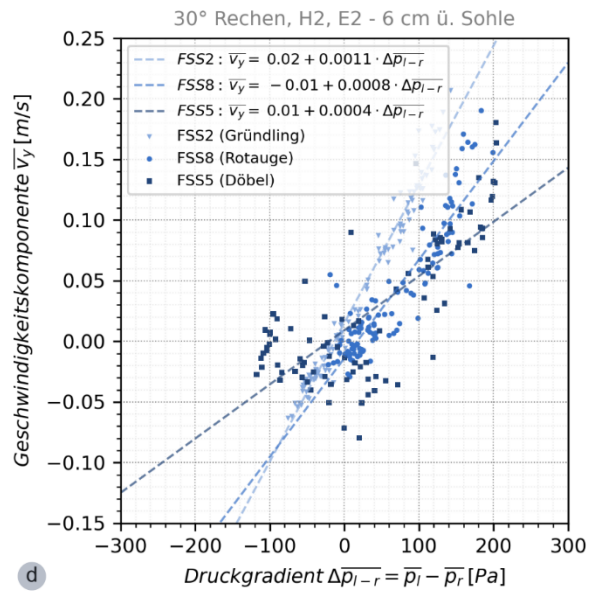
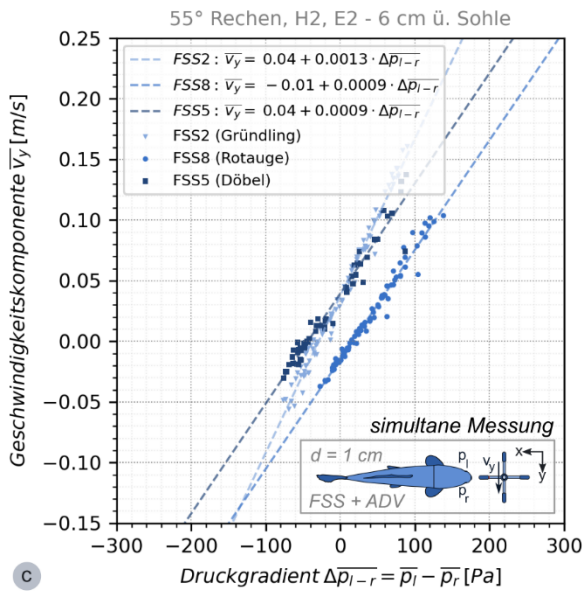
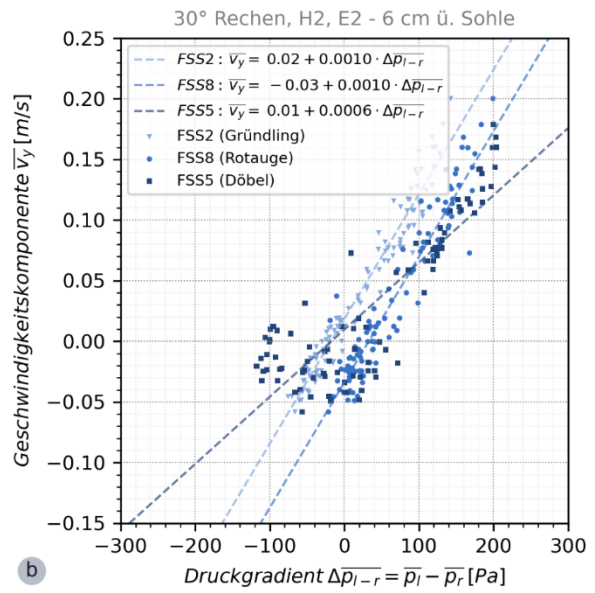
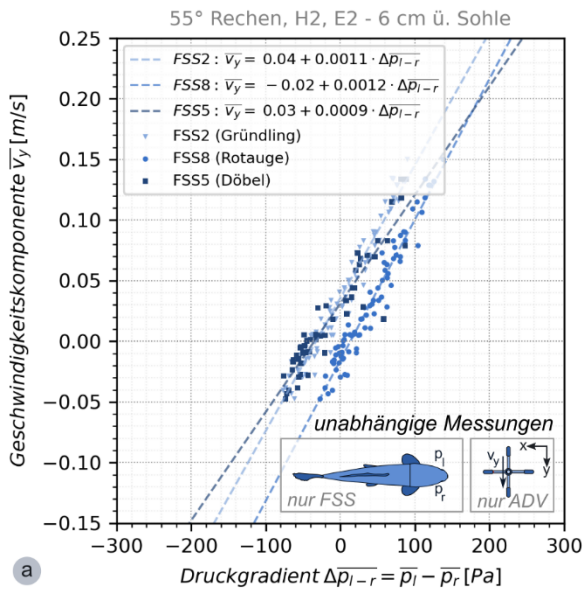
A.10 Bivariate Regressionen für E2 und E3

