

Funktionelle Mikroornamentation der Squamata (Reptilia)

Dissertation zur Erlangung des
naturwissenschaftlichen Doktorgrades
der Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn

vorgelegt von

MARLENE SPINNER

aus

Hamm (Westfalen)

Bonn, November 2012

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

1. Gutachter: Prof. Dr. Horst Bleckmann
Institut für Zoologie
Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn
2. Gutachter: Prof. Dr. Stanislav N. Gorb
Institut für Spezielle Zoologie
Christian-Albrechts-Universität zu Kiel

Tag der Promotion: 19.12.2012

Erscheinungsjahr: 2013

Inhaltsverzeichnis

1	Einleitung	1
1.1	Funktionelle Morphologie	1
1.1.1	Optimierung der Reibeigenschaften für die terrestrische Lokomotion	1
1.1.2	Optimierung der optischen Eigenschaften	3
1.2	Die Schuppenkriechtiere (Squamata)	4
1.2.1	Die Systematik der Schuppenkriechtiere	4
1.2.2	Die Beschuppung der Schuppenkriechtiere	6
1.2.3	Histologie und Chemie der Haut der Schuppenkriechtiere	7
1.2.4	Die Mikroornamentation der Schuppenkriechtiere	8
1.3	Mikroornamentation der Schuppenkriechtiere als Vorbild für technische Oberflächen	18
1.4	Zielsetzung	19
2	Grundlagen	21
2.1	Die Versuchstiere	21
2.2	Physikalische Grundlagen	28
2.2.1	Grenzflächenspannung	28
2.2.2	Reibung	29
3	Methoden	31
3.1	Kontaktwinkelmessungen zur Bestimmung der freien Oberflächenenergie	31
3.1.1	Kontaktwinkelmessung	31
3.1.2	Bestimmung der freien Oberflächenenergie	32

3.2	Replikation und Charakterisierung von Oberflächenstrukturen	34
3.2.1	Replikation von biologischen und technischen Oberflächen	34
3.2.2	Oberflächencharakterisierung der in dieser Arbeit verwendeten Substrate	35
3.3	Reibung	36
3.3.1	Bestimmung des Haftreibungskoeffizienten an der schiefen Ebene	36
3.3.2	Bestimmung des Gleitreibungs- und Haftreibungskoeffizienten im Zugversuch	37
4	Ergebnisse	39
4.1	Reibungsimierung für die arboreale Lokomotion	39
4.1.1	Reibeigenschaften der Subdigitalpolster von <i>Chamaeleo calyptratus</i>	40
4.2	Reibungsanisotrope Oberflächenstrukturen für die gliedmaßenlose Lo- komotion	56
4.2.1	Funktionelle Mikroornamentation der Gattung <i>Lialis</i> (Pygopo- didae)	57
4.2.2	Makrostrukturen zur Unterstützung der Lokomotion von <i>Pseu- dopus apodus</i> (Anguidae, Reptilia)	74
4.3	Camouflage der Viperidae durch multifunktionale Mikroornamentation	85
4.3.1	Strukturunterstütztes Samtschwarz der Westafrikanischen Ga- bunviper (<i>Bitis rhinoceros</i>)	85
4.3.2	Die strukturunterstützte samtschwarze Färbung der Vipern (Vi- peridae)	106
4.3.3	Multifunktionale Mikroornamentation der Westafrikanischen Gabunviper (<i>Bitis rhinoceros</i>)	124
4.4	Erklärung zur Urheberschaft	137
5	Übergreifende Diskussion	139
5.1	Funktionelle Morphologie	139
5.1.1	Gradienten in der Gestalt der Mikroornamentation	139
5.1.2	Mikroornamentation zur Optimierung der Reibeigenschaften für die Lokomotion	140
5.1.3	Mikroornamentation zur Optimierung der optischen Eigen- schaften	141
5.1.4	Benetzbarkeit und Selbstreinigung	143

5.1.5 Multifunktionalität	143
5.2 Technische Anwendungen	144
5.2.1 Das Subdigitalsystem von <i>Ch. calyptratus</i>	144
5.2.2 Antireflektive selbstreinigende Strukturen von <i>B. rhinoceros</i>	149
5.2.3 Reibungsanisotropie durch rippenförmige Strukturen	149
5.3 Ausblick	150
6 Zusammenfassung	153
7 Summary	157
8 Ehrenwörtliche Erklärung	159
9 Danksagung	161
10 Anhang	165
10.1 Kennwerte der in dieser Arbeit verwendeten Substrate	165
10.2 REM-Aufnahmen der in dieser Arbeit verwendeten Substrate	166
10.3 Terminologie der Mikroornamentationsmuster	168
Literaturverzeichnis	169

Einleitung



1.1 Funktionelle Morphologie

Biologische Strukturen sind in hohem Maße funktionell optimiert. Die Optimierung von Morphologie zu funktionellen Strukturen wurde erstmals von Charles Darwin beschrieben. In seinem Buch „The origin of species“ legte er die Theorie der natürlichen Selektion dar (Darwin, 1859). Darin schrieb er die Wahrscheinlichkeit, dass Individuen ihre Erbanlagen an die Folgegeneration weitergeben, ihrer jeweiliger Überlebenseignung zu, welche unter anderem durch die Angepasstheit funktioneller Strukturen erhöht werden kann. Heute wird der Zusammenhang zwischen Morphologie und Funktion in der Disziplin der funktionellen Morphologie untersucht (Freudig, 2004).

1.1.1 Optimierung der Reibeigenschaften für die terrestrische Lokomotion

Jede Lokomotionsform stellt besondere Anforderungen an die Morphologie. In der terrestrischen Lokomotion spielen Masse, Reibung und Abrieb eine entscheidende Rolle (Garland, 1983). Für einen effektiven Vortrieb ist ein abgestimmtes Zusammenspiel von Massenverlagerung und Reibung unerlässlich, was menschliche Gehversuche auf Glätteis eindrucksvoll belegen. Die Verteilung und Bewegung der Masse wird durch die Anatomie bestimmt. Die Reibeigenschaften können über die Materialeigenschaften (etwa der Härte der Epidermis und des darunterliegenden Gewebes) oder eine Strukturierung der äußersten Hautschicht beeinflusst werden.

Arboreale Lokomotion

Arboreale bipede und tetrapode Lokomotion erfordert sicheren Halt zwischen den Extremitäten und dem Substrat. Durch die Bewegung in der Vertikalen müssen die kleinen Kontaktflächen zwischen dem Substrat und den Fußflächen Kräfte aufbringen, welche der gesamten Gewichtskraft der Tiere entgegenwirken. Durch große Abstände zwischen den Pflanzenteilen kann die Gewichtskraft zudem nicht gleichmäßig auf alle Extremitäten verteilt werden, sondern lastet (etwa beim Übergreifen) teilweise nur auf einer einzigen Extremität. Sowohl anatomisch als auch auf mikroskopischer Ebene sind in der Natur verschiedenste Anpassungen an die vertikale Lokomotion auf verschiedenen Substraten zu finden. So gibt es unter den Amphibien, Reptilien, Vögeln und Säugetieren Klammerkletterer, deren Füße durch die Stellung der Zehen wie Klemmen oder Greifer eingesetzt werden, und Krallenkletterer, die ihre Krallen im Pflanzenmaterial einhaken (Böker, 1935; Kühnelt, 1953). Eine besondere Kletterart stellt das von Faultieren (*Bradypus*) praktizierte Hängeklettern dar, bei dem Füße und Krallen wie Haken an Pflanzenteilen eingehängt werden (Böker, 1935; Kühnelt, 1953). Beim Stemmklettern halten sich Säugetieren abwechselnd mit den Vorder- und Hinterfüßen fest. Dabei hilft die Fußform wie auch der Einsatz von Krallen, wobei auch der Schwanz zum Halt beitragen kann (Böker, 1935). In der arborealen Lokomotion ist zusätzlich eine hohe Reibung zwischen den Fußflächen und dem Untergrund vorteilhaft. Die Haftreibungskraft verhält sich sowohl proportional zur Andruckkraft als auch zum Haftreibungskoeffizienten. Die Haftreibungskraft kann also entweder durch Steigerung der Andruckkraft erhöht (wie beim Klammerklettern praktiziert) oder durch eine Modifikation der epidermalen Reibeigenschaften, etwa durch Erhöhung des Haftreibungskoeffizienten zwischen Extremitäten und Substrat.

Terrestrische Lokomotion ohne den Einsatz von Gliedmaßen

In vielen Reptilienfamilien besteht ein Trend zur Reduktion von Gliedmaßen und Körperlängung bis hin zu einem schlangenförmigen Körper (Brandley u. a., 2008). Die terrestrische Lokomotion ohne den Einsatz von Gliedmaßen erfordert tribologische Anpassungen der Haut. Durch den ständigen Gleitkontakt mit dem Untergrund ist insbesondere die ventrale Epidermis von erhöhtem Verschleiß betroffen. Doch auch zum Antrieb sind angepasste Reibeigenschaften der Haut nötig. So muss die ventrale Epidermis für die terrestrische Lokomotion eine hohe Reibung aufweisen,

um einen effektiven Vortrieb zu ermöglichen. Zugleich sollte die Reibung in Bewegungsrichtung jedoch möglichst gering sein, um Energieverluste zu minimieren.

1.1.2 Optimierung der optischen Eigenschaften

Optimierte optische Eigenschaften der Epidermis tragen entscheidend zum Überleben bei. In der Tierwelt spielen kräftige Farben eine Rolle bei der Partnerwahl (Hill, 1990, 2006; Milinski u. Bakker, 1990; Watkins, 1997) und Kommunikation (Stuart-Fox u. Moussalli, 2008) und stehen somit unter unmittelbarem Einfluss der sexuellen Selektion. Auffällige Signalfarben (Aposematismus) schützen vor Prädatoren, indem sie vor Ungenießbarkeit und Giftigkeit warnen (Endler, 1981) und werden in Folge ihres Erfolgs von anderen Arten als Mimikry imitiert (Endler, 1981). Eine markante Färbung kann auch dazu genutzt werden, die Aufmerksamkeit des Betrachters gezielt auf bestimmte Körperteile zu lenken (*distractive markings*) (Stevens u. Merilaita, 2009). Darüber hinaus spielt die Färbung der Haut eine Rolle bei der Regulation der Körpertemperatur und kann zu diesem Zweck von einigen Reptilienarten sogar verändert werden (Cole, 1943; Pearson, 1977; Sherbrooke u. Frost, 1989; Walton u. Bennett, 1993).

Die Färbung kann jedoch auch dazu genutzt werden, unerkant zu bleiben (*cryptis*). Eine effektive Tarnung stellt nämlich sowohl für Beutetiere als auch für Prädatoren (*agressive mimicry*) einen Vorteil dar (Endler, 1981). Zur Tarnung wird die Färbung in Helligkeit und Muster an die Umgebung angepasst (*background matching*). Die Färbung kann sogar so beschaffen sein, dass sie die Tiere während der Lokomotion tarnt (*flicker-fusion camouflage*) (Stevens u. Merilaita, 2009). Doch auch eine an sich auffällige Zeichnung aus geometrischen Flächen kann durch die Erzeugung falscher Kanten die wahren Umrisse eines Tieres kaschieren (*disruptive coloration*) (Stevens u. Merilaita, 2009). Darüber hinaus kann über die Färbung eine Gegentönung erzeugt werden, die Schatten auslöscht (*self-shadow concealment*) oder gar die gesamte Körperform eines Tieres kaschiert (*obliterative shading*) (Stevens u. Merilaita, 2009).

Die Färbung kann durch Pigmentfarben erzeugt werden (Blair u. Graham, 1954; Fox, 1976; Bechtel, 1978; McGraw, 2008a,b). Die begrenzte Farbpalette von Pigmentfarben kann jedoch durch bestimmte Oberflächen- und Materialstrukturen erweitert werden (Strukturfarben). Bei den wechselwarmen Vertebraten erzeugen Kristalle in Iridophoren durch ihre Absorptions-, Reflexions-, Brechungs- und Streueigenschaften weißliche, bläuliche und khakifarbenende Farbtöne (Fox, 1976; Bechtel, 1978;

Bagnara u. a., 2007).

Darüber hinaus konnten Reflexions- und Transmissionsmessungen an Reptilienhaut auch eine Optimierung dieser Parameter für die Thermoregulation, den UV-Schutz und die Tarnung nachweisen (Hutchinson u. Larimer, 1960; Tercafs, 1963; Porter, 1967; Rice u. Bradshaw, 1980).

1.2 Die Schuppenkriechtiere (Squamata)

Die Schuppenkriechtiere (Squamata) bilden die größte Gruppe der Reptilien (Reptilia). Sie stellen mit derzeit 8200 Arten den Großteil der landlebenden Wirbeltiere (Vertebrata) (Vidal u. Hedges, 2009). Die höchste Diversität hat sich bereits in Trias und Jura (vor 250 bis 150 Mio. Jahren) herausgebildet (Vidal u. Hedges, 2005; Hedges u. Vidal, 2010). Die größte Artenvielfalt dieser wechselwarmen Tiere ist in den warmen Tropen zu finden und nimmt in den kälteren Regionen ab. Durch starke Spezialisierung konnte nahezu jede ökologische Nische besiedelt werden. So sind Schlangen und weitere Echsenfamilien mit reduzierten Gliedmaßen in der Lage, sich in und auf nahezu jedem Medium zu bewegen. Vertreter der Gattung *Draco* sind durch ihre Flughäute sogar zum Gleitflug fähig.

1.2.1 Die Systematik der Schuppenkriechtiere

Nach neueren genetischen und molekularen Analysen lassen sich die Squamata (Schuppenkriechtiere) in sieben monophyletische Taxa unterteilen: Die Dibamidae (Schlangenschleichen), Gekkota (Geckoartige), Scinciformata, Serpentes (Schlangen), Laterata, Anguimorpha (Schleichenartige) und Iguania (Leguanartige) (Townsend u. a., 2004; Vidal u. Hedges, 2005; Wiens u. a., 2010) (Abb. 1.1).

Dabei beinhalten die Scinciformata die Scincidae (Skinke), Cordylidae (Gürtelechsen) und Xantusiidae (Nachtechsen). Die Gymnophthalmidae (Zwergtejus), Teiidae (Tejus oder Schienenechsen), Amphisbaenia (Doppelschleichen) und Lacertidae (Echte Eidechsen) bilden die Laterata. Den Anguimorpha werden die Varanidae (Warane), Helodermatidae (Krustenechsen), Anguidae (Schleichen) und Shinisauridae zugeordnet. Die Iguania werden aufgrund der Zahnstellung in Acrodonta und Pleurodonta unterteilt. Nach genetischen Daten unterteilen sich die Iguania zudem in weitere Familien (Frost u. Etheridge, 1989; Schulte u. a., 2003). Bekannte Vertreter der Iguania sind die Chamäleons (Chamaeleonidae), Agamen (Agamidae) und Anolen (*Anolis*,

Polychrotidae).

Lange Zeit wurden die Iguania aufgrund morphologischer Merkmale rezenter und fossiler Arten als basale Gruppe den Scleroglossa gegenüber gestellt, denen alle weiteren Taxa zugeordnet wurden (Estes u. a., 1988; Lee, 2005; Conrad, 2008). Demgegenüber weisen drei neue Studien, in denen molekulare und genetische Daten integriert wurden, die Gekkota und Dibamidae als basale Gruppen aus (Townsend u. a., 2004; Vidal u. Hedges, 2005; Wiens u. a., 2010) (Abb. 1.1). So stellen Townsend u. a. (2004) die Dibamidae noch vor den Gekkota als basalste Linie den Bifurcata gegenüber. Nach morphologischen Daten fossiler und rezenter Arten (Wiens u. a., 2010), Betrachtungen der Beutedetektion (Vidal u. Hedges, 2005) und molekularen und genetischen Daten (Vidal u. Hedges, 2005) scheinen jedoch die Gekkota die basalste Gruppe zu sein.

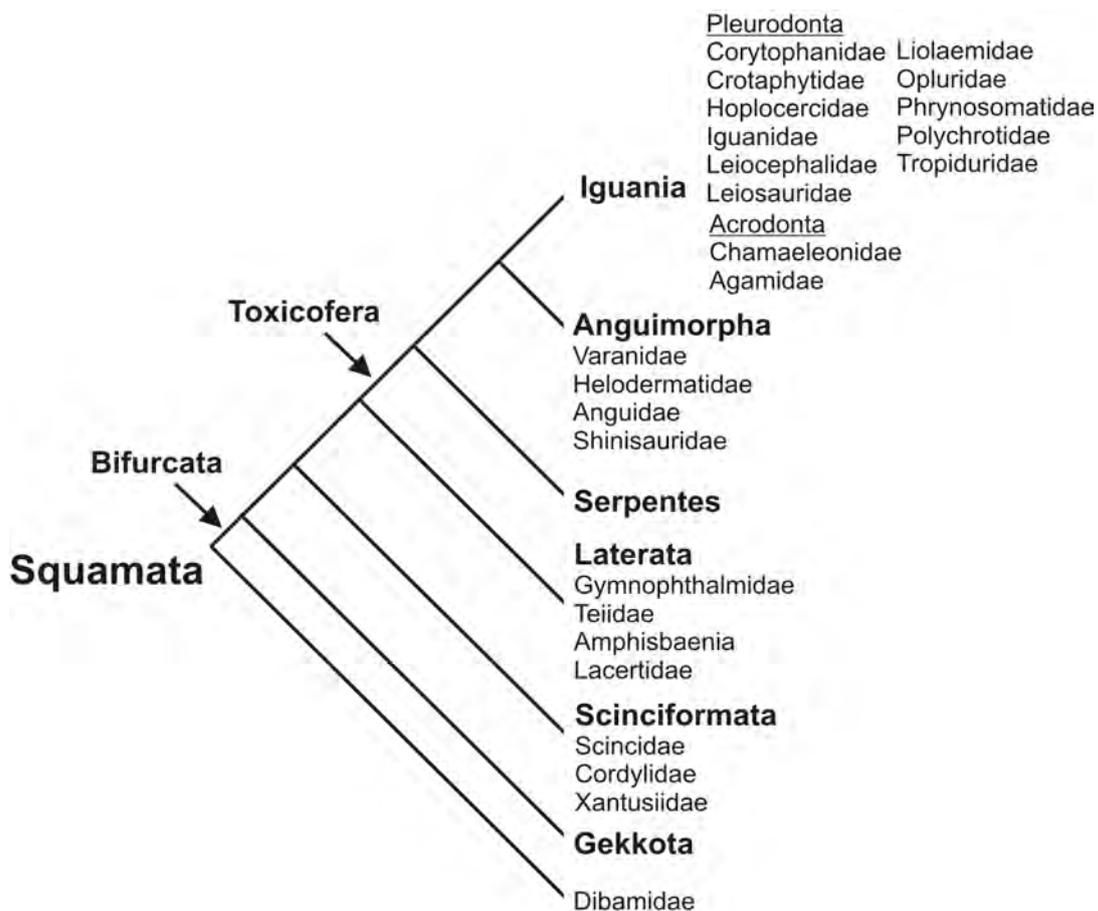


Abbildung 1.1: Systematik der Schuppenkriechtiere basierend auf genetischen und morphologischen Daten nach Schulte u. a. (2003); Townsend u. a. (2004); Wiens u. a. (2010).

Der Ursprung der Schlangen ist unklar. Die Schlangen werden von Conrad (2008) auf der Basis morphologischer Merkmale rezenter und fossiler Arten zu den Skin-ken gestellt. Die meisten Studien ordnen die Gruppe der Serpentes jedoch aufgrund genetischer Daten (Townsend u. a., 2004; Vidal u. Hedges, 2005; Wiens u. a., 2010), morphologischer Merkmale fossiler und rezenter Arten (Wiens u. a., 2010) und dem Beutefangverhalten (Vidal u. Hedges, 2005) den Anguimorpha und Iguania zu. Zusammen bilden die drei Taxa die Linie der Toxicofera. Innerhalb dieser Linie werden die Serpentes je nach Gewichtung und Auswertung der Merkmale entweder basal den Anguimorpha und Iguania gegenübergestellt (Vidal u. Hedges, 2005) oder einem dieser Taxa zugeordnet (Lee, 2005; Wiens u. a., 2010).

1.2.2 Die Beschuppung der Schuppenkriechtiere

Die Haut der Schuppenkriechtiere ist auf makroskopischer Ebene durch die Beschuppung strukturiert. Räumlich unterscheidet man zwischen der Schuppenoberseite (*outer scale surface*), Schuppeninnenseite (*inner scale surface*) und der Scharnierregion (*hinge region*) (Landmann, 1986) (Abb. 1.2). Die Schuppen sind durch ihre größere Dicke von der flexiblen Scharnierregion unterscheidbar (Abb. 1.2). Darüber hinaus ist die äußerste Schicht der Schuppen, die Epidermis, zur Verstärkung stärker kornifiziert. Die Art der Beschuppung ist innerhalb der Squamata sehr variabel (Landmann, 1986). So können die Schuppen nebeneinander angeordnet sein oder einander überlappen. Auch ihre Form variiert. Es gibt runde und längliche, ebene und konvexe Schuppen (Abb. 1.2). Zudem sind die Schuppen vieler Arten gekielt. Die Schuppenform und Art der Beschuppung hängt von ihrer jeweiligen Funktion ab. Sie wird unter anderem durch die Lokomotionsart der Tiere bestimmt. So sind überlappende Schuppen günstig für die Lokomotion von Arten mit schlangenförmigem Körper (Gans, 1975). Bei den Chamäleons stellen die Schuppen des Dorsalkamms ein Geschlechtsmerkmal dar (Necas, 1999). Im hohen Maß spezialisierte Schuppen finden sich in den Schwanzrasseln der Klapperschlangen (*Crotalus*). Auch die durchsichtigen Schuppen auf den Augen der Geckos und Schlangen (Brille) stellen eine Spezialisierung dar. Sie sind durch Verwachsung der Augenlider entstanden (Bellairs u. Boyd, 1947; Mead, 1976).

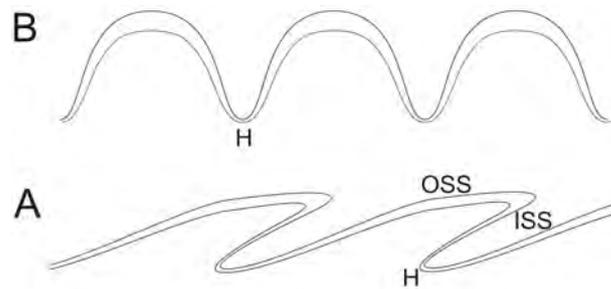


Abbildung 1.2: Beschuppungstypen der Reptilien und die verschiedenen Regionen der Beschuppung nach Landmann (1986). **(A)** Konische nebeneinander angeordnete Schuppen. **(B)** Überlappende Schuppen. Die Scharnierregion ist durch ein H gekennzeichnet. OSS markiert die äußere Schuppenseite. ISS markiert die innere Schuppenseite.