Regressionsgeraden der zeitgemittelten y-Komponente der Geschwindigkeit in Abhängigkeit des zeitgemittelten Druckgradienten zwischen linker und rechter Seite der FSS; Randbedingungen sind jeweils in und über den Diagrammen abgebildet und die Sonde war stets positiv rheotaktisch entgegen der x-Koordinatenachse ausgerichtet: (a) und (b) zeigen die Ergebnisse der unabhängigen Messung von FSS und ADV, die zu unterschiedlichen Zeiten getrennt voneinander stattfand; (c) und (d) zeigen die Ergebnisse der simultanen Messungen, bei der das ADV 1 cm vor der FSS angeordnet war. Die Ergebnisse für **Ebene E3** sind bereits oben in **Abbildung 5.10** dargestellt.

Bei **Ebene E1** (Unterseite FSS knapp über der Sohle der Laborrinne) variieren die Abstände zur Sohle für die drei verschiedenen FSS (siehe Abschnitt 4.3.2):



Ergebnisse für Ebene E2:



A.11 Literaturvergleich zur Turbulenzintensität

Formeln zur Turbulenzintensität und dem Turbulenzgrad entsprechend ihrer originalen Darstellung in den jeweiligen Veröffentlichungen:

Autor	Formel	Erläuterung
DIN EN 61400-1 (VDE 0127-1)	$TI = \frac{\sigma_U}{\bar{U}} \quad [\cdot 100 \%]$ <p>„Verhältnis der Standardabweichung der Windgeschwindigkeit zur mittleren Windgeschwindigkeit, beide aus denselben Windgeschwindigkeits-Messdaten bestimmt, die in einem angegebenen Zeitraum ermittelt wurden“</p>	<p>TI = Turbulenzintensität</p> <p>σ_U = Standardabweichung der Windgeschwindigkeit</p> <p>\bar{U} = mittlere Windgeschwindigkeiten</p>
Cotel et al. (2006) (+ Dissertation Tristico (2009))	$TI = \frac{\sigma}{u_{local}} \quad [-]$	<p>TI = Turbulenzintensität</p> <p>σ = Standardabweichung der momentanen Geschwindigkeit</p> <p>u_{local} = mittlere lokale Geschwindigkeit</p>
Delavan et al. (2017) (zitieren: Grinvald und Nikora 1988 (russisch): River Turbulence. Hydrometeoizdat, Leningrad, Russia.)	$TI = \frac{\sigma}{\bar{u}} \quad [-]$ $\sigma = \sqrt{\frac{\sum(u'_i u'_i)}{n}}$	<p>TI = Turbulenzintensität</p> <p>σ = Standardabweichung der Geschwindigkeitswerte</p> <p>\bar{u} = mittlere resultierende Geschwindigkeit</p> <p>n = Anzahl der Messwerte der Geschwindigkeit über eine Zeitspanne</p>
Webb und Cotel (2011a) (zitieren: Nikora und Goring 1998 (Formel nicht zu finden), Smith et al. 2006 (Formel nicht zu finden); Webb et al. 2010 (siehe unten))	$TI = \frac{\sigma_{res}}{\bar{u}_{res}} \quad [-]$	<p>TI = Turbulenzintensität</p> <p>σ_{res} = Standardabweichung der resultierenden Geschwindigkeit</p> <p>\bar{u}_{res} = gemittelte resultierende Geschwindigkeit</p>
Webb und Cotel (2010)	$TI = \frac{\sigma}{\bar{u}} \quad [-]$	<p>TI = Turbulenzintensität</p> <p>σ = Standardabweichung der momentanen Geschwindigkeit</p> <p>\bar{u} = mittlere Geschwindigkeit</p>
Elder und Coombs (2015)	$I = \frac{u'}{U} \quad [-]$ <p>(Hinweis: Symbol u' für die Beschreibung nicht gut gewählt, u' entspricht in der Regel einer momentanen Geschwindigkeitsfluktuation)</p>	<p>I = Turbulenzintensität</p> <p>$u' = „[...] root mean square of velocity fluctuations [...]“$ – Wurzel aus der gemittelten quadrierten Geschwindigkeitsfluktuation</p> <p>U = gemittelte Geschwindigkeit</p>