1.2.3 Histologie und Chemie der Haut der Schuppenkriechtiere

Die Epidermis der Schuppenkriechtiere besteht vorwiegend aus Keratin. Nach der Gestalt der Zellen und der Art des Keratins sind bei den Schuppenkriechtiere sechs Schichten in der Epidermis unterscheidbar (Landmann, 1986; Maderson u. a., 1998). Die äußerste Schicht besteht aus β -Keratin und teilt sich in das äußere Oberhäutchen (Leydig, 1873) und die darunterliegende β -Schicht (Landmann, 1979). In dieser Schicht sind die Zellen zum Zeitpunkt der Reife vollständig verschmolzen (Syncyrium) (Landmann, 1979; Maderson u. a., 1998). Darunter folgen Schichten aus α -Keratin, die Mesos-Schicht und die α -Schicht (Landmann, 1979). Lacunar-Schicht und „Clear layer“ stellen die untersten Schichten dar (Maderson u. a., 1998).

Bei den Schuppenkriechtieren erfolgt die Erneuerung der Haut weitgehend in einem Stück (Maderson u. a., 1998). In zyklischem Rhythmus wird ausgehend vom Stratum germinativum an allen Körperstellen synchron eine neue Generation epidermaler Schichten unter der äußeren alten epidermalen Generation gebildet. Die Bildung der neuen Schichten verläuft über mehrere Stadien der Zelldifferenzierung (Maderson, 1966; Maderson u. a., 1998; Flaxman u. Maderson, 1973; Irish u. a., 1988). Dabei bilden „Clear layer“ und Oberhäutchen beider Generation den Clearlayer-Oberhäutchen- oder Häutungskomplex (Irish u. a., 1988; Maderson u. a., 1998). Erst zum Zeitpunkt der Häutung (Ecdysis) trennt sich das Oberhäutchen der neuen epidermalen Generation von dem „Clear layer“ der alten Generation, so dass die gesamte alte epidermale Generation abgestreift werden kann.

Die Schichtung von α - und β -Keratin trägt zur Stabilität der Schuppen bei und erhält gleichzeitig deren Flexibilität. Die außen gelegenen β -Schichten haben ein hö-

heres Elastizitätsmodul als die darunterliegenden Schichten aus α -Keratin (Klein u. a., 2010), wodurch sie mechanischen Einflüssen besser widerstehen. Auch die Syncycium-Formation der β -Schicht wird als vorteilhaft für die Stabilität angesehen (Maderson u. a., 1998). Der weniger exponierten Schanierregion, die durch ihre Flexibilität Beweglichkeit zwischen den Schuppen ermöglicht, fehlt die harte β -Schicht. Dort ist lediglich das Oberhäutchen vorhanden. Weiterhin ist die Lacunar-Schicht in dieser Region stärker ausgeprägt (Maderson u. a., 1998).

Neben Keratinen werden die physikalischen und chemischen Eigenschaften der Epidermis zudem durch weitere Moleküle bestimmt. So enthält die Mesos-Schicht regelmäßig angeordnete polare Glycolipide, welche die Diffusion von Wasser verhindern (Roberts u. Lillywhite, 1980; Birkby u. a., 1982; Lillywhite u. Maderson, 1982; Burken u. a., 1985; Ripamonti u. a., 2009).

1.2.4 Die Mikroornamentation der Schuppenkriechtiere

Unter Mikroornamentation (engl. *microornamentation* oder *microdermatoglyphics* (Price, 1982)), auch „Sculptur“ genannt (Leydig, 1873), versteht man das Muster aus Mikro- und Nanostrukturen auf den Schuppenoberflächen der Schuppenkriechtiere (Leydig, 1873; Lange, 1931; Picado, 1931; Pockrandt, 1936). Die Strukturen werden zwischen den Oberflächen der alten und neuen Generation der Epidermis sowie auf zellulärer Ebene durch Gestaltung von Form und Oberfläche der Oberhäutchenzellen gebildet (Leydig, 1873; Ruibal u. Ernst, 1965; Ruibal, 1968; Renous u. a., 1985).

Mit Ausnahme der Dibamidae, zu denen keine Studien vorliegen, wurde in allen bislang untersuchten Familien der sechs Kladen der Squamata, den Gekkota, Scinciformata, Serpentes, Laterata, Anguimorpha und Iguania, Mikroornamentation entdeckt. Eine Auflistung der untersuchten Familien und den jeweiligen rasterelektronenmikroskopischen Studien findet sich in Tabelle 1.1. Die Geometrie der Mikroornamentation ist sehr divers. Sie reicht von einfachen Rillenstrukturen bis zu komplexen, multihierarchischen Strukturen wie etwa den verzweigten haarförmigen Auswüchsen der Gekkota (Renous u. a., 1985).

Gradienten in der Mikroornamentation

Vergleichende Studien konnten belegen, dass die Mikroornamentation sowohl in den verschiedenen Körperregionen als auch innerhalb einer Schuppe verschieden gestal-

Tabelle 1.1: Liste der rasterelektronenmikroskopischen Studien zur Mikroornamentation der Squamata, geordnet nach Familien.

	Familie	Rasterelektronenmikroskopische Studie
Gekkota	Sphaerodactylidae	Ruibal und Ernst, 1965; Ernst und Ruibal, 1966; Ruibal, 1968; Röhl, 1995
	Diplodactylidae	Bauer, 1998
	Eublepharidae	Peattie, 2008
	Phyllodactylidae	Rosenberg et al., 1992
	Gekkonidae	Ruibal und Ernst, 1965; Hiller, 1968; Stewart und Daniel, 1975
Scinciformata	Scincidae	Stewart und Daniel, 1975; Williams und Peterson, 1982; Irish et al., 1988
	Xantusiidae	Stewart und Daniel, 1975; Peterson und Bezy, 1985; Bezy und Peterson, 1988
	Cordylidae	Harley und Gutberlet, 1995
Laterata	Lacertidae	Limberger, 1985; Arnold, 2002
	Amphisbaenidae	Irish et al., 1988
	Teiidae	Stewart und Daniel, 1975
Serpentes	allgemein	Price, 1982; Price und Kelly, 1989; Joseph et al., 2007
	Viperidae	Bea, 1978; Stille, 1987; Fontarnau und Bea, 1987; Chiasson et al., 1989; Beyerlein, 1998
	Boidae	Hoge und Souza Santos, 1953; Beisswenger, 2008; Berthé et al., 2009
	Colubridae	Monroe und Monroe, 1968; Price, 1983; Chiasson und Lowe, 1989; Price, 1990; Rocha-Barbosa und Silva, 2009
	Pythonidae	Beisswenger, 2008
	Elapidae	Beisswenger, 2008
Anguimorpha	Uropeltidae	Gans und Baic, 1977; Gower, 2003
	Anguidae	Stewart und Daniel, 1973
	Helodermatidae	Stewart und Daniel, 1975
	Xenosauridae	Harvey, 1993
Iguania	Anniellidae	Stewart und Daniel, 1973
	Chamaeleonidae	Ruibal und Ernst, 1956; Schleich und Kästle, 1979; 1985; Irish et al., 1988; Spinner et al., 2012; Müller und Hildenhagen, 2009
	Agamidae	Irish et al., 1988; Sherbrook et al., 2007; Alibardi, 1999
	Corytophanidae	Peterson, 1984
	Crotaphytidae	Peterson, 1984
	Hoplocercidae	Peterson, 1983; Peterson, 1984
	Iguanidae	Stewart und Daniel, 1975; Cole und van Devender, 1976; Peterson, 1984
	Leiocephalidae	Peterson, 1984; Irish et al., 1988
	Leiosauridae	Peterson, 1983
	Opluridae	Peterson, 1984
	Phrynosomatidae	Stewart und Daniel, 1973; Burstein et al., 1974; Peterson, 1984; Sherbrook et al., 2007
	Polychrotidae	Ernst und Ruibal, 1966; Hiller, 1968; Ruibal, 1968; Peterson, 1983; Peterson et al., 1983; Peterson, 1984; Irish et al., 1988; Maderson et al., 1998; Nicholson et al., 2006; Höfling und Renous, 2009
Tropiduridae	Peterson, 1984	

tet sein kann (Stewart u. Daniel, 1973; Bea, 1978; Renous u. a., 1985; Renous u. Gasc, 1989):

Nach Bea (1978) und Price u. Kelly (1989) unterscheidet man bei Schlangen zwischen der Mikroornamentation der Scharnierregion, der Überlappungszone, der exponierten Fläche der Schuppe und der Schuppenunterseite (Abb. 1.3 A). Die Mikroornamentation verändert sich an den Grenzen dieser Regionen fließend, so dass Price u. Kelly (1989) zwischen der überlappten und exponierten Schuppenfläche zusätzlich einen Übergangsbereich definierten, die Transitions-Zone der Mikroornamentation (*microdermatoglyphic transition zone*) (Abb. 1.3 A). Auch zum Kiel und zum Schuppenrand hin verändert sich die Mikroornamentation. Die Mikroornamentation des Überlappungsbereichs wird auch als basaler Morphotyp bezeichnet (Price u. Kelly, 1989). Artspezifisch ist die Mikroornamentation der Schlangen an den exponierten Schuppenflächen (apikaler Morphotyp) (Price u. Kelly, 1989). Auch bei Schuppenkriechtieren mit nebeneinander angeordneten Schuppen zeigen sich Gradienten in der Mikroornamentation. So unterscheiden sich bei den Chamäleons (Chamaeleonidae) die Schuppenzwischenräume und apikalen Schuppenflächen in ihrer Mikroornamentation (Ruibal u. Ernst, 1965; Schleich u. Kästle, 1979, 1985; Müller u. Hildenhagen, 2009; Spinner u. a., 2012) (Abb. 1.3 B).

Neben diesen Gradienten auf Schuppenebene bestehen auch entlang der Körperachsen Unterschiede in der Mikroornamentation. Stewart u. Daniel (1973) konnten nachweisen, dass bei den Squamata ein allgemeiner Trend zu einem dorso-ventralen Gradienten in der Mikroornamentation besteht. So wurden bei Vertretern verschiedener Familien Unterschiede zwischen der ventralen und dorsalen Mikroornamentation entdeckt. Die Unterschiede sind besonders bei den Schlangen stark ausgeprägt (Hazel u. a., 1999; Berthé u. a., 2009). Daneben stellten Renous u. a. (1985) und Renous u. Gasc (1989) zudem einen rostro-kaudalen Gradienten der Mikroornamentation heraus.

Mikroornamentation als funktionelles oder evolutives Muster?

Schon früh wurde die Mikroornamentation als taxonomisches Werkzeug vorgeschlagen (Leydig, 1873; Hoge u. Santos, 1953). Inzwischen wurde die Systematik ganzer Linien der Squamata auch anhand ihrer Mikroornamentation nachvollzogen (Stewart u. Daniel, 1975; Cole u. van Devender, 1976; Price, 1982; Price u. Kelly, 1989; Stille, 1987; Peterson, 1983a,b; Nicholson u. a., 2006). Dabei wurden sogar fossile Arten über

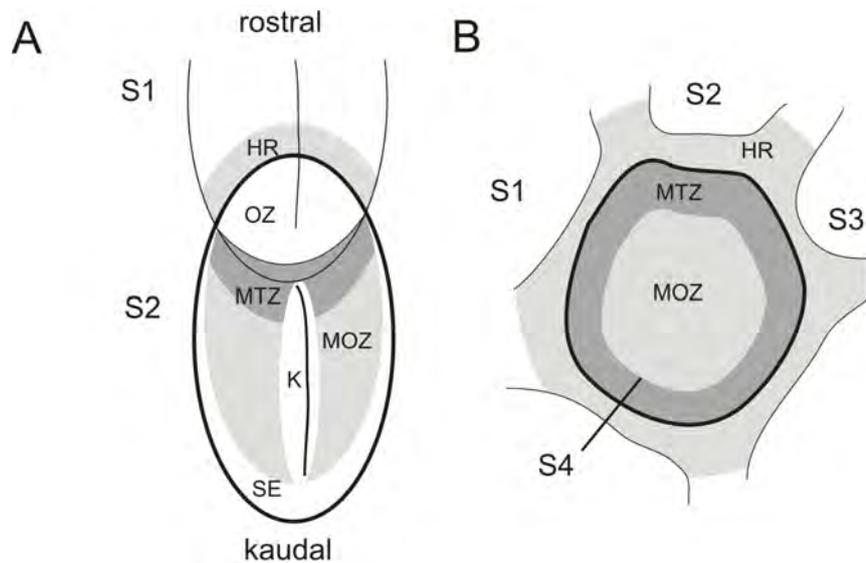


Abbildung 1.3: Schematische Darstellung der Mikroornamentationszonen auf den Schuppen der Squamata nach Bea (1978); Price u. Kelly (1989); Spinner u. a. (2012): Mikroornamentationszone (MOZ), Mikroornamentations-Transitions-Zone (MTZ), Scharnierregion (HR), Überlappungszone (OZ), Kielbereich (K) und Schuppenrand (SE). **(A)** Überlappende Schuppen (S1 und S2) der Schlangen. **(B)** Nebeneinander angeordnete konische Schuppen der Chamäleons (S1 - S4).

ihre Mikroornamentation in das phylogenetische System rezenter Arten gestellt (Cole u. van Devender, 1976).

Bereits seit der Entdeckung der Mikroornamentation wurde jedoch auch über die Funktion der epidermalen Strukturen diskutiert (Leydig, 1873). Stewart u. Daniel (1973), Renous u. a. (1985) und Renous u. Gasc (1989) deuteten die Gradienten der Mikroornamentation entlang des Körpers und auf Schuppenebene als funktionelle Anpassung. Inzwischen konnte die Funktion einiger Mikroornamentationsmuster aufgedeckt werden. So wurde die Geometrie der dorsalen Mikroornamentation als Ursache für die irisierenden Farben vieler Schlangenarten vermutet (Leydig, 1873; Monroe u. Monroe, 1968; Gans u. Baic, 1977). Bei arborealen Arten von gleich drei Linien der Echsen (Polychrotidae, Gekkota und Scincidae) wurden auf den Fußunterseiten haarförmige Strukturen mit adhäsiver Wirkung entdeckt (Schmidt, 1913; Maderson, 1964; Ruibal u. Ernst, 1965; Hiller, 1968; Williams u. Peterson, 1982; Autumn u. a., 2000, 2002; Irschick u. a., 2006). Die ventrale Mikroornamentation vieler Schlangen hingegen vereint als anisotrope Oberfläche zwei Reibeigenschaften miteinander, die Reibungsmaximierung und -minimierung (Hazel u. a., 1999; Berthé u. a., 2009). Ein schmutz- und wasserabweisender Effekt der Mikroornamentation wurde bei Schlangen postuliert (Gans u. Baic, 1977) und für die Gekkota experimentell

nachgewiesen (Autumn u. Hansen, 2006; Hiller, 2009). Darüber hinaus wurden der Mikroornamentation auch vorteilhafte Eigenschaften für die Häutung zugesprochen (Maderson, 1966). Zudem erhöht eine netzförmige Mikrostrukturierung ähnlich dem Tragwerk eines Gebäudes die Stabilität der Schuppen (Maderson u. a., 1998).

Die Mikroornamentation der Chamäleons (Chamaeleonidae)

Die Haut eines Chamäleons besteht aus konischen nebeneinander angeordneten Schuppen (Necas, 1999) (Abb. 1.3 B). Die Zwischenräume und Oberflächen der Schuppen sind von unzähligen mikroskopischen Auswüchsen bedeckt, den sogenannten *Spines* (engl. für Dornen) (Ruibal, 1968; Schleich u. Kästle, 1979, 1985; Irish u. a., 1988; Müller u. Hildenhagen, 2009; Spinner u. a., 2012) (Abb. 1.4 A, B). Auch die Unterseiten ihrer Greiffüße (subdigital) und Schwänze (subcaudal) der Chamäleons weisen konische Schuppen auf, die von *Spines* bedeckt sind. Zur Mitte der apikalen Schuppenoberflächen sind die *Spines* allerdings zunehmend modifiziert (Schleich u. Kästle, 1979, 1985; Müller u. Hildenhagen, 2009; Spinner u. a., 2012). Die Modifikationen sind artspezifisch (Spinner u. a., 2012) und bei den Chamaeleoninae (Echte Chamäleons) und den Brookesiinae (Stummelschwanzchamäleons) verschieden (Müller u. Hildenhagen, 2009). Bei Vertretern der stark arborealen Chamaeleoninae (Necas, 1999) werden die *Spines* auf den subdigitalen und subkaudalen Schuppen zur Mitte hin zunehmend länger und nehmen schließlich eine haarförmige Gestalt an (Ruibal, 1968; Schleich u. Kästle, 1979, 1985; Irish u. a., 1988; Müller u. Hildenhagen, 2009; Spinner u. a., 2012) (Abb. 1.4 C). Diese Strukturen werden als *Setae* bezeichnet (Ruibal u. Ernst, 1965).

Ein Vergleich der Seta-Morphologie in den vier Chamäleongattungen *Calumma*, *Chamaeleo*, *Trioceros* und *Furcifer* zeigte, dass subkaudale und subdigitale *Setae* innerhalb einer Art gleich gestaltet sind (Spinner u. a., 2012). Je nach Art haben die *Setae* eine Länge zwischen 6 und 20 μm . Auch die Setaspitzen sind artspezifisch ausgeformt. Ihre Form variiert von schmaler werdenden haarförmigen Spitzen bis zu länglichen Endplatten (*Spatulae*) (Abb. 1.4 D). Eine Ausrichtung der Spitzen in eine bestimmte Richtung konnte nicht ausgemacht werden. Vielmehr scheinen die Setaspitzen aller Arten flexibel und in verschiedene Richtungen gebogen zu sein (Spinner u. a., 2012).

Bei den kleineren, terrikolen Gattungen *Brookesia*, *Rhampholeon* und *Rieppeleon* sind die subdigitalen und subkaudalen Mikrostrukturen stärker variabel und reichen von

breiten kurzen Setae mit ovalen Spatulae bis zu dornartigen Formen (Müller u. Hildenhagen, 2009). Eine Strukturierung der Oberfläche kann jedoch auch fehlen (Müller u. Hildenhagen, 2009).

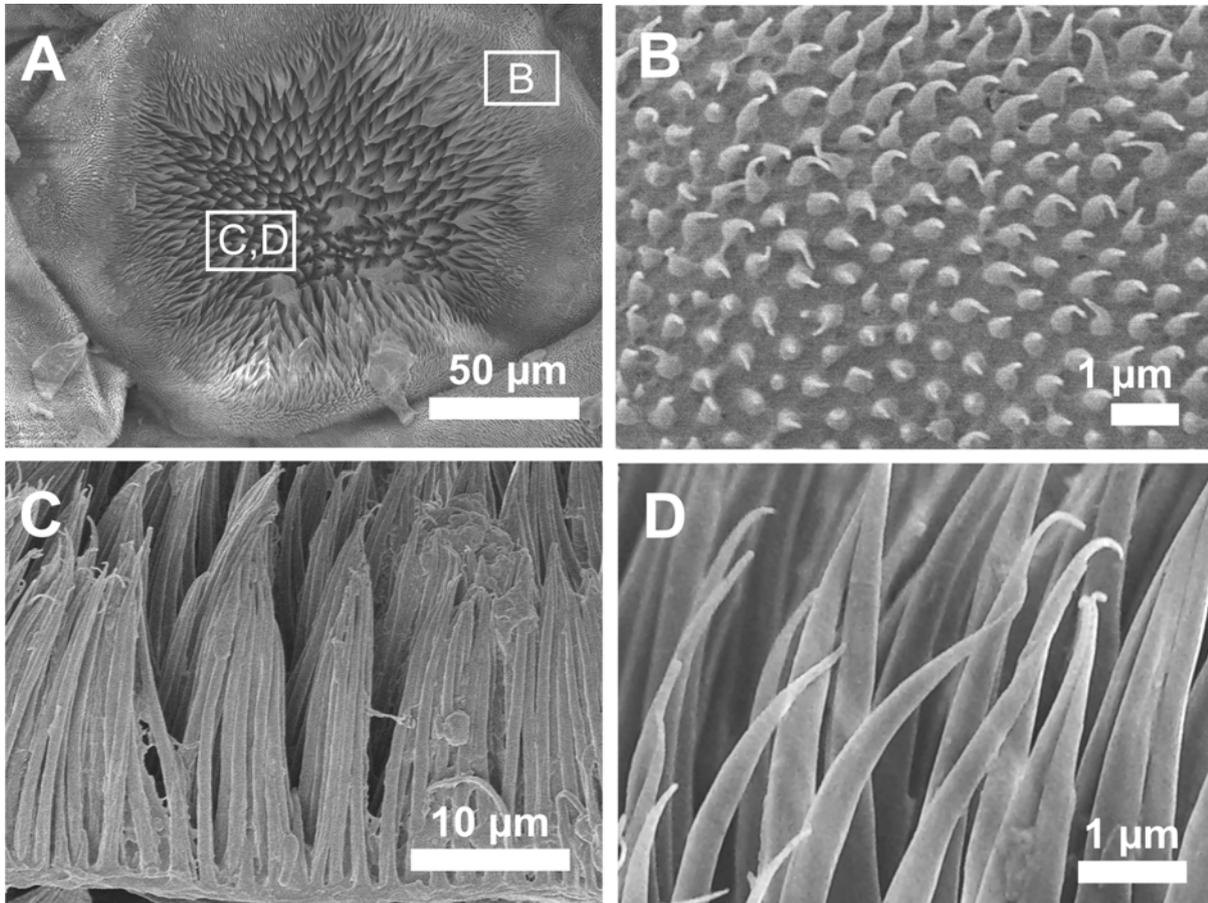


Abbildung 1.4: REM-Aufnahmen der Mikroornamentation von *Chamaeleo calyptrotus* (Chamaeleonidae). **(A)** Schuppe der ventralen Fußfläche (bearbeitet aus Spinner u. a. (2012)). **(B)** Mikroornamentation am Rand einer Dorsalschuppe (eigene Aufnahme). **(C)** Mikroornamentation auf der apikalen Fläche einer Schuppe der ventralen Fußfläche (bearbeitet aus Spinner u. a. (2012)). **(D)** Spitzen der Setae auf der apikalen Fläche einer Schuppe der ventralen Fußfläche (bearbeitet aus Spinner u. a. (2012)).