Autor	Formel	Erläuterung
Lacoursière und Craig (1990)	$Tu = \frac{s}{U_x} \cdot 100 [\%]$ <p>Annahme: Isotrope Turbulenz (die mittleren Schwankungen der drei Geschwindigkeitskomponenten sind gleich (Schlichting 1987))</p>	<p>Tu = Turbulenzintensität</p> <p>s = Standardabweichung der Geschwindigkeit in x-Richtung</p> <p>U_x = mittlere Geschwindigkeit in x-Richtung</p>
Morrison et al. (2009) (zitieren: Reynolds 1974: Turbulent Flows in Engineering)	$TI = \left(\overline{u_i'^2} \right)^{1/2} [m/s]$ <p>Für jede Richtung separat</p> <p>„Calculations for TI represent the degree of fluctuation around the mean velocity in a given direction, with higher numbers indicating more turbulence.“ (Reynolds, 1974)</p>	<p>TI = Turbulenzintensität</p> <p>u_i' = Geschwindigkeitsfluktuationen in der Raumrichtungen i ($i = x, y, z$)</p>
Muhawenimana et al. (2019)	$TI_u = \left(\overline{u_i'^2} \right)^{1/2} [m/s]$	<p>TI_u = longitudinale Turbulenzintensität</p>
Liao und Cotel (2013) (zitieren: Odeh et al. 2002, Pavlov et al. 2000, Sanford 1997 – Inhalte s.u.)	$TI = \frac{u'}{\left(\overline{u^2} + \overline{v^2} + \overline{w^2} \right)^{1/2}} [-]$	<p>TI = Turbulenzintensität</p> <p>u' = turbulente Geschwindigkeitsfluktuation („[...] is calculated from the mean square deviation in resultant velocity from the mean, numerically the statistic variance.“)</p> <p>$\overline{u}, \overline{v}, \overline{w}$ = mittlere Geschwindigkeiten einer Messzeitreihe</p>
Sanford (1997)	<p>„The likelihood of turbulence and the intensity of turbulence are expressed in terms of non-dimensional ratio between stabilizing and destabilizing forces.“</p>	
Pavlov et al. (2000)	$K = \frac{\sigma}{V_0} [-]$	<p>K = Grad (oder Intensität) der Turbulenz</p> <p>σ = Standardabweichung der Strömungsgeschwindigkeit</p> <p>V_0 = zeitgemittelte Strömungsgeschwindigkeit</p>
Odeh et al. (2002) (zitieren: Gordon et al. 1992 (ältere Auflage von Gordon et al. 2006 – s.u.))	$\text{Root Mean Square} = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^N (v_i - v_{ave})^2}{n}} \left[\frac{m}{s} \right]$ $K_t = \frac{\sigma}{v_{ave}} [-] \text{ oder } K_t = \frac{\sigma}{v_{ave}} \cdot 100 [\%]$	<p>v_i = momentane Geschwindigkeit</p> <p>v_{ave} = mittlere Geschwindigkeit der Strömung</p> <p>N = Anzahl der Messungen</p> <p>K_t = relative Turbulenzintensität</p>
Gordon et al. (2006)	$\text{turbulence intensity} = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^N (v - \overline{v})^2}{N}} \left[\frac{m}{s} \right]$ <p>„Turbulence intensity can also be expressed as a percentage by dividing the result from Equation 6.14 [siehe oben] by \overline{v} and multiplying by 100.“</p>	<p>\overline{v} = Mittelwert der Geschwindigkeitsmessungen (für eine Komponente, meist die Hauptströmungsrichtung)</p> <p>N = Anzahl der „momentanen“ Messungen</p>