Die Mikroornamentation der Schleichen (Anguidae)

Die Mikroornamentation der Anguidae (Schleichen) wurde bislang nur an einer Art untersucht (Stewart u. Daniel, 1973). In dieser Studie wurde die Mikroornamentation der Ventral-, Dorsal- und Parietalregion und der Lateralfalte von *Elgaria multicarinata* (vormals *Gerrhonotus multicarinatus*) untersucht. Bis auf die Ventralregion waren die Schuppen von länglichen Oberhäutchenzellen bedeckt, die sich dachziegelartig über-

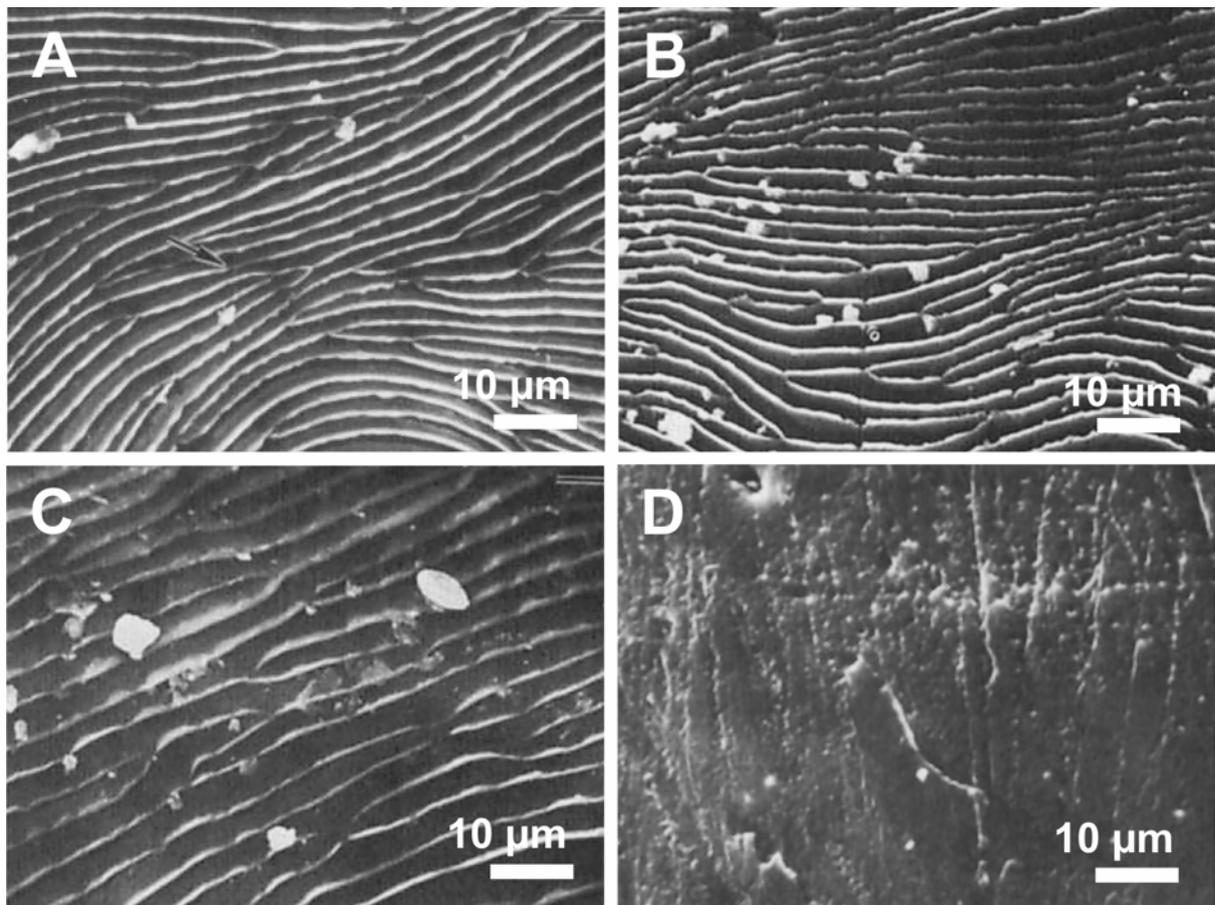


Abbildung 1.5: REM-Aufnahmen der Mikroornamentation von *Elgaria multicolorata* (Anguillidae) (bearbeitet aus Stewart u. Daniel (1973)). **(A)** Mikroornamentation einer Dorsalschuppe. **(B)** Mikroornamentation der Parietalregion. **(C)** Mikroornamentation einer Schuppe der Lateralfalte. **(D)** Mikroornamentation einer Ventralschuppe.

lappten und deren Ränder leicht aufgewölbt waren (Abb. 1.5 A-C). Die Oberflächen der ventralen Schuppen des untersuchten Tieres waren stark abgerieben und zeigten keine markante Mikroornamentation (Abb. 1.5 D).

Die Mikroornamentation der Geckoartigen (Gekkota)

Die Mikroornamentation der Gekkota (der Geckoartigen) ist sehr gut erforscht. Bei allen bislang untersuchten Gattungen wurden auf der Haut dornförmige Auswüchse entdeckt (*Naultinus*, *Hoplodactylus*, *Bavayia*, *Rhacodactylus* (Bauer, 1998), *Cyrtodactylus* (Peattie, 2008), *Sphaerodactylus*, *Gonatodes* (Ruibal, 1968), *Ptyodactylus* (Rosenberg u. a., 1992; Hiller, 2009), *Hemidactylus* und *Phelsuma* (Hiller, 2009)) (Abb. 1.6 A, B). Diese Auswüchse (engl. *spines*, *spinules* oder *microspinules*) (Lange, 1931; Ruibal u. Ernst,

1965; Ruibal, 1968) sind jeweils über sechs oder sieben radiale Stege miteinander verbunden (Ruibal u. Ernst, 1965; Ruibal, 1968) (Abb. 1.6 B). Die *Spines* haben einen Abstand von 0,2 - 0,7 μm und eine Länge von 0,3 - 2,0 μm (Ruibal, 1968; Rosenberg u. a., 1992; Bauer, 1998; Peattie, 2008; Hiller, 2009). Aufgrund ihrer weiten Verbreitung innerhalb der Gekkota sind diese Strukturen als basale epidermale Oberflächenstruktur dieser Echsen anzusehen (Ruibal, 1968).

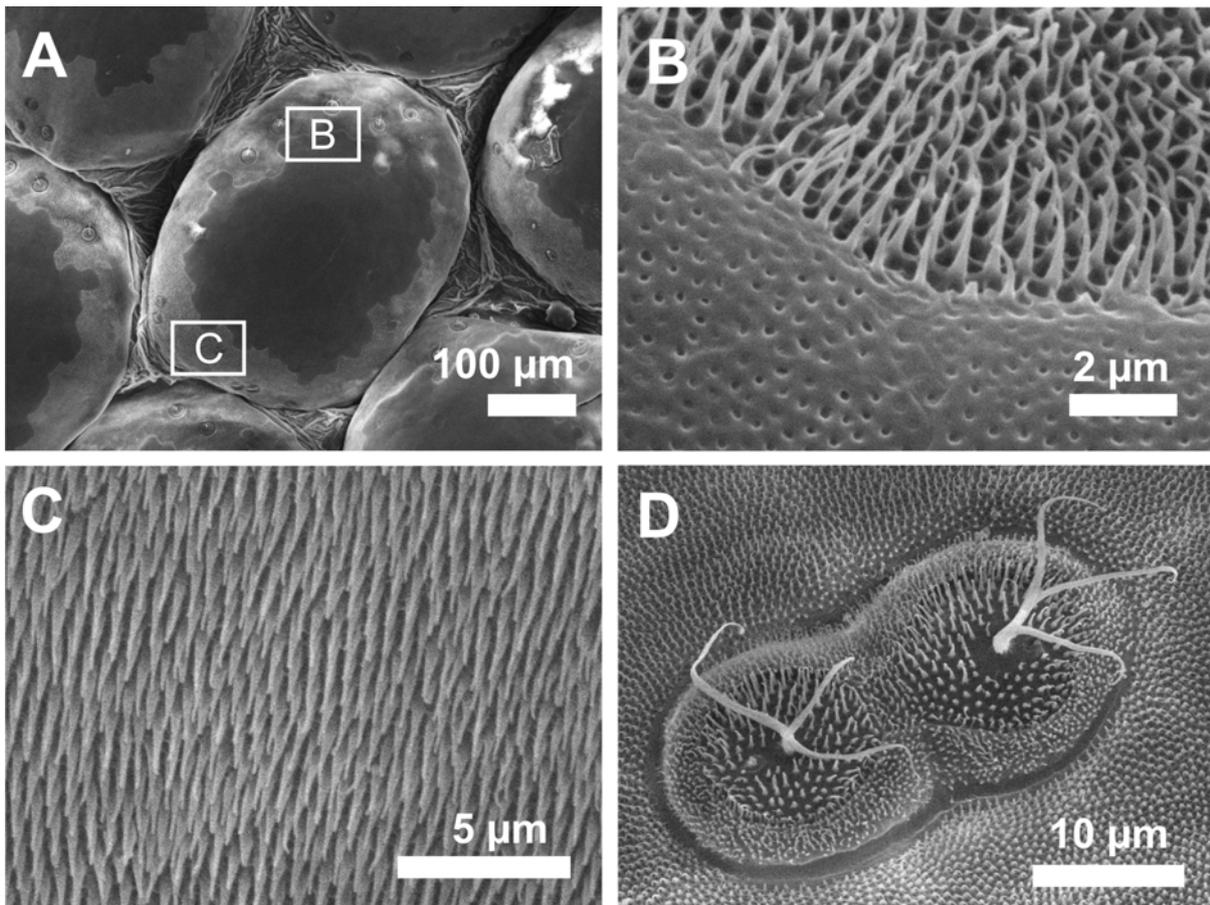


Abbildung 1.6: REM-Aufnahmen der Mikroornamentation der Gekkota (eigene Aufnahmen). (A) Kehlschuppen von *Phelsuma laticauda*. (B) Spines und Pits auf einer Kehlschuppe von *Phelsuma laticauda* (C) Sensillen auf einer Kehlschuppe von *Phelsuma laticauda*. (D) Spitzen der Setae auf der apikalen Fläche einer Schuppe der ventralen Fußfläche von *Hemidactylus frenatus*.

An verschiedenen Körperstellen wird dieses Grundmuster allerdings modifiziert. So wurden bei vielen Arten runde Erhebungen oder Gruben von etwa 10 μm Durchmesser beschrieben, die sich deutlich von den übrigen Schuppenoberflächen absetzen (Stewart u. Daniel, 1975; Bauer u. Russell, 1988; Shea, 1993; Matveyeva u. Ananjeva, 1995) (Abb. 1.6 C). In der Mitte der Strukturen befinden sich jeweils eine oder meh-

rere teilweise verzweigte Sensillen (Underwood, 1957; Stewart u. Daniel, 1975; Bauer u. Russell, 1988; Shea, 1993; Matveyeva u. Ananjeva, 1995).

Auf den lamellenartigen Schuppen der ventralen Fußflächen und des Schwanzes sind die *Spines* der Gekkota zu Hafthaaren (Setae) modifiziert. Diese können bei *Gekko gecko* eine Maximallänge von 110 µm erreichen (Maderson, 1964; Hiller, 1968; Williams u. Peterson, 1982; Ruibal u. Ernst, 1965; Bauer, 1998). Die Setae sind bis zu viermal verzweigt (Abb. 1.6 D) (Maderson, 1964; Hiller, 1968; Williams u. Peterson, 1982; Ruibal u. Ernst, 1965; Bauer, 1998). Ihre Enden sind zu dreieckigen Endplatten (Spatulae) ausgeformt und entlang der Achse der Zehen in eine Richtung orientiert (Abb. 1.6 D) (Maderson, 1964; Hiller, 1968; Williams u. Peterson, 1982; Ruibal u. Ernst, 1965; Bauer, 1998). Die anhaftende und reibungsmaximierende Funktion dieser Strukturen wurde in zahlreichen Publikationen nachgewiesen (Autumn u. a., 2000, 2002; Huber u. a., 2005a,b; Autumn u. a., 2006; Huber u. a., 2007). Bei weniger arborikolen Arten sind die Setae deutlich kürzer und unverzweigt (Peattie, 2008).

Die Mikroornamentation der Schlangen (Serpentes)

Die Mikroornamentation der Schlangen wurde bereits früh mit dem Lichtmikroskop untersucht (Leydig, 1873; Picado, 1931; Pockrandt, 1936). Schon in diesen Studien wurden sowohl die taxonomische Relevanz als auch der funktionelle Aspekt der Mikroornamentation diskutiert (Leydig, 1873; Picado, 1931; Pockrandt, 1936). Die systematische Untersuchung der Mikroornamentation begann mit der Einführung der Rasterelektronenmikroskopie. Dabei beschränkten sich viele Studien auf die Beschreibung und phylogenetische Einordnung der dorsalen Mikroornamentation (Hoge u. Santos, 1953; Stille, 1987; Chiasson u. Lowe, 1989; Chiasson u. a., 1989; Price, 1982, 1990; Price u. Kelly, 1989). Doch auch die ventrale Mikroornamentation verschiedener Schlangenfamilien wurde unter phylogenetischen Gesichtspunkten untersucht (Bea, 1978; Gower, 2003; Joseph u. a., 2007; Beißwenger, 2008). Dorsal- wie Ventralschuppen haben bei den meisten Schlangenarten hierarchisch strukturierte Oberflächen. Eine kleine Auswahl von Mikroornamentationsmustern ist in Abbildung 1.7 dargestellt. Die dorsale Mikroornamentation weicht bei den meisten Arten von der der Ventralia ab. Auch die Mikroornamentation der Schuppenzwischenräume und -unterseiten unterscheidet sich bei den meisten Arten von der der exponierten Schuppenoberflächen. Die Mikroornamentation des Überlappungsbereichs scheint dabei hauptsächlich durch evolutionäre Muster bestimmt und entspricht den Strukturen, die auch

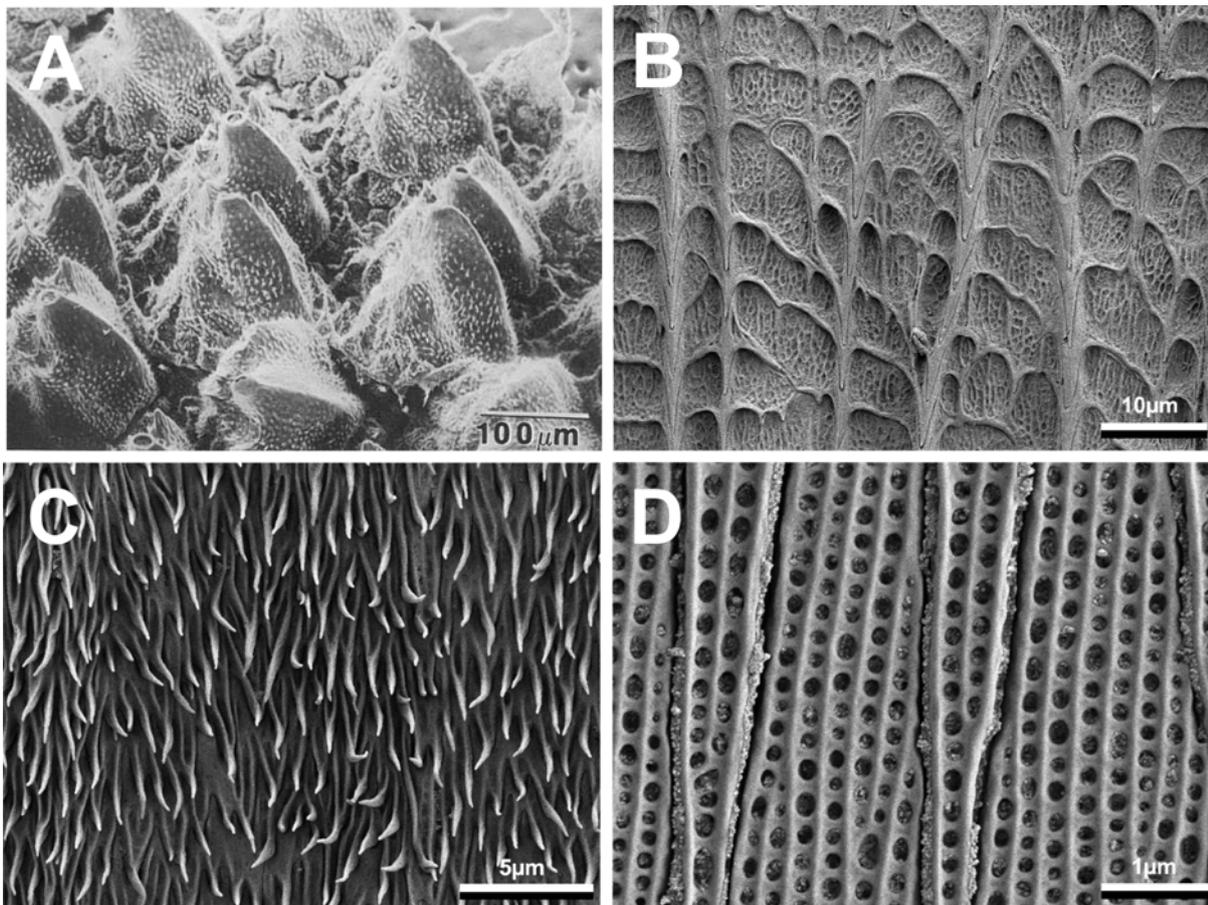


Abbildung 1.7: REM-Aufnahmen der Mikroornamentation der Schlangen (Serpentes). **(A)** Dorsalschuppe von *Acrochordus javanicus* (aus Price (1982)). **(B)** Dorsalschuppe von *Notechis scutatus* (aus Beißwenger (2008)). **(C)** Ventralschuppe von *Dendroaspis jamesoni* (aus Beißwenger (2008)). **(D)** Ventralschuppe von *Sanzinia madagascariensis* (aus Beißwenger (2008)).

neonatal (direkt nach der Geburt) auf den Schuppen vorhanden sind (Bea, 1978; Price u. Kelly, 1989).

Zur eindeutigen Diskrimination der Mikroornamentation ordneten Price (1982); Price u. Kelly (1989) den verschiedenen Mikroornamentationstypen der Schlangen Begriffe zu. Dabei wird zwischen Form und Anordnung der Oberhäutchenzellen (Price u. Kelly, 1989) und der Haupt- und Substrukturierung der Schuppenoberflächen (Price, 1982) unterschieden. Eine Liste der verschiedenen Strukturmuster und ihrer Bezeichnung ist im Anhang aufgeführt (Anhang 10.3). Schon aufgrund ihrer veränderten Gestalt wurde der Mikroornamentation auf den exponierten Schuppenflächen der Schlangen eine Funktion zugeschrieben. Zahlreiche Studien diskutieren die dorsale und ventrale Mikroornamentation der Schlangen daher zusätzlich unter funk-

tionellen Gesichtspunkten (Hoge u. Santos, 1953; Price, 1982, 1983; Joseph u. a., 2007; Beißwenger, 2008). Aufgrund ihres Einflusses auf die Reibeigenschaften wird insbesondere die exponierte Mikroornamentation der Ventrallia und Lateralschuppen der Schlangen als Adaptation an die Lokomotion angesehen (Gans u. Baic, 1977; Hazel u. a., 1999; Berthé u. a., 2009; Rocha-Barbosa u. Moraes e Silva, 2009; Hu u. a., 2009). Der dorsalen Mikroornamentation wurden optische Eigenschaften und ein Einfluss auf das Verschmutzungsverhalten zugesprochen (Leydig, 1873; Monroe u. Monroe, 1968; Gans u. Baic, 1977).

1.3 Mikroornamentation der Schuppenkriechtiere als Vorbild für technische Oberflächen

Funktionelle Mikrostrukturen spielen nicht nur bei den Schuppenkriechtieren eine Rolle. Die Erforschung von optischen, elektrischen und mechanischen Grenzflächeninteraktion mikrostrukturierter Oberflächen ist in den letzten Jahrzehnten auch eine bedeutende Aufgabe der Oberflächentechnik geworden. Insbesondere die Zusammenhänge zwischen Oberflächentopographie und Oberflächeneigenschaften wie Reibung, Benetzbarkeit oder optische Phänomene stehen zunehmend im Fokus der Wissenschaft. Im gleichen Maße wurden effiziente Verfahren zur Oberflächenmodifikation entwickelt. Und auch die Verfeinerung von bildgebenden Verfahren und Methoden der Analytik erlaubt einen immer detaillierteren Blick auf mikrostrukturierte Oberflächen und ihre Interaktionen.

Eine Übertragung von Funktionsprinzipien ist möglich, da sowohl das Lebendige als auch die menschliche Technik unter den gleichen chemischen und physikalischen Gesetzen funktionieren. Ein bekanntes Beispiel für den Transfer von Funktionsprinzipien aus der Natur in die Technik sind Leonardo Da Vincis Entwürfe von Flugmaschinen nach dem Vorbild der Vögel und Otto Lilienthals durch Storchenflügel inspirierte Flugapparate (Da Vinci, 1505; Lilienthal, 1889). Ein frühes Beispiel für einen bioinspirierten Entwurf, der sogar zu einem Patent führte, stellt der Klettverschluss von Georges de Mestral nach dem Vorbild der Früchte der Großen Klette (*Arctium lappa*) dar (De Mestral, 1954) .

Auch wenn die Übertragung in neue Materialien noch eine große Herausforderung darstellt, ist die funktionelle Mikroornamentation der Schuppenkriechtiere ein vielversprechendes Vorbild für funktionelle mikrostrukturierte Oberflächen in der Tech-

nik. Dies liegt insbesondere an dem hohen Grad an Optimierung, den die Mikroornamentation der Squamata unter den Jahrmillionen natürlicher Selektion erfahren hat.

1.4 Zielsetzung

Ziel dieser Arbeit war der experimentelle Nachweis funktioneller Mikroornamentation der Schuppenkriechtiere (Squamata) und die Aufklärung ihrer Funktionsprinzipien. Hierfür wurden Morphologie und Funktion der Mikroornamentation von Lokomotions- und Tarnungsspezialisten unter den Squamata in mehreren Teilprojekten untersucht. Im Fokus dieser Arbeit standen optische Effekte und Reibeigenschaften der Epidermalstrukturen. Darüber hinaus wurden das Benetzungsverhalten und die Selbstreinigungsfähigkeit der Mikroornamentation untersucht.

Reibungsmaximierende Mikroornamentation der Chamäleons

Vertreter der Echten Chamäleons (Chamaeleoninae) besitzen auf den Unterseiten ihrer Füße und Schwänze (subdigital und subcaudal) haarförmige Mikrostrukturen, die in ihrer Dimension den Haftstrukturen anderer arborealer Echten ähneln. In dieser Arbeit sollte erstmals die reibungsmaximierende Funktion der subdigitalen Mikroornamentation nachgewiesen werden. Dazu wurden Reibungsmessungen an der subdigitalen Epidermis von Jemenchamäleons (*Chamaeleo calyptratus*) auf verschiedenen rauen Oberflächen durchgeführt. Um einen Eindruck des Systems unter natürlichen Bedingungen zu gewinnen, wurden zusätzliche Bewegungsstudien mit lebenden Tieren auf verschiedenen Untergründen ausgeführt.

Optimierte epidermale Reibeigenschaften für die Lokomotion ohne Gliedmaßen

Die Flossenfüßer (Pygopodidae) sind eine basale Gruppe der Geckoartigen (Gekkota). Bei ihnen sind die Gliedmaßen bis auf kleine flossenförmige Hinterbeine reduziert. In dieser Arbeit wurde erstmals die Mikroornamentation von *Lialis jicari* (Neuguinea-Flossenfuß) und *Lialis burtonis* (Burtons Spitzkopf-Flossenfuß) untersucht und unter dem Aspekt der Anpassungen an die Lokomotion ohne Gliedmaßen betrachtet. Zusätzlich wurden die wasserabweisende Eigenschaften der Kopfschuppen von *L. jicari* experimentell untersucht.

Auch unter den Schleichen (Anguidae) finden sich Arten in verschiedenen Stadien der Gliedmaßenreduktion. In einer weiteren Studie wurde erstmalig die Mikroornamentation des größten Vertreters dieser Familie untersucht, *Pseudopus apodus* (Scheltopusik), dessen Gliedmaßen bis auf zwei winzige Hinterbeine reduziert sind. Neben der morphologischen Beschreibung wurden auch Reibungsmessungen durchgeführt, um den Einfluss der Strukturen auf die Reibeigenschaften nachzuweisen.

Farbunterstützende Mikroornamentation der Vipern

Auf dem Rücken von *Bitis rhinoceros* (der Westafrikanischen Gabunvipere) alternieren helle Bereiche mit samtig wirkenden tiefschwarzen Bereichen in einer stark kontrastierenden geometrischen Zeichnung. Die Färbung ermöglicht der Vipere auf dem tropischen Waldboden eine optimale Tarnung. Auch weitere Vertreter der Vipern (Viperidae) besitzen eine kontrastierende dorsale Färbung aus geometrischen hellen und dunklen Bereichen. In dieser Arbeit wurde die dorsale Mikroornamentation auf hellen und dunklen Hautpartien von *B. rhinoceros* auf ihre optischen Eigenschaften (Reflexion, Absorption und Transmission) getestet. In einer vergleichenden morphologischen Studie wurde darüber hinaus die dorsale Mikroornamentation weiterer Vipern (Viperidae) untersucht und hinsichtlich ihrer farbunterstützenden Funktion bewertet.

Aufgrund der Größenordnung und Geometrie der Mikroornamentation von *B. rhinoceros* waren sowohl wasserabweisende als auch selbstreinigende Eigenschaften der Haut zu erwarten. In einer weiteren Studie wurde die Haut deshalb auf diese Funktionen hin untersucht.

Übertragung der Ergebnisse in technische Anwendungen

Ein weiteres Ziel dieser Arbeit bestand in der Bewertung des Potentials der funktionellen Mikroornamentation für technische Anwendungen. Hierzu wurden die Ergebnisse der Studien auf Übereinstimmung mit aktuellen Theorien zur funktionellen Mikrostrukturierung aus den Ingenieurwissenschaften und der Physik betrachtet und unter Berücksichtigung aktueller Produktionsverfahren diskutiert.

2.1 Die Versuchstiere

Chamaeleo calytratus, DUMÉRIL & DUMÉRIL, 1851 (Iguania: Chamaeleonidae)

Chamaeleo calytratus, das Jemenchamäleon, gehört zu den größeren Chamäleonarten (Necas, 1999). Die Männchen erreichen eine Körperlänge von bis zu 50 cm. Die Weibchen bleiben etwas kleiner. Die Art ist deutlich an ihrem Helm zu erkennen, der bei Männchen zwar stärker ausgeprägt ist, jedoch auch bei weiblichen Tieren vorhanden ist (Abb. 2.1). Jemenchamäleons können die Farbe ihrer Haut verändern und zeigen eine breite Farbskala von grün, gelb, orange, weiß und schwarz bis zu braun (Necas, 1999). Charakteristisch ist eine Färbung mit alternierenden Querbändern und Längsstreifen auf der Flanke. Auch in der Färbung besteht ein Sexualdimorphismus (Necas, 1999). Die Männchen sind lebhafter gefärbt (Necas, 1999). Aufgrund morphologischer Unterschiede werden zwei Unterarten von *Chamaeleo calytratus* unterschieden, die sich auch durch ihre Verbreitungsgebiete voneinander abgrenzen lassen. Ihre Existenz ist jedoch umstritten (Necas, 1999). *Chamaeleo calytratus calytratus* (DUMÉRIL & BIBRON, 1851) kommt im Jemen vor. *Chamaeleo calytratus calcarifer* (PETERS, 1871) ist in Saudi-Arabien verbreitet. Beide Unterarten leben im tropischen bis subtropischen Klima und bevorzugen kein besonderes Biotop (Necas, 1999). Die Tiere sind sowohl auf dem Boden wie auf verschiedenster Vegetation zu finden. Sie ernähren sich hauptsächlich von Insekten (Necas, 1999). Im Gegensatz zu vielen anderen Chamäleonarten beinhaltet das Nahrungsspektrum in begrenztem Umfang jedoch auch Pflanzen. Die Versuchstiere dieser Arbeit wurden von einem kommerziellen Händler erworben. Es handelt sich um Nachzuchten, die während der Versuche am Institut

für Zoologie der Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität gehalten wurden.



Abbildung 2.1: *Chamaeleo calyptratus* (Jemenchamäleon), weibliches Tier

***Lialis burtonis*, GRAY, 1835 (Gekkota: Pygopodidae)**

Lialis burtonis, Burtons Spitzkopf-Flossenfuß, hat wie alle Vertreter der Pygopodidae einen schlangenförmigen Körper (Swan, 2008) (Abb. 2.2). Die Hinterbeine sind bis auf zwei flossenförmige Anhänge reduziert (Swan, 2008). Die Zeichnung dieser Art ist sehr variabel. Einfarbige und längsgestreifte Formen existieren nebeneinander (Swan, 2008). Dabei variiert die Färbung von braun, hellem und dunklen grau bis zu schwarz. *L. burtonis* hat eine dorso-ventral abgeflachte Schnauze. Der Sexualdimorphismus ist bei *L. burtonis* nur schwach ausgeprägt. Weibliche Tiere sind geringfügig größer ($SVL_m = 213$ mm, $SVL_w = 238$ mm) und besitzen eine größere Anzahl von Schuppen und einen längeren Schwanz ($SL_m = 279$ mm, $SL_w = 310$ mm) (Kluge, 1974).

Zur Bestimmung der Flossenfußarten wird unter anderem die Beschuppung herangezogen (Kluge, 1974). *L. burtonis* hat meist zwei Pränostrilschuppen vor und fünf Internostrilschuppen zwischen den Nasenlöchern (Kluge, 1974) (Abb. 2.3 A, B). Eine paarige Reihe von Bauchschruppen ist deutlich vergrößert (Kluge, 1974). Daneben besitzt die Art stets vier Präanalphoren und ein oder zwei Interpräanalphoren-Schuppen (Kluge, 1974). *L. burtonis* ist die am weitesten verbreitete Flossenfuß-Art. Die Art ist



Abbildung 2.2: *Lialis burtonis* (Burtons Spitzkopf-Flussenfuß)

sowohl an den Süd- und Nordostküsten von Neuguinea als auch in ganz Australien zu finden mit Ausnahme der Wüsten und der Südwest- und Südostränder. Es werden bodennah nahezu alle Biotope bewohnt (Kluge, 1974). Die Tiere ernähren sich hauptsächlich von Echsen, auf die sie liegend lauern, wobei sie den vorderen Teil des Körpers im 30°-Winkel vom Grund in die Höhe recken (Kluge, 1974; Patchell u. Shine, 1986). Beutetiere werden mit einem Biss ergriffen und mit ruckartigen Beißbewegungen getötet (Wall u. Shine, 2007). Die Beute wird dann wie bei Schlangen mit dem Kopf voran ausgerichtet und in einem Stück verschlungen (Patchell u. Shine, 1986; Wall u. Shine, 2007). Die in dieser Arbeit verwendeten Exuvien stammen von Wildfängen aus Papua Neuguinea, die von einem kommerziellen Händler erworben wurden. Während der Versuche wurden die Tiere am Institut für Zoologie der Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität gehalten.

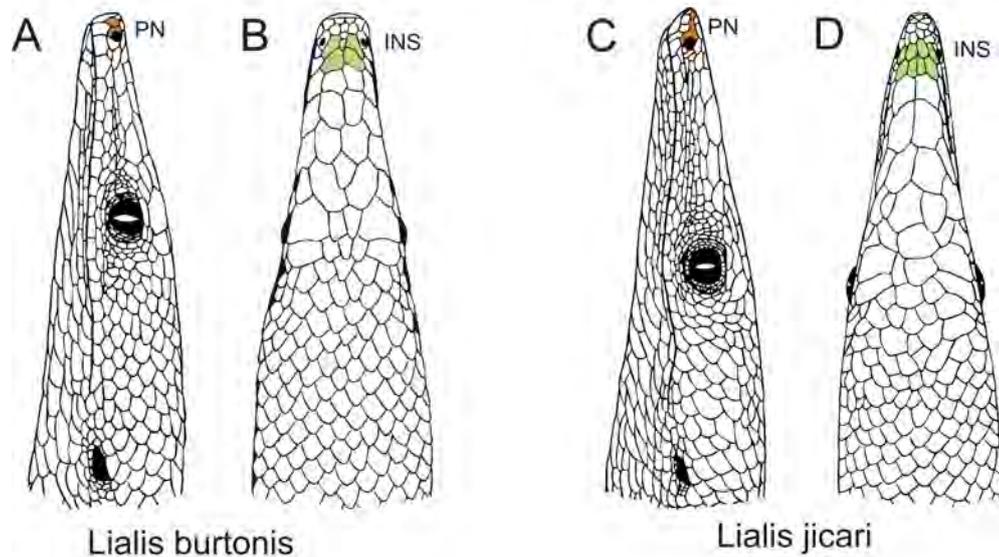


Abbildung 2.3: Schemazeichnung der Beschuppung von *Lialis burtonis* (A, B) und *Lialis jicari* (C, D) in lateraler Ansicht (A, C) und in der Aufsicht (B, D) (verändert nach Kluge (1974)). Die Pränostrilschuppen (PN) sind orange dargestellt. Die Internostrilschuppen (INS) sind grün markiert.

Lialis jicari, BOULENGER, 1903 (Gekkota: Pygopodidae)

Lialis jicari, der Neuguinea-Flossenfuß, ähnelt in Färbung und Gestalt *L. burtonis* (Abb. 2.4). *L. jicari* hat lediglich eine spitzere Schnauze und einen längeren Körper ($SVL_m = 261$ mm, $SVL_w = 283$ mm) und Schwanz ($SL_m = 441$ mm, $SL_w = 451$ mm), was der Art ein zierlicheres Aussehen verleiht. In Körper- und Schwanzlänge besteht wie bei *L. burtonis* ein leichter Geschlechtsdimorphismus. Die sichere Unterscheidung von *L. jicari* und *L. burtonis* ist anhand der Beschuppung möglich. *L. jicari* besitzt meist drei Pränostrilschuppen und sieben Internostrilschuppen (Kluge, 1974) (Abb. 2.3 C, D).

Die Beschuppung am Bauch ist regelmäßig (Kluge, 1974). *L. jicari* weist zudem sechs Präanalporen auf, Interpräanalporen-Schuppen fehlen (Kluge, 1974). Die Verbreitung von *L. jicari* ist auf Neuguinea, Neubritannien und vorgelagerte Inseln beschränkt. Das Nahrungsspektrum und Beutefangverhalten dieser Art entspricht dem von *L. burtonis*. Die in dieser Arbeit verwendeten Exuvien stammen von Tieren, die als Wildfänge aus Papua Neuguinea von einem kommerziellen Händler erworben wurden. Während der Versuche wurden die Tiere am Institut für Zoologie der Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität gehalten.



Abbildung 2.4: *Lialis jicari* (Neuguinea-Flossenfuß), (Foto von R.A. Berthe/ M. Spinner)

***Pseudopus apodus* (PALLAS, 1775) (Anguimorpha: Anguidae)**

Pseudopus apodus, der Scheltopusik, ist eine große Schleiche (Anguidae) mit reduzierten Gliedmaßen. Die Tiere erreichen eine Gesamtlänge von über einem Meter, von der über 60 % auf den Schwanz entfallen (Gans u. Gasc, 1990; Petzold, 1995). Die Vorderbeine dieser Art sind komplett reduziert. Die Hinterbeine sind zu Rudimenten von einigen Millimetern Größe reduziert (Gans u. Gasc, 1990; Petzold, 1995). Wie bei anderen Schleichen sind auch die Schuppen von *P. apodus* mit Osterodermen (Knochenplatten) unterlegt (Schmidt, 1914; Petzold, 1995; Vickaryous u. Sire, 2009; Buffrénil u. a., 2010). Die Art ist von der Balkanhalbinsel über die Türkei, Syrien, Irak, Iran und Afghanistan bis einschließlich Kasachstan verbreitet (Petzold, 1995). In der kalten Jahreszeit, die je nach Region von Oktober bis April andauert, halten die Tiere Winterruhe (Petzold, 1995). Als Ruheplätze und zum Schutz vor Prädatoren und ungünstiger Witterung nutzen die Tiere Nagerhöhlen und Erdspalten (Petzold,

1995). *P. apodus* ist ausschließlich karnivor. Die Ernährung besteht hauptsächlich aus Insekten und Mollusken, seltener kleinen Vertebraten (aus Petzold (1995) nach Syrojetschkovskij (1958)). Die Versuchstiere dieser Arbeit wurden als Nachzuchten von einem kommerziellen Händler erworben und während der Studien am Institut für Zoologie der Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität gehalten.



Abbildung 2.5: *Pseudopus apodus* (Scheltopusik)

***Bitis rhinoceros* (SCHLEGEL, 1855) (Serpentes: Viperidae)**

Bitis rhinoceros, die Westafrikanische Gabunviper, ist die größte der afrikanischen Vipern. Die Tiere können eine Körperlänge von über 1,20 m erreichen und über 8 kg schwer werden (Spawls u. Branch, 1995). Aufgrund genetischer Daten und ihrer Giftzusammensetzung wird *B. rhinoceros* seit kurzem als eigene Art geführt (Lenk u. a., 1999, 2001; Broadley u. a., 2003; Calvete u. a., 2007). Zuvor war die Art Unterart der Gabunviper *Bitis gabonica*. Von dieser unterscheidet sich *B. rhinoceros* durch zwei Na-

salhörner. Beide Arten haben eine geometrische Zeichnung aus schwarzen, braunen, grünlichen und Pastelltönen (siehe Abb. 2.6). Ihr Verbreitungsgebiet liegt in den afrikanischen Tropen. Während *B. gabonica* auch im Gabun, Kongo, Sudan und Sambia vorkommt, ist *B. rhinoceros* auf die Region von Togo bis Guinea beschränkt (Spawls u. Branch, 1995). Beide Arten leben in Sumpfgebieten und Flussnähe innerhalb und am Rande des tropischen Regenwalds (Spezzano, 1986; Spawls u. Branch, 1995). Zudem werden anthropogen überformte Gebiete wie Plantagen und Sekundärwälder bewohnt. *B. rhinoceros* ist wie die mit ihr verwandte Art *B. gabonica* (Angelici u. a., 2000) ein nachtaktiver terrestrisch lebender Lauerjäger (Spezzano, 1986; Spawls u. Branch, 1995). Als Nahrung dienen Nager, wobei adulte Tiere auch größere Vertebraten erbeuten (Spawls u. Branch, 1995). Die in dieser Arbeit verwendeten Exuvien stammen von Tieren des Tierpark Hagenbeck (Tierpark Hagenbeck gGmbH, Hamburg, Deutschland) und eines privaten Halters.



Abbildung 2.6: *Bitis rhinoceros* (Westafrikanische Gabunvipiper) (Foto G. Westhoff)

2.2 Physikalische Grundlagen

2.2.1 Grenzflächenspannung

Grenzflächenspannung

Grenzflächenspannung tritt an der Grenzfläche zweier Phasen auf (Oertel Jr., 2011). Bei den betrachteten Phasen kann es sich sowohl um Festkörper als auch um Flüssigkeiten oder Gase handeln (Oertel Jr., 2011). Die Grenzflächenspannung wird zum einen durch die Kohäsionskräfte innerhalb der Phasen und zum anderen durch Adhäsionskräfte an der Kontaktfläche zwischen den Phasen bestimmt (Stöcker, 2007). Bei den Kohäsionskräften handelt es sich um Intermolekularkräfte, wie Van-der-Waals-Kräfte oder Wasserstoffbrückenbindungen (Stöcker, 2007).

Handelt es sich bei den Phasen um eine Flüssigkeit und ein Gas spricht man auch von Oberflächenspannung (Oertel Jr., 2011). Die Grenzflächenspannung hat das Formelzeichen γ und wird in der Einheit Newton pro Meter [N/m] angegeben (Stöcker, 2007). Unter isothermen Bedingungen und wenn man im Falle von Festkörpern die mechanische Energie für die Strukturveränderung vernachlässigt, entspricht die Oberflächenspannung auch der freien (spezifischen) Oberflächenenergie (*free surface energy*), welche in Joule pro Quadratmeter [J/m^2] angegeben wird (Stöcker, 2007). Die Oberflächenenergie entspricht der Energie, die umgesetzt werden muss, um eine Grenzfläche unter isothermen Bedingungen um 1 m^2 zu vergrößern (Stöcker, 2007).

Der Kontaktwinkel

Unter dem Kontaktwinkel (auch Randwinkel genannt) versteht man den Winkel (θ), der in einem Drei-Phasen-System aus Festkörper (s), Flüssigkeit (l) und Dampfphase (v) von der Dampf-Flüssigkeitsgrenze (v_l , *vapour-liquid*) und der Festkörper-Flüssigkeitsgrenze (s_l , *solid-liquid*) eingeschlossen wird (Oertel Jr., 2011) (Abb. 2.7).

Es handelt sich um den Winkel, der sich einstellt, wenn am Drei-Phasen-Punkt ein Gleichgewicht zwischen der Oberflächenspannung der Flüssigkeit (γ_l) und den Grenzflächenenergien der Dampf-Flüssigkeits- (γ_{sv}) und Festkörper-Flüssigkeitsgrenze (γ_{sl}) besteht (Abb. 2.7). Die Summe aller herrschenden Kräfte ergibt in diesem Fall Null (Young, 1805). Mechanisch betrachtet wirkt γ_{sv} , γ_{sl} und $\gamma_l \cos \theta$ entgegen, was nach Young (1805) mit folgender Gleichung ausgedrückt wird

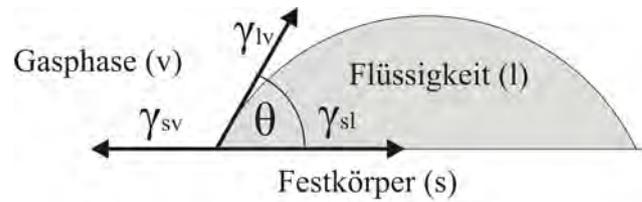


Abbildung 2.7: Phasen (v, l, s), Kontaktwinkel (θ), Kräfte und Kontaktlinien im Drei-Phasen-Punkt (verändert nach Popov (2010))

$$\gamma_{sv} = \gamma_l \cos \theta + \gamma_{sl} \quad (1.1).$$

Auf einer homogenen, isotropen Oberfläche nehmen Flüssigkeiten im Idealfall eine runde Form an. Eine anisotrope Strukturierung der Oberfläche kann zu ovalen Tropfenformen führen, die je nach Betrachtungsrichtung unterschiedliche Kontaktwinkel aufweisen (Chen u. a., 2005; Choi u. a., 2009).

In Abhängigkeit von ihrem Benetzungsverhalten für Wasser unterscheidet man zwischen hydrophilen, hydrophoben und superhydrophoben Oberflächen. Eine hydrophile Oberfläche ist durch Wassertropfen mit statischen Kontaktwinkeln von unter 90° definiert (Popov, 2010). Als hydrophobe Oberflächen wurden Flächen definiert, auf denen Wassertropfen Kontaktwinkel von über 90° annehmen. Als superhydrophobe Oberflächen werden Flächen bezeichnet, auf denen Wassertropfen statische Kontaktwinkel von über 150° zeigen (Bhushan u. Jung, 2007).

2.2.2 Reibung

Bei der Reibung zwischen zwei Festkörpern unterscheidet man zwischen Haft-, Gleit- und Rollreibung (Stöcker, 2007). In dieser Arbeit waren die Haft- und Gleitreibung relevant, während Rollbewegungen bei den Lokomotionsprozessen der untersuchten Tierarten keine Rolle spielten.

Haftreibung

Haftreibung tritt nur an Körpern auf, die auf einer Oberfläche ruhen. Bei der Haftreibungskraft (F_H) handelt es sich um die Kraft, die überwunden werden muss, um einen ruhenden Körper in eine Gleitbewegung zu versetzen (Stöcker, 2007). Während die Haftreibungskraft von der Größe der Auflagefläche unabhängig ist, spielen Andruckkräfte zwischen dem Körper und der Oberfläche eine entscheidende Rolle.