Autor	Formel	Erläuterung
<p>Neitzel et al. (2000) (zitieren: Gordon et al. 1992 (ältere Auflage von Gordon et al. 2006 – s.o.))</p>	$\sqrt{\overline{u'^2}} = \left[\frac{1}{T} \int_0^T u'^2 dt \right]^{\frac{1}{2}} \left[\frac{m}{s} \right]$	<p>TI = Turbulenzintensität u = Geschwindigkeit in Hauptströmungsrichtung</p>
<p>Smith et al. (2005)</p>	$u' = \sqrt{\overline{u^2}} \left[\frac{cm}{s} \right]$ <p>„Turbulent intensities represent the degree [sic] of fluctuation around the mean velocity [...]“</p>	<p>u' = Turbulenzintensität in einer Richtung (kann auch für v und w bestimmt werden)</p>
<p>Lacey et al. (2012)</p>	<p>turbulence intensity = $\overline{u'_i u'_i}$</p> <p>„[...] is a vector quantity with each component derived from the three normal Reynolds stress terms [...]“</p> <p>longitudinal turbulence intensity = σ_u</p> <p>„[...] has been adopted as a measure of the amount of turbulence. This is likely a result of the limitation of one-component instruments for measuring turbulence [...]“</p> <p>relative turbulence intensities = $\frac{\sigma_u}{\bar{u}}$ bzw. $\frac{\sigma_u}{u_*}$</p> <p>or $\frac{\sigma_u}{u_*}, \frac{\sigma_v}{u_*}, \frac{\sigma_w}{u_*}$ and $\frac{TKE}{u_*^2} = \frac{0,5(\sigma_u^2 + \sigma_v^2 + \sigma_w^2)}{u_*^2}$</p> <p>„Turbulence intensities are commonly normalised by the shear velocity, $u_* = \sqrt{\tau_0/\rho} = \sqrt{gHS}$, or the local longitudinal mean velocity, \bar{u} [...]“</p>	<p>Berechnung hier für alle Komponenten u, v, w möglich.</p>
<p>Nikora et al. (2003)</p>	<p>relative turbulence intensities =</p> $\frac{\sigma_u}{\bar{u}_w}, \frac{\sigma_v}{\bar{u}_w}, \frac{\sigma_w}{\bar{u}_w} \text{ and } \frac{\sqrt{K}}{\bar{u}_w} = \frac{\sqrt{0,5(\sigma_u^2 + \sigma_v^2 + \sigma_w^2)}}{\bar{u}_w} [-]$	<p>\bar{u}_w = mittlere longitudinale Geschwindigkeit</p>
<p>Silva et al. (2012) (zitieren: Pavlov et al. 2000, Odeh et al. 2002 – s.o.)</p>	<p>„[...] turbulence intensity, which is defined as a normalized measure of variation in velocity magnitude relative to the local average speed where the measurement is made.“</p> $TI = \left[\frac{0,5(u_{rms1}^2 + u_{rms2}^2 + u_{rms3}^2)}{U^2} \right] [-]$ $u_{rms} = \sqrt{\overline{u'^2}} = \left[\frac{1}{T} \int_0^T u'^2 dt \right]^{1/2}$	<p>TI = Turbulenzintensität U = durchschnittliche lokale Geschwindigkeit</p>
<p>Kerr et al. (2016)</p>	$TI = (\sigma_u^2 + \sigma_v^2 + \sigma_w^2)^{0,5} \left[\frac{m}{s} \right]$ $TI_R = \frac{TI}{U} [-]$	<p>TI = Turbulenzintensität TI_R = relative Turbulenzintensität σ_i = Standardabweichung der Geschwindigkeitskomponenten i ($i = u, v, w$) U = resultierende Geschwindigkeit</p>

Autor	Formel	Erläuterung
Prandtl et al. (1990)	$Tu = \sqrt{\frac{1}{3} \frac{(\overline{u'^2} + \overline{v'^2} + \overline{w'^2})}{U_\infty^2}} [-]$	<p>Tu = Turbulenzgrad</p> <p>$\overline{u'^2}$ = Mittelwerte der Quadrate der Komponenten der Schwankungen</p> <p>U_∞^2 = mittlere Geschwindigkeit in der freien Strömung</p>
Siekmann (2000)	$Tu = \sqrt{\frac{(\overline{v_x'^2} + \overline{v_y'^2} + \overline{v_z'^2})}{3 \cdot \overline{v^2}}} [-]$	<p>Tu = Turbulenzintensität</p> <p>v_i' = Geschwindigkeitsfluktuationen in den drei Raumrichtungen i ($i = x, y, z$)</p> <p>\overline{v} = zeitgemittelte Geschwindigkeit</p>
Martin und Pohl (2009)	<p>Bei dreidimensionaler Strömung:</p> $Tu = \sqrt{\frac{(\overline{v_x'^2} + \overline{v_y'^2} + \overline{v_z'^2})}{3 \cdot \overline{v^2}}} [-]$ <p>Bei isotroper Turbulenz:</p> $Tu = \sqrt{\frac{\overline{v'^2}}{\overline{v^2}}} = \frac{\sqrt{\overline{v'^2}}}{\overline{v}} [-]$	<p>Tu = Turbulenzintensität</p> <p>v_i' = Geschwindigkeitsfluktuationen in den drei Raumrichtungen i ($i = x, y, z$)</p> <p>\overline{v} = zeitgemittelte Geschwindigkeit</p>
Herwig (2004)	$Tu(\vec{x}^*; t^*) = \sqrt{\frac{(\overline{u^{*2}} + \overline{v^{*2}} + \overline{w^{*2}}) / 3}{u_B^*}} [-]$ <p>bzw. $Tu = \frac{\sqrt{2k^*/3}}{u_B^*}$</p>	<p>Tu = Turbulenzgrad</p> <p>$u^{*'}, v^{*'}, w^{*'}$ = Schwankungsgeschwindigkeiten in x, y, z-Richtung</p> <p>u_B^* = Bezugsgeschwindigkeit</p> <p>\vec{x}^* = Ortsvektor</p> <p>t^* = Zeit (Parameter bei instationären turbulenten Strömungen)</p> <p>k^* = kinetische Energie der Schwankungsbewegung</p>