So ist die Haftreibungskraft proportional zur Normalkraft (F_H), der Kraft, die senkrecht zur Oberfläche wirkt und den Körper an diese andrückt (Stöcker, 2007). Die Proportionalitätskonstante von Haft- und Normalkraft ist der dimensionslose Haftreibungskoeffizient (auch Haftreibungszahl, μ_H) (Stöcker, 2007)

$$F_H = \mu_H \cdot F_N \quad (1.2).$$

Dieser hängt sowohl von den Materialeigenschaften beider Oberflächen ab als auch von deren Oberflächenbeschaffenheit (z. B. Rauheit) (Stöcker, 2007). Der Haftreibungskoeffizient kann entweder mit einer schiefen Ebene oder einem Zugversuch bestimmt werden (siehe Abschnitt 3.3.1 und 3.3.2)

Gleitreibung

Als Gleitreibung (F_G) wird die Reibung bezeichnet, die auftritt, wenn ein Körper über eine Oberfläche gleitet (Stöcker, 2007). Die Gleitreibungskraft wirkt der Bewegungskraft des Körpers entgegen. Auch sie verhält sich proportional zur Andruckkraft (F_N) (Stöcker, 2007)

$$F_G = \mu_G \cdot F_N \quad (1.3).$$

Die Proportionalitätszahl wird Gleitreibungskoeffizient (auch Gleitreibungszahl, μ_G) genannt (Stöcker, 2007). Hierbei ist zu erwähnen, dass die Gleitreibung weitgehend unabhängig von der Bewegungsgeschwindigkeit des Körpers ist (Popov, 2010). Die Gleitreibung ist in der Regel geringer als die Haftreibung (Popov, 2010). Neben dem konstanten Gleiten können weitere Effekte auftreten wie der Stick-and-Slip-Effekt (Popov, 2010).

Methoden

3.1 Kontaktwinkelmessungen zur Bestimmung der freien Oberflächenenergie

Während die Oberflächenspannung von Flüssigkeiten durch Methoden der Tensiometrie direkt gemessen werden kann, lässt sich die Grenzflächenspannung von Festkörpern nur indirekt bestimmen. Eine indirekte Methode zur Bestimmung der Oberflächenspannung eines Festkörpers ist die Kontaktwinkelmessung.

3.1.1 Kontaktwinkelmessung

Die Kontaktwinkel zwischen Flüssigkeiten und verschiedenen Oberflächen können durch optische Verfahren in Durchlichtanordnung bestimmt werden. In Kontaktwinkelmessgeräten können verschiedene Flüssigkeiten mit Applikationsnadeln in definierten Mengen auf die zu untersuchenden Oberflächen aufgebracht werden. In Aufnahmen der von diffusem Licht durchstrahlten Tropfen können die Kontaktwinkel der Flüssigkeiten auf den Oberflächen dann ausgemessen werden. Je nachdem, ob die Applikationsnadel während der Messung am Tropfen verweilt oder nicht, unterscheidet man zwischen der „*Needle-In*“- oder der „*Sessile-Drop*“- Methode. Zur Bestimmung des Abrollwinkels kann bei einigen Kontaktwinkelmessgeräten der Neigungswinkel des Probenstückes verändert werden.

Die Messungen dieser Arbeit wurden mit dem Kontaktwinkelmessgerät OCA 20 der Marke Data Physics durchgeführt (Data Physics Instruments GmbH, Filderstadt, Deutschland).

3.1.2 Bestimmung der freien Oberflächenenergie

Zur Bestimmung der freien Oberflächenenergie (γ_s) eines Festkörpers wird die Youngsche Gleichung (1.1) (Kapitel 2.2.1) auf folgende Weise weiter umgeformt:

Die Grenzflächenenergie an der Fläche zwischen Festkörper und Dampfphase (γ_{sv}) hängt nicht nur von der Oberflächenspannung des Festkörpers (γ_s) ab. Sie wird durch den Spreitdruck (π), der von Molekülen ausgeht, die sich aus der Dampfphase an der Festkörperoberfläche anreichern (Adsorption), vermindert (1.4). Nach (Young, 1805) ergibt sich deshalb folgende Gleichung

$$\gamma_s - \pi = \gamma_{sv} = \gamma_l \cos \theta + \gamma_{sl} \quad (1.4).$$

Nach theoretischen und experimentellen Studien ist der Spreitdruck auf den meisten niederenergetischen Oberflächen allerdings zu vernachlässigenden (Zisman, 1964; Kaelble, 1970). Deshalb ist eine Vereinfachung der Youngschen Gleichung zulässig

$$\gamma_s = \gamma_l \cos \theta + \gamma_{sl} \quad (1.5).$$

Mit dieser Gleichung lassen sich die Größen θ und γ_l mit Hilfe eines Kontaktwinkel-Messgeräts oder durch Tensiometrie experimentell bestimmen. Zur indirekten Bestimmung der Oberflächenspannung des Festkörpers (γ_s) ist jedoch auch die Grenzflächenenergie γ_{sl} zu definieren. Hierfür wurden verschiedenen Methoden entwickelt. Die OWRK-Methode ist eine universell einsetzbare Methode nach Owens, Wendt, Rabel und Kälble (Owens u. Wendt, 1969; Kaelble, 1970; Rabel, 1977). Im Falle von niederenergetischen Festkörpern wird die Methode nach (Wu, 1971) genutzt. Für weitere Oberflächentypen existieren weitere Verfahren.

Die OWRK-Methode

Die Youngsche Gleichung (Young, 1805) wurde von Girifalco u. Good (1957) weiter modifiziert (1.6). Diese führten den Wechselwirkungsparameter ein, welcher den Einfluss der Wechselwirkung zweier Phasen auf ihre gemeinsame Grenzfläche charakterisiert. In der Gleichung entspricht γ_s der freien Oberflächenenergie des Festkörpers und γ_l der Oberflächenenergie der Flüssigkeit

$$\gamma_{sl} = \gamma_s + \gamma_l - 2(\gamma_l \gamma_s)^{1/2} \quad (1.6).$$

Die Wechselwirkungen, welche die Oberflächenenergie von Festkörpern und Flüssigkeiten bestimmt, lassen sich nach Fowkes (1964) in disperse und polare Interaktionen unterteilen. So wird nach Fowkes (1964) die Oberflächenenergie von Festkörpern und Flüssigkeiten von dispersiven und polaren Wechselwirkungen bestimmt. Owens u. Wendt (1969), Kaelble (1970) und Rabel (1977) entwickelten aus der Gleichung von Girifalco u. Good (1957) und mit der Interaktionsunterteilung von Fowkes (1964) die OWRK-Methode. Unter Berechnung des geometrischen Mittels kann mit dieser Methode der disperse und polare Oberflächenspannungsanteil eines Festkörpers durch Kontaktwinkelmessungen mit Messflüssigkeiten unterschiedlicher Polarität bestimmt werden

$$\gamma_{sl} = \gamma_s + \gamma_l - 2(\gamma_s^d \gamma_l^d)^{1/2} - 2(\gamma_s^p \gamma_l^p)^{1/2} \quad (1.7).$$

Dabei entsprechen γ_s^d und γ_l^d den dispersen Anteilen der Oberflächenenergien des Festkörpers bzw. der Flüssigkeit und γ_s^p und γ_l^p den polaren Anteilen der Oberflächenenergien von Festkörper und Flüssigkeit. Wird dieser Ausdruck in Gleichung 1.5 eingesetzt, erhält man eine Geradengleichung, welche die Oberflächenenergie des Festkörpers beschreibt. Aus dem Achsenabschnitt und der Steigung der Gerade lassen sich γ_s^d und γ_s^p bestimmen. Dafür sind Kontaktwinkelmessungen mit mindestens zwei Flüssigkeiten unterschiedlicher Oberflächenspannung notwendig. In den beiden Kapiteln 4.2.1 und 4.3.3 wurde die freie Oberflächenenergie der Reptilienschuppen mit drei unterschiedlichen Flüssigkeiten (Wasser, Diiodmethan und Ethylenglykol) bestimmt.

Die Wu-Methode

Eine Alternative zur OWRK-Methode stellt die Wu-Methode dar. Für niederenergetische Festkörper modifizierte Wu (1971) die Gleichung des OWRK-Modells (1.7), indem er an Stelle des geometrischen Mittels das harmonische Mittel bildete

$$\gamma_{sl} = \gamma_s + \gamma_l - 4 (\gamma_s^d \gamma_l^d / (\gamma_s^d + \gamma_l^d) + \gamma_s^p \gamma_l^p / (\gamma_s^p + \gamma_l^p)) \quad (1.8).$$

3.2 Replikation und Charakterisierung von Oberflächenstrukturen

3.2.1 Replikation von biologischen und technischen Oberflächen

In dieser Arbeit wurden sowohl die Oberflächenstrukturen der Reptilienhaut und die Profile der künstlichen Oberflächen (Polier- und Schleifpapiere) in andere Materialien übertragen (Repliken).

Bereits von Fontarnau u. Bea (1987) wurde eine hochpräzise Replikationstechnik für die Untersuchung der Mikroornamentation der Reptilien etabliert. Der Vorteil einer solchen Methode besteht in der Möglichkeit, alle Entwicklungsstufen der Oberfläche der Reptilienhaut während eines Häutungszyklus zu beobachten, ohne auf Totmaterial zurückzugreifen. Repliken von Schuppen an lebenden Tieren direkt nach der Häutung vermitteln zudem einen Eindruck von der Gestalt der Mikroornamentation in sauberem und unbeschädigtem Zustand. Zu diesem Zeitpunkt im Häutungszyklus kann weitgehend ausgeschlossen werden, dass die filigranen Oberflächenstrukturen bereits durch mechanischen Belastungen beschädigt oder von Schmutzpartikel kontaminiert wurden. Auch für Untersuchungen der Makrostruktur der Schuppen bieten Repliken einen Vorteil. Während Form und Anordnung der Schuppen in Exuvien nicht immer erhalten bleiben, bilden Repliken die Oberfläche der Beschuppung in der Formation ab, wie sie am lebenden Tier vorkommt.

Doch auch zur quantitativen Bestimmung der Reibeigenschaften eines Materials auf verschiedenen Rauheiten können exakte Repliken von Substraten notwendig sein. Zum Beispiel dann, wenn die Substrate mit den zu testenden Rauheiten aus verschiedenen Materialien bestehen. Die Reibung zwischen zwei Oberflächen hängt nämlich sowohl von den Oberflächenprofilen als auch von den Materialeigenschaften der Oberflächen ab (siehe Kapitel 2.2.2). Um den Einfluss der Materialeigenschaften der Substrate zu eliminieren und Reibeigenschaften nur in Abhängigkeit von der Rauheit zu bestimmen, können die Profile der Substrate mit einem Material repliziert werden.

In dieser Arbeit wurden Teile der Beschuppung von *Pseudopus apodus* und verschiedene Substrate zur Bestimmung der Reibung zwischen diesen Oberflächen repliziert (Kapitel 4.2.2).

Für die Erstellung der Negative wurden Reptilienhaut und Substrate mit einem Polymer abgeformt (PRESIDENT Plus Jet TM light body 1, coltène whaledent®, Altstät-

ten, Schweiz), das bereits von anderen Autoren zur Abformung feinsten Strukturen etabliert wurde (Koch u. a., 2008). Neben seinen guten Abformeigenschaften ist seine Verträglichkeit ein besonderer Vorteil dieses Materials. Dieses Material wird auch in der Zahnmedizin als Abformpaste verwendet. Die Positive wurden aus Epoxidharz gegossen (AGAR Low Viscosity Kit, Agar Scientific, Essex, Großbritannien). Weitere Details dieser Methode sind in Kapitel 4.2.2 beschrieben.

3.2.2 Oberflächencharakterisierung der in dieser Arbeit verwendeten Substrate

In dieser Arbeit wurden Reibungsmessungen auf verschiedenen rauen Untergründen (Substraten) durchgeführt. Als Oberflächen geringer Rauheit wurden Polierpapiere (FibrMet® Discs, Buehler, Lake Bluff, USA) der Korngrößen 0,3 μm , 1 μm , 3 μm und 12 μm verwendet. Als raue Oberflächen wurden Schleifpapiere (Nass/Trocken, Wolfcraft GmbH, Kempenich, Deutschland) der Rauheiten p 1000, p 400 und p 240 verwendet, was nach der europäischen Vereinigung der Schleifmittelhersteller (FEPA) den Korngrößen $18,3 \pm 1 \mu\text{m}$, $35,0 \pm 1,5 \mu\text{m}$ und $58,5 \pm 2 \mu\text{m}$ entspricht. Zur Kontrolle der Qualität wurden alle Papiere mit einem Sputtercoater (SCD040, Balzers Union, Liechtenstein) mit einer 15 nm dicken Goldschicht beschichtet und mit einem Rasterelektronenmikroskop (Cambridge Stereoscan S200 Mikroskop (Cambridge Instruments, Cambridge, UK) bei 25 kV untersucht. Die REM-Aufnahmen der Oberflächen sind im Anhang in den Abbildungen 10.1 und 10.2 gezeigt. Für die Studie an *Pseudopus apudus* (Kapitel 4.2.2) wurden von den Papieren Epoxidharzrepliken erstellt (siehe Kapitel 3.2.1). Die Kenngrößen der Papiere und ihrer Repliken wurden im NEES-Institut der Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn unter Leitung von Alexander Balmert von Christin Moser im Rahmen eines Praktikums ermittelt. Dazu wurden die Profile mit einem Weißlichtprofilometer der Firma FRT (Fries Research & Technology GmbH, Bergisch-Gladbach, Deutschland) bestimmt. Die Messflächen betragen 500 x 500 μm und wurden in 250 Bildpunkten erfasst. Die Kenngrößen der Oberflächen wurden mit dem Programm Mark III (Version 3.8.13.3, Fries Research & Technology GmbH, Bergisch-Gladbach, Deutschland) nach der Norm DIN EN ISO 4287 berechnet. Sie sind im Anhang in den Tabellen 10.1 und 10.2 aufgelistet.

3.3 Reibung

3.3.1 Bestimmung des Haftreibungskoeffizienten an der schiefen Ebene

Der Haftreibungskoeffizient zweier Oberflächen (O_1 und O_2) kann an einer schiefen Ebene bestimmt werden (Stöcker, 2007). Hierzu legt man den einen Körper mit der Masse m und O_1 auf eine bewegliche Ebene mit der Oberfläche O_2 , so dass beide Oberflächen aufeinander aufliegen. Die Ebene wird nun langsam aus der Horizontalen in die Senkrechte geneigt. Über den Neigungswinkel, bei dem der Körper mit O_1 auf O_2 zu gleiten beginnt, kann über die Geometrie der Haftreibungskoeffizient bestimmt werden (Abb. 3.1).

Hierbei wird ausgenutzt, dass die Hangabtriebskraft, welche der Haftreibungskraft entgegenwirkt, mit zunehmendem Neigungswinkel (α) größer wird, während zugleich die Normalkraft sinkt. Das Verhältnis der beiden Komponenten der Gewichtskraft des Körpers $F_g = mg$ (g = Erdbeschleunigung), der Hangabtriebskraft und der Normalkraft, ändert sich nämlich in Anhängigkeit vom Neigungswinkel. Ist der Haftreibungswinkel (α_H) erreicht, bei dem die senkrecht zur Ebene wirkende Kraftkomponente der Gewichtskraft, die Hangabtriebskraft (F_{HA}), die Haftreibungskraft gerade übersteigt, beginnt der Körper zu gleiten, $F_H = F_{HA}$.

Aus der Geometrie ergibt sich für die Hangabtriebskraft folgende Beziehung zur Gewichtskraft des Körpers

$$F_{HA} = F_g \cdot \sin \alpha \quad (1.9).$$

Die Normalkraft hängt steht in folgendem Verhältnis zum Neigungswinkel und der Gewichtskraft des Körpers

$$F_N = F_g \cdot \cos \alpha \quad (1.10).$$

Fügt man beide Gleichungen (1.9) und (1.10) in (1.2) ein, ergibt sich zwischen dem Haftreibungskoeffizienten und dem Haftreibungswinkel folgende Beziehung

$$\mu_H = \tan \alpha_H \quad (1.11).$$

In dieser Arbeit wurde mit dieser Methode die Haftreibung der Schuppen vom Scheltopusik (*Pseudopus apodus*) auf verschiedenen rauen Oberflächen bestimmt (Siehe Kapitel 4.2.2).

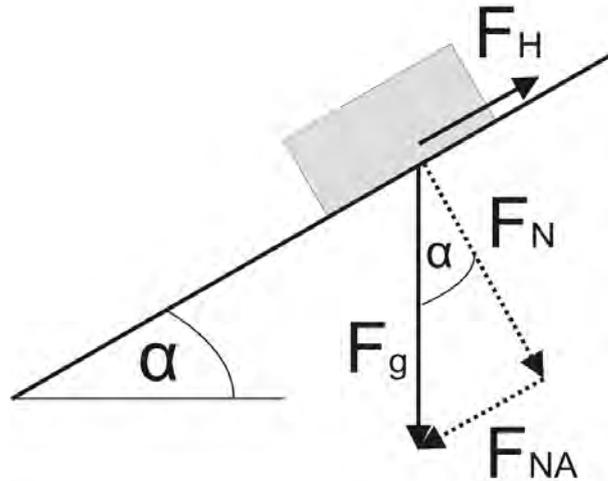


Abbildung 3.1: Darstellung der Kräfte eines Körpers auf der schiefen Ebene mit dem Neigungswinkel α (nach Stöcker (2007)). Die Gewichtskraft der Körpers (F_g) lässt sich in die Komponenten Andruckkraft (F_N) und Zugkraft (F_{NA}) zerlegen, die senkrecht bzw. parallel zur schiefen Ebene wirken. Die Haftreibungskraft (F_H) wirkt der Zugkraft entgegen.

3.3.2 Bestimmung des Gleitreibungs- und Haftreibungskoeffizienten im Zugversuch

Die Haft- und Gleitreibung zwischen zwei Körpern lassen sich auch durch einen Zugversuch bestimmen. Hierzu befindet sich ein Prüfkörper auf einem Schlitten, welcher auf einer Gleitschiene mit einem Elektromotor bewegt werden kann. Der zunächst ruhende Körper wird damit in Bewegung versetzt bis er mit konstanter Geschwindigkeit über eine andere horizontale Prüfoberfläche gleitet. Zwischen Körper und Schlitten befindet sich ein Kraftsensor, welcher die Haft- und Gleitreibungskräfte misst. Dafür wird der Schlitten bewegt, bis der Sensor anspricht. Die gemessene Kraft steigt an, bis der Körper in Bewegung gerät. Das daraus resultierende Maximum in der Kraft-Zeit-Kurve entspricht der Haftreibungskraft. Während des Gleitens wird dann die (im Idealfall) konstante Gleitreibungskraft gemessen. Über die Formeln (1.2) und (1.3) können dann die Haft- und Gleitreibungskoeffizienten berechnet werden. Die hierzu benötigte Andruckkraft entspricht der Gewichtskraft des Körpers, welche sich mit g (der Erdbeschleunigung) und der Masse des Körpers berechnen lässt. Der hier beschriebene Versuch wird auch in der Industrie als Prüfverfahren eingesetzt.

In dieser Arbeit wurde mit dem Verfahren die Haft- und Gleitreibung der Haut auf den Fußinnenseiten des Jemenchamäleons (*Chamaeleo calypttratus*) auf verschiedenen Oberflächen bestimmt (siehe Abschnitt 4.1.1).

4.1 Reibungsimierung für die arboreale Lokomotion

Arboreale tetrapode Lokomotion erfordert eine Maximierung der Reibung, da Reibung zwischen den Extremitäten und dem Untergrund der Gewichtskraft der Tiere entgegenwirkt und somit für sicheren Halt in der Vertikalen sorgt. Gleit- und Haftreibungskraft verhalten sich proportional zur Andruckkraft und zum Gleit- bzw. Haftreibungskoeffizienten (siehe Kapitel 2.2.2). Damit führt sowohl eine Erhöhung der Andruckkraft als auch eine Erhöhung der Reibeigenschaften (Haft- und Gleitreibungskoeffizienten) zu einer Maximierung der Reibung.

Bei Chamäleons sind die Zehen der Füße zu Greifhänden verwachsen (Gans, 1967). Auch der Schwanz ist lang und flexibel genug, um Pflanzenteile zu umgreifen (Gans, 1967). Mit dieser Anatomie kann die Haut der Fußsohlen und des Schwanzes mit hoher Andruckkraft an die Substrate gepresst werden, was wiederum zu einer Maximierung der Reibung führt. Doch auch die Muskelkraft dieser Lokomotionsspezialisten unterliegt physiologischen Grenzen und ist darüberhinaus energieaufwendig. Zudem gibt es im Habitat der Chamäleons Strukturen, die nicht umgriffen werden können. Deshalb ist eine Optimierung der Reibeigenschaften der Haut sehr vorteilhaft, wenn nicht sogar notwendige Bedingung für die arboreale Lokomotion.

In der folgenden Studie wurden die Reibeigenschaften der Fußsohlen des Jemenchamäleons, *Ch. calyptratus* untersucht.

4.1.1 Reibeigenschaften der Subdigitalpolster von *Chamaeleo calyptratus*

Zusammenfassung

Haarförmige Haftsysteme sind konvergent bei Spinnen, Insekten und verschiedenen arborealen Echsenfamilien entstanden. Es handelt sich um mikroskopische Setae, deren Spitzen in dreieckigen Platten münden (Spatulae). Die Unterseiten der Füße und Schwänze von Chamäleons sind ebenfalls von unzähligen Setae bedeckt (Subdigital- und Subkaudalpolster). Chamäleonsetae besitzen jedoch entweder schmale länglichen Spatulae oder haarförmige Enden. In dieser Studie wurde die Reibung der Subdigitalposter und der Fußoberseiten von *Chamaeleo calyptratus* auf Substraten verschiedener Rauheit gemessen und miteinander verglichen. Der Versuch belegt die reibungsmaximierende Funktion der subdigitalen Setae. Während die anderen zoologischen Haftsysteme auf glatten Oberflächen eine hohe Reibung aufweisen und bei Unebenheiten von 0,3 - 1 µm ein Reibungsminimum zeigen, war die Reibung der Chamäleonsetae auf glatten Flächen nur gering, dafür aber auf fein strukturierten Oberflächen deutlich erhöht. Eine Untersuchung des Kletterverhaltens von *Ch. calyptratus* auf Zylindern mit unterschiedlicher Oberflächenrauheit, verschiedenem Durchmesser und Material zeigte, dass die subdigitalen Polster der Chamäleons eher ein Rutschen verhindern als Anhaftung dienen. Diese Studie belegte zudem, dass das System auch unter Andruckbedingungen seine Eigenschaften beibehält und proportional zur Andruckkraft erhöhte Haft- und Gleitreibungskräfte erzeugt. Unter diesen Bedingungen verhält sich die Reibungskraft proportional zur Andruckkraft. Bei den Subdigitalpolstern von *Ch. calyptratus* handelt es sich damit um ein druckbasiertes Antirutschsystem, welches sich deutlich von den scherkraftbasierten Haftpolstern anderer Tiere unterscheidet.

Einleitung

Haarförmige Haftsysteme sind konvergent in verschiedenen Gruppen des Tierreichs entstanden (Williams u. Peterson, 1982; Beutel u. Gorb, 2001). Sie finden sich sowohl an den Extremitäten der Spinnen (Arachnida) und Insekten (Insecta) als auch bei verschiedenen arborealen Echsenfamilien (Rovner, 1978; Williams u. Peterson, 1982; Coddington u. Levi, 1991; Irschick u. a., 1996; Beutel u. Gorb, 2001). Durch die Hafthaare (Setae) sind die Tiere in der Lage, sich auf Oberflächen jeden Neigungswin-

kels zu bewegen. Vergleichende Studien zeigen, dass die Strukturen über eine Reihe von morphologischen Gemeinsamkeiten verfügen (Williams u. Peterson, 1982; Stork, 1983; Irschick u. a., 1996; Arzt u. a., 2003; Peattie u. Full, 2007). Die meisten Hafthaare besitzen an den Enden abgeflachte und verbreiterte terminale Platten (Spatulae) (Williams u. Peterson, 1982; Hiller, 1968; Williams u. Peterson, 1982; Beutel u. Gorb, 2001; Arzt u. a., 2003). Die Länge der Hafthaare reicht von wenigen Mikrometern bis zu 110 μm (Arzt u. a., 2003). Dabei korreliert die Dichte der Spatulae mit der Körpermasse der Tiere (Arzt u. a., 2003). Die Setae der meisten arborealen Echsen, der Skinke (Scincidae), Polychrotidae und der Geckoartigen (Gekkota), sind unverzweigt und haben Längen von weniger als 30 μm (Ruibal u. Ernst, 1965; Williams u. Peterson, 1982; Peterson, 1983b; Bauer u. Good, 1986; Bauer, 1998; Peattie, 2008). Einzelne Vertreter der Gekkota haben jedoch auch 110 μm lange bis zu vierfach verzweigte Setae (Dellit, 1934; Maderson, 1964; Hiller, 1968; Bauer u. Good, 1986; Russell u. a., 2007). Die Setae der arborealen Arten münden in dreieckigen Spatulae (Ruibal u. Ernst, 1965; Hiller, 1968; Williams u. Peterson, 1982; Rizzo u. a., 2006).

Während die Adhäsion bei den Haftpolstern der Insekten über die Sekretion von Fluiden vermittelt wird (Gorb, 1998; Federle u. a., 2002; Voetsch u. a., 2002; Betz, 2010), handelt es sich bei den Haftpolstern der Reptilien um trockene Systeme. Unter den Reptilien ist das Haftsystem des Tokay-Geckos (*Gekko gecko*) besonders gut untersucht. Durch die Aufspaltung der Fußfläche in viele kleinere Subkontakte (die Spatulae) wird die Adhäsionskraft deutlich erhöht (*force scaling theory*) (Autumn u. a., 2002; Arzt u. a., 2003; Spolenak u. a., 2005; Peressadko u. Gorb, 2004). Die Anhaftung der einzelnen Kontakte basiert auf Van-der-Waals- (Autumn u. a., 2000; Autumn u. Peattie, 2002; Autumn u. a., 2002) und Kapillarkräften (Huber u. a., 2005b; Kim u. Bhushan, 2008; Niewiarowski u. a., 2008) und ist scherkraftinduziert (Autumn u. a., 2000; Filippov u. a., 2011).

Um eine hohe Wirkung der Haftsysteme zu erzielen, sollten möglichst viele Setae mit einer möglichst großen Fläche der Spatulae in Kontakt mit der anderen Oberfläche stehen (Persson u. Gorb, 2003). Um auch strukturierten Oberflächenprofilen möglichst flexibel zu folgen, haben die Setaenden der Haftsysteme, die Spatulae, eine geringe Dicke (Persson u. Gorb, 2003). Zudem sind Setae und Spatulae der verschiedenen Tierarten durch ihre Form an die relevanten Oberflächenprofile in der Umgebung der Tiere angepasst. Dies gilt sowohl für die Haftsysteme der Reptilien (Huber u. a., 2007; Pugno u. Lepore, 2008) als auch die der Insekten (Stork, 1980; Voigt u. a., 2008) und Spinnen (Wolff u. Gorb, 2012). Darüber hinaus zeigen die meis-

ten Systeme eine Ausrichtung in ihrer Geometrie (Anisotropie). So stehen die Setae nicht senkrecht, sondern in einem kleineren Winkel zu den Haftpolstern, wodurch sich die Setaenden durch Auslenkung besser an verschiedene Oberflächenprofile anpassen können (Niederegger u. a., 2002; Russell u. a., 2007). Zudem sind die Spatulae bei Reptilien mit unverzweigten Setae in eine Richtung orientiert (Williams u. Peterson, 1982; Irschick u. a., 1996). Bei Gekkota mit mehrfach verzweigten Setae sind sogar die gesamten Spatulae einer Seta in einer Ebene arrangiert und gerichtet (Dellit, 1934; Hiller, 1968; Huber u. a., 2005a,b).

Die subdigitalen Polster der Chamäleons

Nachdem Haftpolster bei arborealen Vertretern gleich mehrerer Echsenfamilien nachgewiesen wurden, erstaunt es nicht, dass auch bei den baumlebenden Chamäleons Setae an den Unterseiten von Greiffüßen (subdigital) und –schwanz (subkaudal) entdeckt wurden (Schleich u. Kästle, 1979, 1985; Müller u. Hildenhagen, 2009; Spinner u. a., 2012). Diese haben je nach Art eine Länge zwischen 6 und 20 μm (Spinner u. a., 2012) und liegen damit in der Größenordnung der unverzweigten Setae der Scincidae, Polychrotidae und vieler Geckos (Ruibal u. Ernst, 1965; Williams u. Peterson, 1982; Peterson, 1983b; Bauer u. Good, 1986; Bauer, 1998; Peattie, 2008). Im Unterschied zu den Haftsystemen anderer Echsen sind die Setaspitzen der Chamaeleoninae in keine bestimmte Richtung orientiert oder in einem bestimmten Winkel geneigt (Spinner u. a., 2012).

Das subdigitale System der Chamäleons unterscheidet sich jedoch auch makroskopisch von den Haftsystemen anderer Echsen. Diese Unterschiede betreffen die Anatomie. Während die Zehen von Chamäleons paarweise oder zu dritt zusammengewachsen sind und einen Greiffuß bilden (Gans, 1967; Necas, 1999), können Geckos und Anolen ihre oft verbreiterten Zehen einzeln abspreizen. Auch die Fußflächen, auf denen sich die Setae befinden, sind unterschiedlich gestaltet. Bei den Chamäleons befinden sich die Setae auf den apikalen Oberflächen von konischen Subdigitalschuppen (Müller u. Hildenhagen, 2009; Spinner u. a., 2012). Bei den Anolen (Peterson, 1983b) und Geckos (Maderson, 1964) sind die Setae dagegen auf speziellen Haftlamellen lokalisiert. Die übrigen Körperschuppen von Chamäleons sind von mikroskopischen dornförmigen Auswüchsen bedeckt, welche eine Länge von wenigen Mikrometern aufweisen, den sogenannten *Spines* (engl. für Dornen) (Ruibal, 1968; Schleich u. Kästle, 1979, 1985; Irish u. a., 1988; Müller u. Hildenhagen, 2009; Spinner

u. a., 2012).

Ziel

In dieser Studie wurde die reibungsmaximierende Funktion der Subdigitalpolster eines Vertreters der Chamaeleonidae im Vergleich zur Haut der Fußoberseiten getestet. *Chamaeleo calypttratus* (das Jemenchamäleon) ist die Chamäleonart mit den längsten bekannten Setae. Die Setae haben haarförmige Spitzen und eine Länge von 20 μm (Spinner u. a., 2012). In der Studie wurden die Reibeigenschaften der subdigitalen und dorsalen Fußepidermis von anästhesierten und toten Tieren auf Oberflächen verschiedener Rauheit gemessen und miteinander verglichen.

Um einen Einblick davon zu gewinnen, wie und unter welchen Bedingungen das System der Subdigitalposter in seiner natürlichen Anwendung funktioniert, wurde zusätzlich das Kletterverhalten von drei Individuen von *Ch. calypttratus* unter verschiedenen Bedingungen untersucht. Basierend auf der Verhaltensweise von *Ch. calypttratus*, auf ein Rutschen mit maximalem Andruck der Greiffüße zu reagieren, wurde das Kletterverhalten auf Zylindern mit verschiedenen Durchmessern, verschieden rauher Oberfläche und aus verschiedenen Materialien unter steigendem Neigungswinkel dokumentiert. Daten aus diesem Experiment vermitteln einen Eindruck, zu welchen Anteilen Muskelkraft, Krallen und epidermale Reibeigenschaften der Subdigitalpolster am Lokomotionsprozess beteiligt sind. Weiterhin zeigt dieses Experiment für welche Art von Oberflächen die Subdigitalstrukturen dieser Chamäleonart optimiert sind.

Material und Methoden

Die epidermalen Reibeigenschaften und das Kletterverhalten der Chamäleons wurden an drei Individuen (T₁ – T₃) von *Chamaeleo calypttratus* untersucht. Um Messungen an verschmutzter oder beschädigter Epidermis auszuschließen, wurden beide Experimente an Tieren durchgeführt, die sich eine Woche zuvor gehäutet hatten. Die Tiere wurden von einem deutschen Züchter als Jungtiere erworben und vor und während der Versuche in unserem Institut gehalten (Institut für Zoologie, Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn, Deutschland). Weitere Reibungsmessungen wurden an je zwei toten Individuen durchgeführt. Diese Proben stammten von Prof. Dr. Wolfgang Böhme und Dr. Nicola Lutzmann (Forschungsmuseum Alexander

Koenig, Bonn, Deutschland).

Reibungsmessungen

Die Haft- und Gleitreibungsmessungen wurden an der Haut aller drei Individuen durchgeführt. Die Tiere wurden mit einem Narkoseverdampfer über einen Schlauch mit 2 % Isofluran (Delta Select, ActavisDtl. GmbH & Co KG, München, Deutschland) in Karbogengas (95 % O₂ und 5 % CO₂) narkotisiert. Durch die muskelrelaxierende Wirkung von Isofluran auf Reptilien konnten ein Vorder- und ein Hinterfuß der Tiere auf einer zugeschnittenen Hartschaumplatte angeordnet werden. Für Reibungsmessungen an der Subdigitalepidermis lagen die Tiere auf dem Rücken unter der Platte. Ihre ausgestreckten Gliedmaßen wurden durch Kerben in der Platte geführt, so dass die ventralen Seiten der Füße auf der Oberseite der Platte lagen (Abb. 4.1 A). Für die Reibungsmessungen an der Epidermis auf der dorsalen Seite der Füße lagen die Tiere auf der Seite. Dadurch konnten die äußeren Zehen der Greiffüße des oberliegenden Vorder- und Hinterfußes auf die Platte gelegt werden (Abb. 4.1 B). In beiden Fällen betrug der Abstand zwischen Vorder- und Hinterfuß 8 cm. Senkrechte in die Platte gesteckte Nadeln zwischen den Krallen verhinderten während der Messungen das Rutschen der Füße. Für die Reibungsmessungen wurden Hohlzylinder von 15 mm Durchmesser und 20 cm Länge auf die Füße gelegt. Die Zylinder waren über eine nur wenig elastische geflochtene Silikon-PTFE Angelschnur (Stroft GTP, Waku GmbH, Deutschland) mit dem Biegebalken eines Kraftsensors verbunden (Kraftsensor S, LD Didactic, Hürth, Deutschland), welcher durch einen Elektromotor auf einer Schiene mit 1,5 m/h bewegt wurde. Die Daten wurden mit der zugehörigen Software CASSY lab 1 (LD Didactic, Hürth, Deutschland) in Intervallen von 5 ms aufgenommen. Die Gleitreibungskraft wurde aus den Zeit-Kraft Kurven entnommen, wofür jeweils Mittelwerte der gemessenen Gleitreibung über 10 s ermittelt wurden. Das Material eines Zylinders bestand aus Glas. Bei den anderen handelte es sich um Stahlzylinder, die mit Polierpapier (FibrMet® Discs, Buehler, Illinois, USA) verschiedener Korngröße (0,3, 1, 3 und 12 µm) umhüllt waren. Beide Zylindertypen hatten eine Masse von 60 g und konnten mit einem Zusatzgewicht von 40 g beschwert werden. Mit einer angenommenen Erdbeschleunigung von $g = 9,81 \text{ m/s}^2$, betrug die aus den Massen errechnete, senkrecht nach unten wirkende Andruckkraft (Normalkraft) 589 bzw. 981 mN. Jede Kombination aus Rauheit und Epidermis wurde fünfmal wiederholt. Die Reihenfolge der Zylinder in den Messungen wurde nach einer compu-

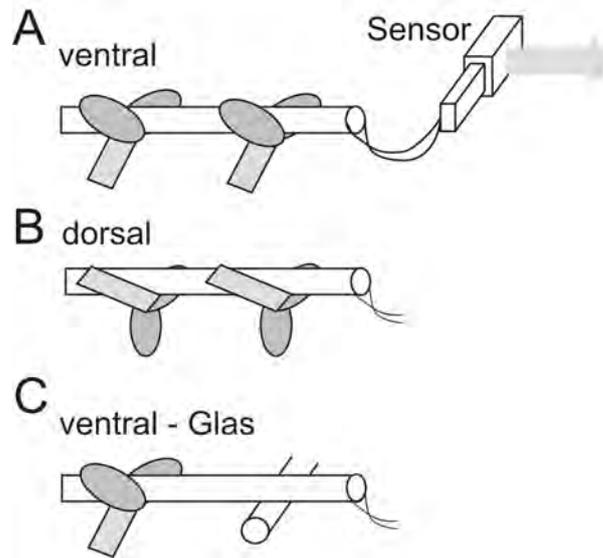


Abbildung 4.1: Skizze des Versuchsaufbaus zur Reibungsmessung der Fußepidermis von *Ch. calyptratus*. **(A)** Messung an der subdigitalen Epidermis. **(B)** Messung an der dorsalen Epidermis der Füße. **(C)** Kombinierte Messung an einem Glaslager und der subdigitalen Epidermis.

tergenerierten Zufallsliste variiert. Auf diese Weise konnte die Haft- und Gleitreibung zwischen den verschiedenen Oberflächen und den subdigitalen Flächen der Hinter- und Vorderfüße oder der Haut in der Kuhle zwischen den Fußoberseiten und dem Unterarmen (Antebrachium) gemessen werden (Abb. 4.1).

Die quadratische Rauheit (R_q) der Oberflächen wurde durch das Max-Planck-Institut für intelligente Systeme Stuttgart (ehemals Max-Planck-Institut für Metallforschung) mit einem Weißlichtprofilometer N.V.5000 5010s (Zygo Corporation, Middelfield, USA) und der Software Metro Pro (Version 7.10.0) bestimmt.

Die Gleitreibungskoeffizienten wurden nach der Gleichung $F_s = \mu_s F_N$ (Tipler u. Mosca, 2008) aus der gemessenen Gleitreibungskraft und der Normalkraft errechnet.

An toten Tieren erfolgten die Reibungsmessungen wie oben beschrieben. Die Stäbe hatten hier ein Gewicht von 60 g, was mit $g = 9,81 \text{ m/s}^2$ einer Andruckkraft von 589 mN entspricht. Allerdings war für diese Messungen nur ein Fuß wie beim lebenden Tier eingespannt. Bei dem anderen Auflager handelte es sich um einen Glaszylinder (Abb. 4.1 C). Der ermittelte Gleitreibungskoeffizient stellt damit einen Mittelwert aus den Koeffizienten der Kombinationen Epidermis-Glas und Glas dar. Da die Reibung der verschiedenen Stäbe auf zwei Glasauflagern gemessen wurde, konnte der Einfluss des Glaslagers jedoch heraus gerechnet werden und somit die Reibungskoeffizienten mit denen der lebenden Tiere vergleichbar gemacht werden.

Kletterversuch

Das Kletterverhalten aller drei Individuen wurde auf 50 cm langen Stäben aus Glas und Holz mit verschiedenen Durchmesser (6, 8, 10, 12, 16, 18, 20 und 22 mm) beobachtet. Die Tiere wurden auf die senkrechten Stäbe gesetzt. In den Fällen, in denen die Tiere in der Lage waren auf den Stäben zu sitzen, wurden die Stäbe stufenweise in 10°-Schritten geneigt. Der Versuchsdurchgang wurde bei Neigungswinkeln unterbrochen, bei denen die Tiere abrutschten. Zeigte sich das jeweilige Tier auch in einem wiederholten Durchgang bei diesem Neigungswinkel als unfähig, sich auf dem Stab zu halten, wurde dieser Neigungswinkel und alle größeren Winkel als nicht bestanden bewertet. Durchgänge, in denen der Bauch oder der Schwanz der Tiere den Stab berührten, wurden nicht ausgewertet. Der Durchgang wurde dann wiederholt. Die Fußspannweite der Tiere wurde in photographischen Aufnahmen mit der freien Software Image J 1.45 ausgewertet und aus Messwerten aller vier Füße gemittelt. Das Gewicht des männlichen Tieres (T1) betrug zum Versuchszeitpunkt 74 g, das der weiblichen Tiere (T2, T3) 80 bzw. 58 g.

Ergebnisse

Reibeigenschaften der Epidermis

Die Ergebnisse aus den Reibungsmessungen zwischen den Oberflächen von verschiedener Rauheit und der ventralen und dorsalen Fußepidermis der drei Individuen von *Ch. calyptratus* sind in Abbildung 4.2 dargestellt. Die Messungen zeigten, dass die Gleitreibung der Staboberflächen auf subdigitaler Epidermis bis zu 90 % höher ist als auf der dorsalen Epidermis der Füße. Dieses Verhältnis traf für alle untersuchten Oberflächenprofile zu. Lediglich bei dem Glaszylinder waren die Unterschiede der Reibeigenschaft bei dorsaler und ventraler Fußepidermis kleiner als in den Messungen mit Polierpapier. Subdigitalepidermis zeigte die größten Gleitreibungskoeffizienten ($\mu_g = 0,8$) auf Stäben mit Polierpapieroberfläche von 1 μm Korngröße was einer quadratischen Rauheit (R_q) von 0,47 μm entspricht. Aber auch auf Polierpapieroberflächen von 0,3 und 3 μm Korngröße ($R_q = 0,20$ und 1,37 μm) war die Gleitreibung hoch ($\mu_s = 0,67$ und 0,65). Die dorsale Epidermis der Füße hatte die höchsten Gleitreibungskoeffizienten ($\mu_s = 0,49$) bei Polierpapier der Korngröße 0,3 μm ($R_q = 0,20 \mu\text{m}$). Doch auch auf Polierpapier mit 1 μm Korngröße ($R_q = 0,47 \mu\text{m}$) war die Gleitrei-

bung noch hoch ($\mu_g = 0,48$). Zwischen der Glasoberfläche ($R_q = 0,00 \mu\text{m}$) und den beiden Epidermistypen war die Gleitreibung gering. Auch im Falle der Erhöhung der Andruckkraft von 589 auf 981 mN blieb die Höhe der Gleitreibungskoeffizienten gleich. Obwohl mit dem experimentellen Aufbau theoretisch auch die Haftreibung bestimmbar war, wurde die Haftreibung nicht ausgewertet, da sie in den Kraft-Zeit-Kurven nicht auszumachen war. Die gemessene Kraft stieg kontinuierlich an, bis sich die Stäbe in Bewegung setzten und blieb ab diesem Zeitpunkt (während des Gleitens) konstant. Die Haftreibungskraft ist damit als ebenso groß einzuschätzen wie die Gleitreibungskraft.

Spannweite der Füße im Verhältnis zu den Stabumfängen

Das männliche Tier (T_1) hatte eine Fußspannweite von 31 mm. Die Füße der beiden weiblichen Tiere (T_2 und T_3) hatten Spannweiten von 29 bzw. 25 mm. Das prozentuale Verhältnis der Spannweiten zu den Stabumfängen ist für alle drei Tiere separat in Abbildung 4.3 A dargestellt. So konnte zum Beispiel Tier 2 Stäbe eines Durchmessers von 22 mm nur zu 40 % umfassen, Stäbe mit einem Durchmesser von 10 mm dagegen zu 90 %. Stäbe, deren Umfänge geringer waren, als die Spannweite der Füße, konnten die Tiere zu über 100 % umfassen (Abb. 4.3 A). So wurden zum Beispiel die Stäbe mit 6 mm Durchmesser von Tier 2 zu 150 % umfasst (Abb. 4.3 A). Die Verhaltensbeobachtungen zeigten, dass die Tiere in diesen Fällen nicht mehr in der Lage waren, die Krallen zur Lokomotion einzusetzen, da sie diese nicht mehr in Kontakt mit den Staboberflächen bringen konnten.

Kletterverhalten

In den Kletterversuchen auf Glas und Holzstäben mit verschiedenen Durchmessern war das Haftvermögen der drei Individuen von *Ch. calyptratus* sowohl vom Material und der Oberfläche der Stäbe abhängig als auch von den Stabdurchmessern (Abb. 4.3 B).

Trotz fehlender Einsatzmöglichkeit der Krallen auf dünnen Stäben, deren Umfang die Tiere zu über 100 % umfassen konnten, konnten sich die Tiere auf den dünnen Holz- und Glasstäben ebenso gut halten, wie auf Stäben, die den Einsatz von Krallen erlaubten (Stäbe, die sie zu 90 % umschließen konnten). Auf den Holzstäben nahm die Haltefähigkeit erst ab, wenn die Tiere weniger als 50 % des Umfangs der Stäbe

umfassen konnten. So konnte sich das Tier mit der kürzesten Fußspannweite (T₃) bereits auf dem Holzstab mit 22 mm Durchmesser nicht mehr halten. Tier 2 konnte sich auf diesem Stab dagegen noch bei einem Neigungswinkel von 30° halten und das Tier mit der größten Fußspannweite (T₃) sogar noch in der Vertikalen.

Auf Glas nahm das Klettervermögen des Tiers mit der kleinsten Spannweite der Füße (T₃) bereits ab dem Stab mit 12 mm Durchmesser ab. Das Tier mit der größten Spannweite der Füße (T₁) konnte sich dagegen noch auf dem Stab mit 16 mm Durchmesser halten, allerdings nicht mehr in der Vertikalen. Tier 2 konnte sich dagegen bis auf dem dünnsten Stab nicht auf den Glasstäben halten.

Diskussion

Reibungsmaximierende Funktion der subdigitalen Mikroornamentation

Die vergleichenden Reibungsmessungen an der Epidermis von *Ch. calytratus* belegen den reibungsmaximierenden Effekt der subdigitalen Setae gegenüber den *Spines* der dorsalen Fußflächen. Mit Ausnahme der glatten Glasoberfläche waren die Gleitreibungskoeffizienten der subdigitalen Epidermis auf allen Substrattypen um bis zu 90 % höher als die der Haut der Fußoberseiten. Der Trend wurde in dieser Studie sowohl an totem Material als auch durch die Messungen an den lebenden Individuen bestätigt. Da die Reibungskraft dem Produkt aus Andruckkraft und Reibungskoeffizienten entspricht, bedeutet dies für die Tiere, dass sie alleine durch die Subdigitalstrukturen die Hälfte an Andruckkraft durch Muskelarbeit einsparen können. Alleine durch die Mikroornamentation ihrer Subdigitalpolster gewinnen die Tiere auf rauen Untergründen somit eine enorme Energieersparnis.

Die höchsten Gleitreibungskoeffizienten wurden zwischen der subdigitalen Epidermis und dem Polierpapier der Korngröße 1 µm gemessen, was einer quadratischen Rauheit (R_q) von 0,47 µm entspricht. Bei diesem Oberflächenprofil erhöhen die Subdigitalstrukturen der Chamäleons die Reibung also am effektivsten. Auch die dorsale Epidermis der Füße zeigte in Reibungsmessung auf diesem Profil und darüber hinaus auf dem Polierpapier mit 0,3 µm Korngröße (R_q = 0,20 µm) besonders hohe Gleitreibungskoeffizienten. Unabhängig von ihrer Länge scheinen haar- oder dornförmige Strukturen mit spitzzulaufenden flexiblen Enden in den Dimensionen der Mikroornamentation der Chamäleons also besonders auf diesen fein strukturierten Profilen die Reibung zu erhöhen.

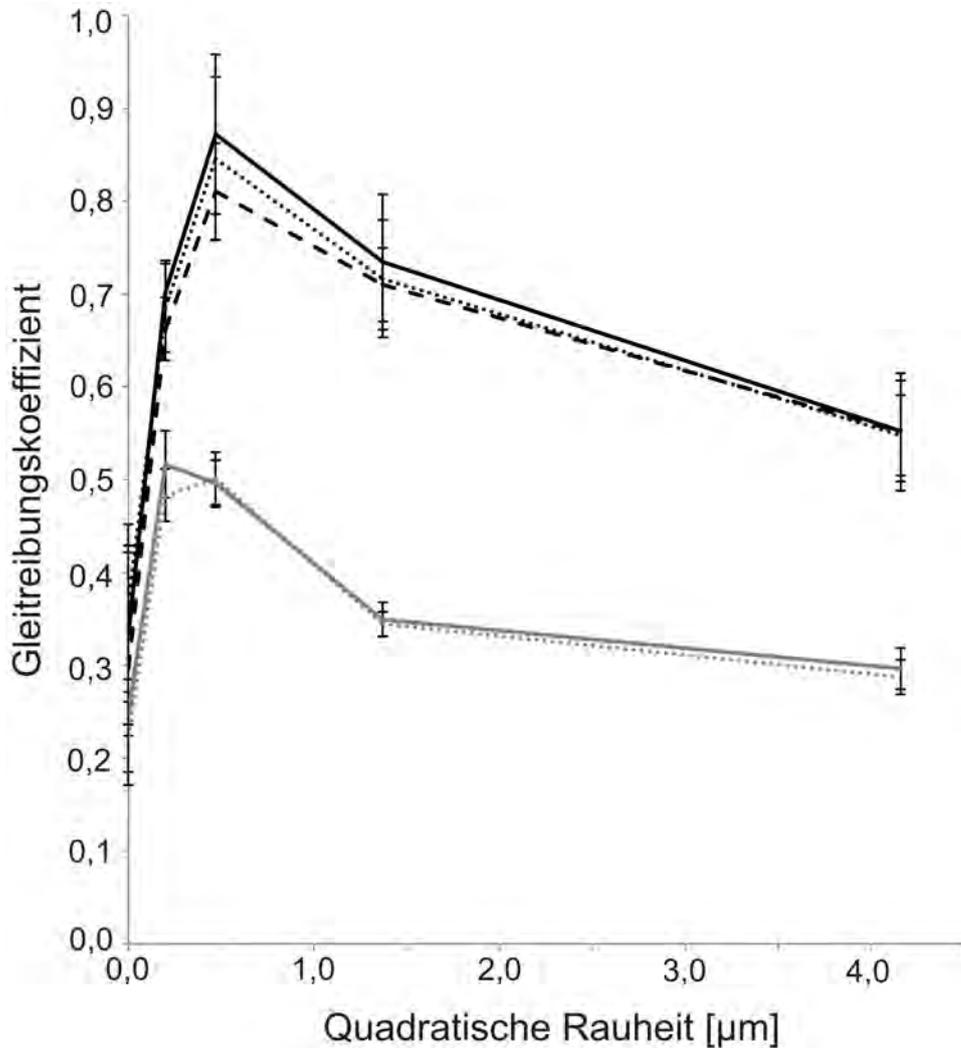


Abbildung 4.2: Gleitreibungskoeffizienten der ventralen und dorsalen Epidermis der Füße lebender ($N = 3$) und toter Individuen ($N = 2$) von *Ch. calypttratus* auf verschieden rauhen Substraten unter 589 und 981 mN Andruckkraft. Gleitreibungskoeffizienten der subdigitalen Epidermis der lebenden Tiere unter 589 mN Andruckkraft sind durch eine durchgezogene schwarze Linie dargestellt. Gleitreibungskoeffizienten der subdigitalen Epidermis der lebenden Tiere unter 981 mN Andruckkraft sind durch eine gepunktete schwarze Linie dargestellt. Die durchgezogene graue Linie und die gepunktete graue Linie geben jeweils die Gleitreibungskoeffizienten der dorsalen Epidermis der Füße der lebenden Tiere unter 589 und 981 mN Andruckkraft an. Gleitreibungskoeffizienten der subdigitalen Epidermis toter Tiere unter 981 mN Andruckkraft sind durch eine gestrichelte schwarze Linie dargestellt. Die Kurven entsprechen Mittelwerten aus jeweils drei lebenden und zwei toten Individuen. Die Standardabweichung von je fünf Messungen pro Tier und jeweils drei lebenden und zwei toten Individuen sind durch Fehlerbalken dargestellt.

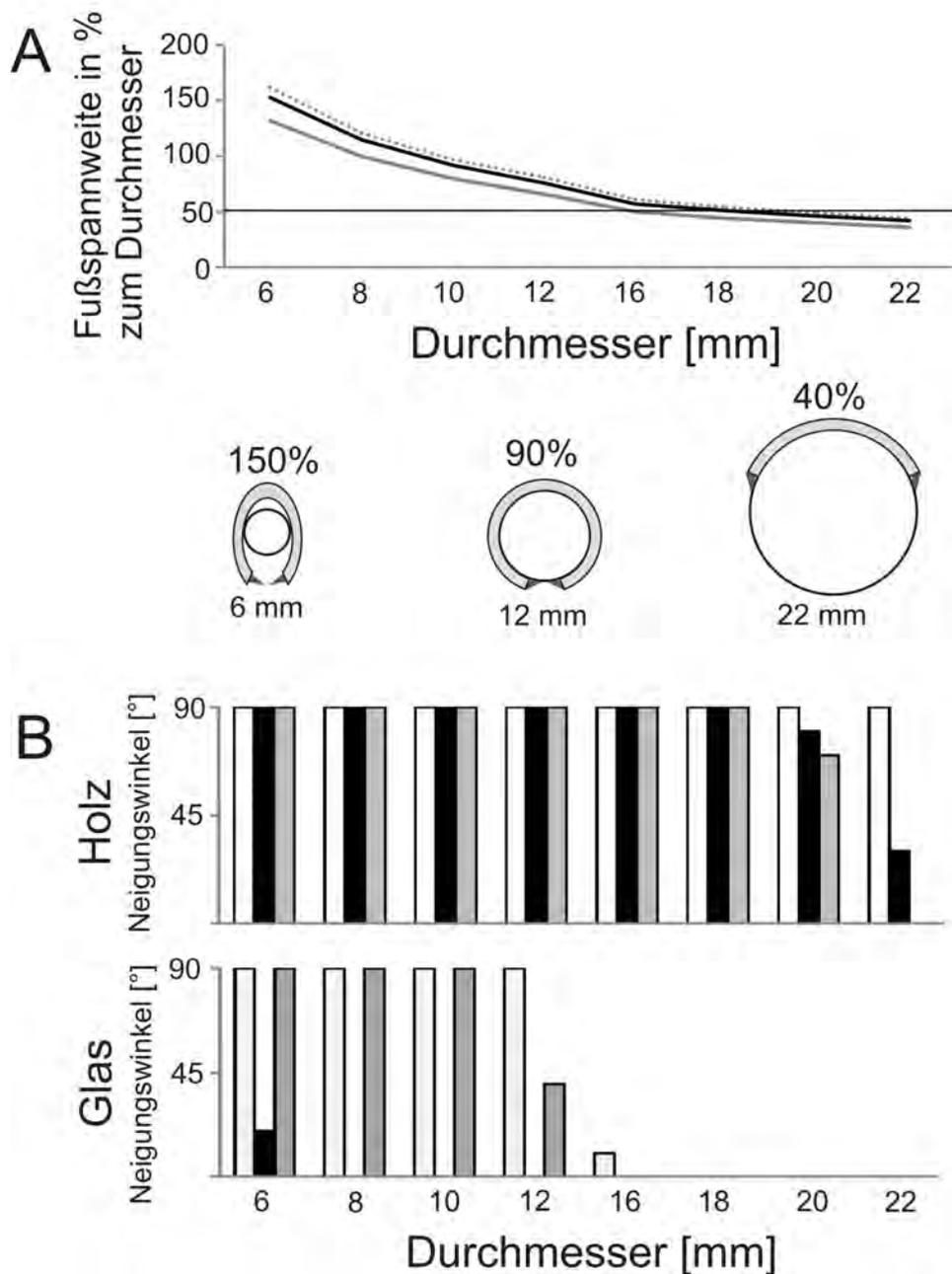


Abbildung 4.3: (A) Verhältnis zwischen dem Durchmesser der Stäbe und der gemittelten Spannweite aller vier Füße des männlichen (gepunktete Linie, T₁) und der beiden weiblichen Individuen von *Ch. calyptratus* (schwarze Linie, T₂; graue Linie, T₃). (B) Kletterverhalten der drei Individuen von *Ch. calyptratus* auf Holz- und Glasstäben unterschiedlicher Durchmesser in Neigungsschritten von 10°. Die erreichten Neigungswinkel des männlichen Individuums (T₁) sind mit weißen Balken dargestellt. Das Kletterverhalten der beiden weiblichen Tiere (T₂ und T₃) ist durch schwarze und graue Balken dargestellt.

Kletterverhalten

Trotz der reibungsmaximierenden Wirkung der Subdigitalstrukturen belegen die Kletterversuche mit *Ch. calyptatus* deutlich, dass die Reibung des epidermalen Systems ohne Andruck nicht ausreicht, um während senkrechter Lokomotion der vollen Gewichtskraft der Tiere entgegenzuwirken. So waren die Tiere auf Holz zwar in der Lage, sich in der Senkrechten auf den Stäben zu halten, allerdings nur solange sie 50 % des Stabumfangs umfassen konnten. Bei diesen Stabdurchmessern konnten die Tiere mit den entgegengesetzten Teilen ihrer Greiffüße durch Muskelkraft das epidermale System mit hohem Druck an die Oberfläche der Stäbe pressen. Da sich die Reibungskraft proportional zur Andruckkraft verhält (Tipler u. Mosca, 2008), konnte auf diese Weise ausreichende Reibungskraft für die senkrechte Lokomotion erzeugt werden. Bei Stäben, deren Umfang mehr als doppelt so groß war, wie Spannweite der Füße (Durchmesser von 20 und 22 mm), waren die Tiere aufgrund der Geometrie nicht mehr in der Lage, eine Greifhaltung einzunehmen und dadurch Andruckkraft aufzubringen. Dieser Zusammenhang war sogar am Verhalten einzelner Versuchstiere erkennbar. So konnte sich Tier 1 mit der größten Spannweite der Füße noch am Besten auf den Stäben mit großem Durchmesser halten.

Ein deutlicher Unterschied bestand zudem in dem Kletterverhalten auf Glas- und Holzstäben. Während sich die Tiere auf Holzstäben mittleren Durchmessers (16 und 18 mm) sehr sicher bewegten, nahm das Klettervermögen schon auf Glasstäben mit Durchmessern von 12 mm ab. Ein Tier (T2), welches im Vergleich zu den beiden anderen Individuen im Verhältnis zur Fußspannweite die größte Körpermasse besaß, konnte sich sogar überhaupt nicht auf senkrechten Glasstäben halten. Die Schwierigkeiten im Kletterverhalten auf Glas sind zum einen auf die geringen Haft- und Gleitreibungskoeffizienten zwischen Glas und dem Subdigitalsystem der Chamäleons zurückzuführen. So zeigten die Setae der Chamäleons auf Glas schon in der Reibungsmessung kaum Vorteile gegenüber den *Spines* auf den Fußoberseiten. Da sich die Haft- bzw. Gleitreibungskraft auch proportional zu den Haft- bzw. Gleitreibungskoeffizienten verhält, kann diese im Falle eines geringen Reibungskoeffizienten auch durch Steigerung der Andruckkraft nur bedingt erhöht werden. Zum anderen zeigt sich am besseren Klettervermögen auf senkrechten Holzstäben von mittlerem Durchmesser (16 und 18 mm) im Vergleich zu Glasstäben gleichen Durchmessers die Bedeutung der Krallen. So wird beim Greifen die Spannweite der Füße um die Länge der Krallen fortgesetzt. Für den gezielten Einsatz der Krallen zur Lokomotion müs-

sen diese jedoch wie Steigeisen entweder in Unebenheiten eingehakt (*interlocking*) oder in weichere Materialien eingesenkt werden. Beide Vorgänge sind aufgrund der Oberflächenstruktur und der Materialeigenschaften auf den Holzstäben möglich, auf Glas jedoch nicht.

Konvergenz und Unterschiede zwischen den Subdigitalpolstern von *Chamaeleo calytratus* und den Haftsystemen anderer arborealer Echsenfamilien

Konvergent als Anpassung an die Lokomotion entstanden, besteht in der Morphologie der subdigitalen Mikrostrukturen der Chamaeleonidae, Gekkota, Polychrotidae und Scincidae eine Ähnlichkeit (Williams u. Peterson, 1982; Spinner u. a., 2012). Jedoch wiesen Irschick u. a. (2006) und Peattie u. Full (2007) trotz dieser Ähnlichkeit auf Konzept- und Leistungsunterschiede zwischen den Haftsystemen hin. So basieren die Adhäsions- und Reibeigenschaften ebenso wie die Ablöseeigenschaften der Systeme nicht nur auf der Mikrostrukturierung, sondern werden ebenso durch die Anatomie der Füße und komplexe Lokomotionsprozesse beeinflusst (Irschick u. a., 2006). Aufgrund dieser Vielzahl von Faktoren entzieht sich die Haftkraft der Gesamtsysteme trotz bekannter Mikromorphologie einer Vorhersage (Irschick u. a., 1996). Vergleicht man das komplette digitale System von *Ch. calytratus* mit dem gut untersuchten Haftsystem von *Gekko gecko*, so ergeben sich Unterschiede in der Leistung der Systeme, die sich sowohl auf Mikro- als auch auf die Makromorphologie der Füße zurückführen lassen.

Die Subdigitalsysteme von *Ch. calytratus* und *G. gecko* zeigen deutliche Unterschiede hinsichtlich der Reibung und Anhaftung auf verschiedenen Substratprofilen. In dieser Studie zeigte die subdigitale Epidermis von *Ch. calytratus* die höchste Reibungskraft auf Polierpapier der Korngröße 1 μm ($R_q = 0,47 \mu\text{m}$). Im Vergleich zur dorsalen Epidermis der Füße war die Gleitreibung auf diesem Substrat fast doppelt so groß. Auf Glas erhöhten die Chamäleonsetae die Reibung im Vergleich zu den *Spines* auf den Fußoberseiten dagegen nur geringfügig. Verhaltensbeobachtungen, Reibungs- und Adhäsionsmessungen an Geckos, Insekten und Spinnen zeigen, dass die übrigen zoologischen Haftsysteme dagegen gerade auf Unebenheiten von 0,3 bis 1 μm schlechte Adhäsions- und Reibeigenschaften aufweisen (Voigt u. a., 2008; Huber u. a., 2007; Wolff u. Gorb, 2012). Jenseits dieser kritischen Rauheit auf glatteren oder raueren Profilen steigen Reibungs- und Adhäsionskraft der Systeme wieder (Voigt u. a., 2008; Huber u. a., 2007; Wolff u. Gorb, 2012).

Dieser funktionelle Unterschied muss auf der unterschiedlichen Morphologie der Systeme basieren. Welch großen Einfluss selbst kleine Veränderungen der Größe und Form der Seta-Endigungen auf den Kontakt zwischen Mikrostruktur und Substrat haben wurde von Persson u. Gorb (2003) für setale Haftsysteme im Tierreich dargestellt. Maximale Haftung und Reibung wird erreicht, wenn einzelne Setaenden eine möglichst große Kontaktfläche mit dem Substrat bilden. Bei *G. gecko* wird eine große Kontaktfläche des relativ steifen epidermalen Materials (Elastizitätsmodul: 1.6 GPa (Peattie u. a., 2007)) durch lamellenartige Schuppen mit Setae mit leichter Neigung zu den Zehenspitzen hin, mehrfacher Verzweigung und dünnen Endplatten (Spatulae) realisiert, die flexibel genug sind, um sich an nahezu jedes Profil anzupassen (Arzt u. a., 2003; Persson u. Gorb, 2003; Huber u. a., 2007). Das Versagen des Systems bei der kritischen Rauheit von 0,3 bis 1 μm (Huber u. a., 2007) lässt sich mit der Form und Größe der Spatulae erklären. So können die 200 nm breiten und langen dreieckigen Spatulae (Williams u. Peterson, 1982) zwar eine große Kontaktfläche auf glatten Oberflächen bilden. Dafür fällt die Kontaktfläche auf Strukturen ähnlicher Größenordnung deutlich kleiner aus (siehe auch Persson u. Gorb (2003); Pugno u. Lepore (2008)).

Bei *Ch. calypttratus* werden die Reibeigenschaften auf verschiedenen Profilen ebenfalls durch die Form und Ausrichtung der Schuppen, Setae und Setaspitzen bestimmt. Die hohe Reibung auf den Polierpapieren mit 0,3 und 1 μm Korngröße, die für das System von *G. gecko* eine kritische Rauheit darstellen (siehe oben), wird durch die haarförmigen Setaspitzen der Chamäleons erzeugt. Diese weisen bereits 0,5 μm vor dem Ende nur noch einen Durchmesser von 170 nm auf, welcher sich zur Spitze hin weiterhin verringert (Spinner u. a., 2012), wodurch die Strukturen auch fein strukturierten Oberflächenprofilen folgen können.

Auch der geringe Effekt der Chamäleonsetae auf glatten Oberflächen lässt sich über die Geometrie der Oberflächenprofile, Setae und Setaspitzen erklären. Nach Kendall (1975) wird zum Abziehen eines elastischen Materials (etwa eines Klebestreifens) deutlich mehr Kraft benötigt, wenn der Winkel zwischen Zugkraft und Substrat gering ist. Im Falle von *Ch. calypttratus* sind die Setae mit den flexiblen Spitzen senkrecht auf flexiblen abgerundeten Schuppen angeordnet. Dadurch wird Kontakt mit verschiedenen Oberflächenprofilen ermöglicht (Abb. 4.4 A, C). Dabei ist das System durch die gleichförmigen Schuppen, ungerichteten Setae und in alle Richtungen flexiblen Setaspitzen in alle Richtungen gleich wirksam. Auf glatten Substraten ist der Winkel zwischen den Zugkraft übertragenden Setae und den Kontakt-

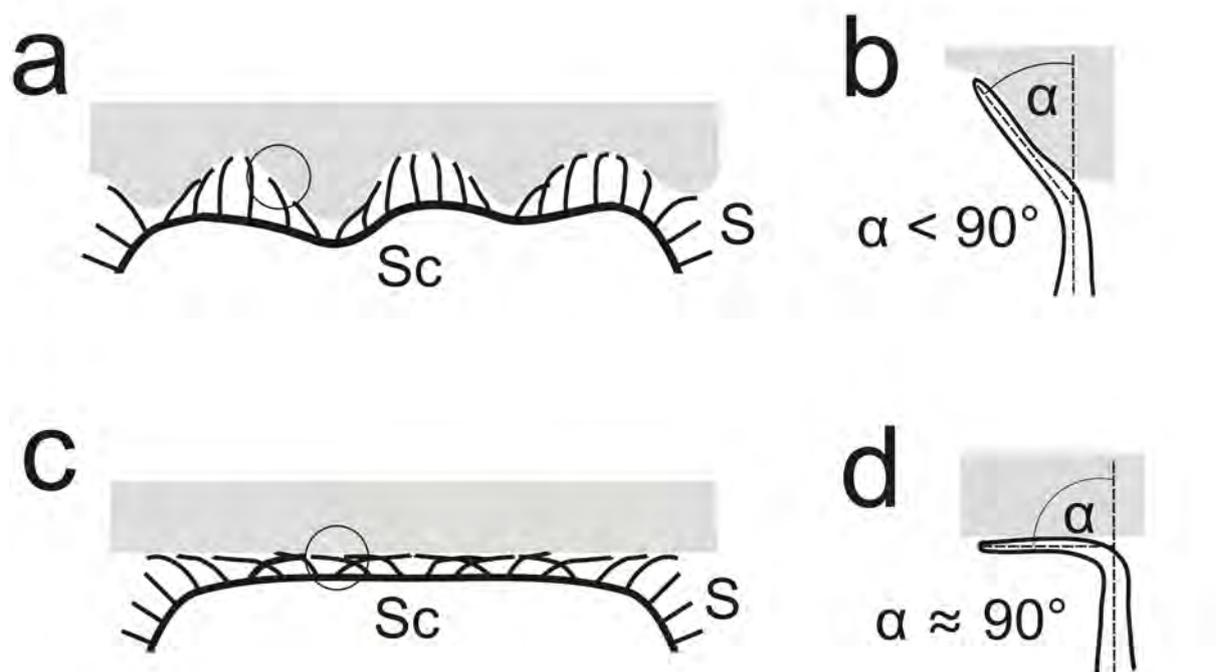


Abbildung 4.4: Mögliche Konfigurationen des Subdigitalsystems aus Schuppen (Sc) und Setae (S) von *Ch. calypttratus* in Kontakt mit verschiedenen Oberflächenprofilen. (A) Kontakt einer Subdigitalschuppe mit einer rauhen Oberfläche. (B) Kontakt einer einzelnen Setaspitze mit einer rauhen Oberfläche. (C) Kontakt einer Subdigitalschuppe mit einer glatten Oberfläche. (D) Kontakt einer einzelnen Setaspitze mit einer glatten Oberfläche.

flächen zwischen Setaspitzen und Substrat jedoch größer als auf rauhen Oberflächen (Abb. 4.4 B, D).

Bei *G. gecko* ist dieser Winkel durch die Neigung der Setae in Richtung der Zehenspitzen auf glatten Oberflächen geringer, was wiederum zu einer besseren Leistung dieses Subdigitalsystems auf dieser Oberfläche führt. Die Ausrichtung der Setae und Spatulae führt jedoch auch dazu, dass von dem System maximale Reibung nur in einer Richtung entlang der einzelnen Zehen erzeugt wird. So ist die Reibung bei *G. gecko* am höchsten, wenn die Zugkraft parallel zur Oberfläche und zur Setabasis wirkt (Autumn u. a., 2000). Dies entspricht am Tier einer Zugbewegung von den Spitzen der Zehen zum Fußballen hin. Jeder einzelne Zeh erzeugt also weniger Adhäsion als vielmehr Reibung in eine bestimmte Richtung, was den Tieren durch Abspreizen der Zehen jedoch eine Anhaftung in alle Richtungen ermöglicht. Wobei die Voraussetzung hierfür das Vorhandensein einer ausreichend großen, ebenen Fläche ist. Auch bei den Polychrotiden ist das Abspreizen der Zehen in alle Richtungen erforderlich, damit das System optimalen Halt erzeugt. Studien zur Sprintgeschwindigkeit von

Vertretern der Gattung *Anolis* auf Stäben von verschiedenem Durchmesser belegen die Notwendigkeit ebener Flächen für die Lokomotion mit diesem System (Losos u. Sinervo, 1989). Das Subdigitalsystem von *G. gecko* wird deshalb auch als scherkraftbasiertes System und der Mechanismus als *frictional adhesion*, „Reibungsadhäsion“, bezeichnet (Autumn u. a., 2006). Dieses System versetzt *G. gecko* in die Lage, sogar in Fällen, in dem die massebedingte Zugkraft der Körpers senkrecht von der Oberfläche weg wirkt an einer Vielzahl von planen Flächen (z.B. Überhängen) zu haften (Niewiarowski u. a., 2008; Pugno u. Lepore, 2008).

Diese Studie hat gezeigt, dass dagegen Chamäleons auf Untergründen, die sie nicht umgreifen können, keinen sicheren Halt finden. Die Reibungsmessungen mit unterschiedlichen Andruckkräften zeigten, dass die Gleitreibung der Chamäleonfüße proportional mit der Andruckkraft steigt. Um die Reibung zu erhöhen ist somit gezielter Andruck vom Tier durch die Greiffüße nötig. Anders als bei *G. gecko* erzeugt das System unter geringer Andruckkraft dagegen nur geringe Gleitreibungskräfte. Eine Haftung allein durch die epidermalen Strukturen ist damit nicht möglich. Vielmehr scheint es sich bei der subdigitalen Mikroornamentation der Chamäleons um ein ergänzendes, auf Andruck basierendes reibungsmaximierendes System zu handeln, das in Kombination mit Greiffüßen und Krallen für einen sicheren Halt sorgt. Das Subdigitalsystem von *Ch. calypttratus* stellt also kein Haft- sondern ein Antirutschsystem dar, mit dem unter Druckbedingungen in alle Richtungen gleichmäßig die Reibung erhöht wird, auch auf Oberflächenprofilen, auf denen die gerichteten Seta-Spatula-Systeme anderer Tiere versagen.

4.2 Reibungsanisotrope Oberflächenstrukturen für die gliedmaßenlose Lokomotion

Die Transition von einem tetrapoden zu einem schlangenförmigen Körper stellt einen evolutionären Trend innerhalb vieler Linien der Squamata dar (Gans, 1975; Shine, 1986; Brandley u. a., 2008). Fossile Funde von Schlangen mit Gliedmaßen (Lee u. Caldwell, 1998; Tchernov u. a., 2000) und rezente Reptilienfamilien, in denen die Transition nur in einigen Linien vollzogen wurde und teilweise noch stattfindet (z. B. Anguidae, Scincidae), dokumentieren den anatomischen Ablauf. Dieser erfolgt über Körperelongation und Zehen- und Gliedmaßenreduktion.

Als Gründe für die drastische Umformung können gleich mehrere Vorteile angenommen werden. Unter Berücksichtigung verschiedener Selektionsfaktoren und molekularer Analysen zeigen Vergleiche von rezenten Familien, deren eine Linie noch tetrapod ist, die andere jedoch einen schlangenförmigen Körper besitzt, dass die Gründe für die Transition der Körperform sehr vielfältig sind (Shine, 1986; Wiens u. Slingluff, 2001; Shine u. Wall, 2008). Als Vorteil eines schlangenförmigen Körpers wird das größere Habitatspektrum angesehen. So erschließt die veränderte Lokomotionsform, die ein schlangenförmiger Körper ermöglicht, neue Nischen. Reduzierte Gliedmaßen und ein verlängerter Körper sind beispielsweise vorteilhaft für die grabende (fossoriale) Lebensweise (Shine u. Wall, 2008). Doch auch in der terrestrischen Lokomotion, etwa auf Sandflächen oder im Grenzbereich zwischen Land und Wasser (etwa im Schlamm), ist ein schlangenförmiger Körper vorteilhaft. Zudem wird durch ihn die Besiedlung enger Spalten und Wohnröhren anderer Tiere erleichtert (Shine, 1986). Daneben bietet ein verhältnismäßig langer (und damit größerer) Körperinnenraum mehr Raum für den Verdauungstrakt und die Reproduktion, was wiederum Viviparie, eine höhere Zahl an Nachkommen und Ernährung mit größeren Beutetieren ermöglicht (Shine u. Wall, 2008; Shine, 1986).

In den beiden folgenden Studien wurden zwei Linien der Squamata, die Flossenfüßer (Pygopodidae) und die Schleichen (Anguidae) auf epidermale Anpassungen an die Lokomotion ohne Gliedmaßen untersucht. Durch den ständigen Bodenkontakt sind besonders die Bauchschuppen der Tiere von Verschleiß betroffen. Daneben ist an den Bauchschuppen eine Optimierung der Reibeigenschaften für die Lokomotion zu erwarten.

4.2.1 Funktionelle Mikroornamentation der Gattung *Lialis* (Pygopodidae)

Zusammenfassung

Die Haut der Geckoartigen (Gekkota) ist von unzähligen mikroskopisch kleinen dornförmigen Auswüchsen bedeckt (den *Spines*, engl. Dornen). Diese Struktur macht die Hautoberfläche wasserabweisend. Im Laufe der Evolution reduzierten einige Vertreter der Gekkota, die Pygopodidae (Flossenfüßer), ihre Glieder und begannen wie Schlangen über den Boden zu gleiten. Unter tribologischen Gesichtspunkten in Hinblick auf Abrieb und Reibung sind *Spines* die denkbar schlechteste Oberflächenstruktur für diese Art der Lokomotion. In dieser Studie wurden Exuvien von zwei Flossenfußarten, *Lialis jicari* (Neuguinea-Flossenfuß) und *Lialis burtonis* (Burtons Spitzkopf-Flossenfuß), mit dem Rasterelektronenmikroskop auf epidermale Anpassungen an die gliedmaßenlose Lokomotion untersucht. Die Daten zeigten, dass sich Flossenfüßer von ihren tetrapoden Verwandten nicht nur durch ihren Körperbau, sondern auch durch ihre Epidermalstrukturen unterscheiden. Schuppen von *L. jicari* weisen fünf verschiedene Strukturmuster auf, die jeweils auf verschiedene Körperregionen begrenzt sind. Ventralschuppen sind von Nanorippen bedeckt, ähnlich wie die Ventralschuppen der Schlangen. Die Oberflächen von Schuppen, welche die Unterkieferknochen bedecken, haben abgeplattete *spine*-artige Strukturen, was eine Anpassung an den stärkeren Abrieb darstellen könnte. Die Oberfläche der Rückenschuppen weist längliche Aufwölbungen im Mikrometerbereich auf, die wiederum von Nanorippen bedeckt sind. Am ganzen Körper an den Unterseiten und Zwischenräumen der Schuppen und bei *L. jicari* auch auf den Oberseiten der Kopfschuppen wurden zudem *Spines* gefunden. Benetzungsmessungen an Oberflächen mit *Spines* konnten die hydrophoben Eigenschaften dieser Oberflächenstrukturen belegen.

Einleitung

Geckohaut ist von unzähligen mikroskopischen Auswüchsen bedeckt (den *spines*, *spinules* oder *microspinules*, engl. Dornen) (Lange, 1931; Ruibal, 1968), welche über radiale Stege miteinander verbunden sind (Ruibal u. Ernst, 1965; Ruibal, 1968). Solche *Spines* mit einem artspezifischen Abstand von 0,2 - 0,7 μm und einer Länge von 0,3 - 2,0 μm konnten bei allen bislang untersuchten Gattungen der Gekkota gefunden werden (Ruibal, 1968; Rosenberg u. a., 1992; Bauer, 1998; Peattie, 2008; Hiller, 2009). Das

weite Vorkommen dieser Strukturen innerhalb der Gekkota legt nahe, dass *Spines* ein basales epidermales Merkmal dieser Linie sind (Ruibal, 1968). Kontaktwinkelmessungen von Wassertropfen auf Geckohaut wiesen die wasserabweisenden Eigenschaften dieser Epidermalstrukturen nach (Hiller, 2009). Außerdem vermutete Hiller (2009) eine selbstreinigende Funktion dieser Strukturen.

Die Pygopodidae (Flossenfüßer) sind eine basale Gruppe der Gekkota, die endemisch in Australien und Neu Guinea vorkommt (Donnellan u. a., 1999; Han u. a., 2004). Die Pygopodiden unterscheiden sich von den übrigen Gekkota durch das vollständige Fehlen von Vorderextremitäten und die Reduktion der Hinterbeine zu rudimentären Flossen. Ein solcher Wandel von einem echsenförmigen zu einem schlangenförmigen Körper stellt einen Trend innerhalb vieler Linien der Squamata dar. So existieren vollständig gliedmaßenlose oder Übergangsformen auch bei den Zwergtejus (Gymnophthalmidae), Skinken (Scincidae), Doppelschleichen (Amphisbaenia), Schlangenschleichen (Dibamidae), Schleichen (Anguidae) und Schlangen (Serpentes) (Brandley u. a., 2008). Im Allgemeinen geht die Transformation mit gleichzeitiger Körperelongation, Gliedmaßen- und Zehenreduktion einher (Gans, 1975; Brandley u. a., 2008).

Neben skeletalen Veränderungen erfordert Gliedmaßenlosigkeit¹ auch epidermale Anpassungen (Gans, 1975). Bei den Schlangen, den bekanntesten und am besten erforschten gliedmaßenlosen Reptilien, zeigen die ventralen Schuppen (Ventralia) zahlreiche Merkmale, die als Anpassung an die gliedmaßenlose Lokomotion angesehen werden. Die Ventralia sind vergrößert und dachziegelartig angeordnet. Im Vergleich zu nebeneinander angeordneten Schuppen haben die freien nach hinten gerichteten Ränder von überlappenden Schuppen vorteilhafte Reibeeigenschaften für die Vorwärtsbewegung (Gans, 1975). Ein Einhaken der Schuppenränder verhindert ein Zurückschlutschen auf ansteigenden Untergründen. Kiele und Falten auf den Ventralia werden ebenfalls als Anpassungen angesehen, welche die Reib- und Abrasionseigenschaften optimieren (Gans, 1975). Auch auf mikroskopischer Ebene zeigen Schlangenschuppen zahlreiche Anpassungen an die gliedmaßenlose Lokomotion. Ihre Oberflächen sind von mikroskopischen Strukturen bedeckt. Ähnliche Strukturen finden sich auch auf der Haut weiterer Squamata (Renous u. a., 1985) und werden Mikroorna-

¹In Anlehnung an die in der englischen Literatur verwendete Bezeichnung „*limblessness*“ werden Reptilienarten mit rückgebildeten Extremitäten und schlangenförmigem Körper trotz vorhandener Rudimente zur Unterscheidung von tetrapoden Arten im Folgenden als „gliedmaßenlos“ bezeichnet.

mentation genannt (Picado, 1931). Bei vielen Schlangenarten besteht die Mikroornamentation der Ventralia aus posterior gerichteten Zähnchen und feinen Rillen, die entlang der Longitudinalachse des Körpers orientiert sind (Hazel u. a., 1999; Berthé u. a., 2009). Insbesondere die anisotropen Reibeigenschaften dieser Oberflächen, geringe Reibung bei Vorwärtsbewegung und höhere bei Seitwärts- und Rückwärtsbewegungen, legen einen Beitrag zur Lokomotion nahe (Hazel u. a., 1999; Berthé u. a., 2009).

Als gliedmaßenlose Geckos wäre es auch für die Flossenfüßer von Vorteil, die epidermalen *Spines* in Strukturen mit günstigen Reibeigenschaften für die gliedmaßenlose Lokomotion zu modifizieren. Jedoch sind die wasserabweisenden und selbstreinigenden Eigenschaften der *Spines* auch für die Pygopodidae vorteilhaft und könnten aus diesem Grund auf bestimmten Teilen des Körpers (z.B. dem Rücken) erhalten werden. Diese Studie stellt die erste Untersuchung der Mikroornamentation und ihrer Funktion bei den Flossenfüßern dar. Es wurde untersucht, ob die Ventralschuppen der Flossenfüßer ähnliche Strukturen besitzen wie die der Schlangen. Dafür wurde die Mikroornamentation verschiedener Körperregionen anhand von Exuvien zweier Flossenfußarten, *Lialis jicari* (der Neuguinea-Flossenfuß) und *L. burtonis* (Burtons Spitzkopf-Flossenfuß), mit dem Rasterelektronenmikroskop (REM) untersucht. Darüber hinaus wurde die Funktion der *Spines* untersucht. Messungen der Kontaktwinkel mehrere Flüssigkeiten auf verschiedenen Körperregionen geben einen Eindruck von Benetzbarkeit und daraus resultierenden anderen Effekten der *Spines* und der übrigen Epidermalstrukturen.

Material und Methoden

Die Mikroornamentation der Pygopodidae wurde an frisch gehäuteten Exuvien von je zwei Individuen von *Lialis jicari* und *L. burtonis* untersucht. Dazu wurden kleine Streifen der Exuvien (von dorsal nach ventral) aus der Körpermitte ausgeschnitten. Zusätzlich wurden die Kinnregion, die Augen und die dorsale Kopfregion beider Arten untersucht. Die Hautstücke wurden auf Aluminiumhaltern mit doppelseitigen Leitpads aus Kohle befestigt (Plano, Wetzlar, Deutschland) und mit einem Sputtercoater (Balzers Union® SCD040 unit, Balzers Union Ltd., Balzers, Liechtenstein) mit einer 10 nm dicken Gold-Palladium Schicht beschichtet. Alle Proben wurden mit einem Rasterelektronenmikroskop (REM) (Hitachi S-4800, Hitachi High-Technologies Corp., Tokyo, Japan), bei einer Beschleunigungsspannung von 3 kV untersucht. Die Dimen-

sionen der Mikroornamentation wurden auf den REM-Aufnahmen von je drei Schuppen jeder Körperregion bei jedem Individuum mit der freien Software Image J 1.45 vermessen. Das vertikale Profil der Mikroornamentation wurde anhand von Querschnitten von je drei Schuppen von jedem Individuum bestimmt. Zusätzlich wurden die Dimensionen der Mikroornamentation in einem Transekt von Schuppen von dorsal nach ventral bei einem Individuum von *L. jicari* bestimmt. Dafür wurden von jeder Schuppe je zehn Werte für jeden Parameter (Abstand der Nanorippen, Wölbungsbreite und Wölbungslänge) aufgenommen.

Die Kontaktwinkel zwischen Tropfen aus Wasser, Diiodmethan und Ethylenglykol von 1 µl Volumen und drei Schuppentypen (dorsalen Kopfschuppen, ventralen und dorsalen Körperschuppen) wurden mit einem Kontaktwinkelmessgerät (OCA 20, Data Physics Instruments GmbH, Filderstadt, Deutschland) unter Raumbedingungen (T = 20 - 24°C, RF = 40 - 60 %) für acht Einzelschuppen jeder Körperregion bestimmt. Die Tropfen wurden mit einer Applikationsnadel auf den Schuppen abgesetzt. Aufgrund der hohen Hydrophobie war dies bei den dorsalen Kopfschuppen nicht möglich. Aus diesem Grund wurden Messungen von Wassertropfen auf diesem Schuppentyp mit der „needle-in“ Methode durchgeführt. Nach dem etablierten Verfahren zur Berechnung von freier Oberflächenenergie (Zenkiewicz, 2007) wurde die OWRK-Methode (Owens u. Wendt, 1969; Kaelble, 1970; Rabel, 1977) zur Berechnung der freien Oberflächenenergie der Körperschuppen aus den Kontaktwinkeln der drei Flüssigkeiten angewendet. Die Oberflächenenergie der hydrophoben dorsalen Kopfschuppen von *L. jicari* wurde mit der Wu-Methode bestimmt (Wu, 1971). Die Berechnungen wurden mit acht Kontaktwinkeln pro Flüssigkeit jedes Individuums durchgeführt. Daten der Oberflächenenergien der drei verwendeten Flüssigkeiten, welche zu Anwendung der Methoden benötigt wurden, wurden vorherigen Studien entnommen (Wasser, Diiodomethan: Busscher u. a. (1984); Ethylenglykol: Erbil u. a. (1997)).

Ergebnisse

Mikroornamentation

Die REM-Aufnahmen zeigten, dass *Spines* auf dem Körper von *L. jicari* und *L. burtonis* omnipräsent sind. *Spines*, die über radiale Stege miteinander verbunden waren, wurden in den Schuppenzwischenräumen aller Körperregionen bei beiden Arten gefun-

den (Abb. 4.5 A). Auch die überlappten Schuppenoberflächen von dorsalen, lateralen und ventralen Körperschuppen waren mit *Spines* bedeckt (Abb. 4.5 B). Die Unterseiten dieser Schuppen zeigten ebenfalls ein ähnliches Muster von *Spines*, jedoch waren vergrößerte *Spines* zu finden, die in regelmäßigen Abständen über die Flächen verteilt waren (Abb. 4.5 C). Kutane Sensillen wurden überall auf den Oberseiten der dorsalen Kopfschuppen und an den Rändern der dorsalen Körperschuppen gefunden (Abb. 4.5 D). Es handelte sich um ein bis zehn haarförmige Strukturen, welche sich im Zentrum einer Mulde befanden (Abb. 4.5 E). Die Oberflächen der Mulden waren ebenfalls von *Spines* bedeckt.

Die Schuppenoberseiten, die nicht von darüber liegenden Schuppen bedeckt waren, zeigten in den verschiedenen Körperregionen eine hoch differenzierte Mikroornamentation. Bei *L. jicari* waren auch die dorsalen Kopfschuppen mit *Spines* bedeckt (Abb. 4.5F). Die Dichte der *Spines* betrug $4,7 \pm 0,34 \text{ Spines}/\mu\text{m}^2$ (Mittelwert \pm Standardabweichung). Ihre Länge betrug im Durchschnitt $1 \mu\text{m}$, ihr Abstand $490 \pm 39 \text{ nm}$. Auch Schuppen der Mitte des Kinns waren vollständig mit *Spines* bedeckt (Abb. 4.6 A). Schuppen über den Kieferknochen (Dentale) und der anterioren Region des Kinns und der Kehle besaßen an ihren überlappten Rändern *Spines*. Auf der Mitte dieser Schuppen waren die *Spines* jedoch deutlich abgeplattet und überlappten einander (Abb. 4.6 A, B). Die Spitzen dieser Strukturen waren posterior ausgerichtet (Abb. 4.6 B). Die Dichte der abgeplatteten *Spines* betrug $2,5 \pm 0,05 \text{ Spines}/\mu\text{m}^2$. Ihr Abstand in lateraler Richtung betrug $470 \pm 18 \text{ nm}$. Abgesehen von ihren überlappten Zonen zeigten dorsale Schuppen des Körpers eine Mikrostrukturierung aus länglichen Wölbungen mit einer Breite von $5,3 \pm 0,56 \mu\text{m}$ und einer Länge von $123 \pm 11,2 \mu\text{m}$ (Abb. 4.7 A, 4.8 A), die parallel zur Longitudinalachse des Körpers verliefen. Zum Bauch hin wurden die Wölbungen flacher (Abb. 4.7 B), sodass ventrale Schuppen keine (Abb. 4.7 C) und laterale Schuppen eine Zwischenform dieser Mikrostrukturen aufwiesen (Abb. 4.7 B). Alle dorsalen, lateralen und ventralen Schuppen waren zusätzlich von Nanorippen bedeckt (Nanostrukturierung). Auf den ventralen Schuppen waren die Rippen entlang der Longitudinalachse des Körpers mit einem Abstand von $650 \pm 88 \text{ nm}$ angeordnet und hatten vereinzelt freie Spitzen (Abb. 4.7 C, 4.8 B). Auf den dorsalen Schuppen verschmolzen die Nanorippen in der Mitte der Aufwölbungen (Abb. 4.7 A). Wie bei den Ventralschuppen waren die Nanorippen entlang der Longitudinalachse orientiert und hatten einen ähnlichen Abstand zueinander (Abb. 4.8 B).

Vertreter von *L. burtonis* besaßen die gleichen Mikroornamentationsmuster in der

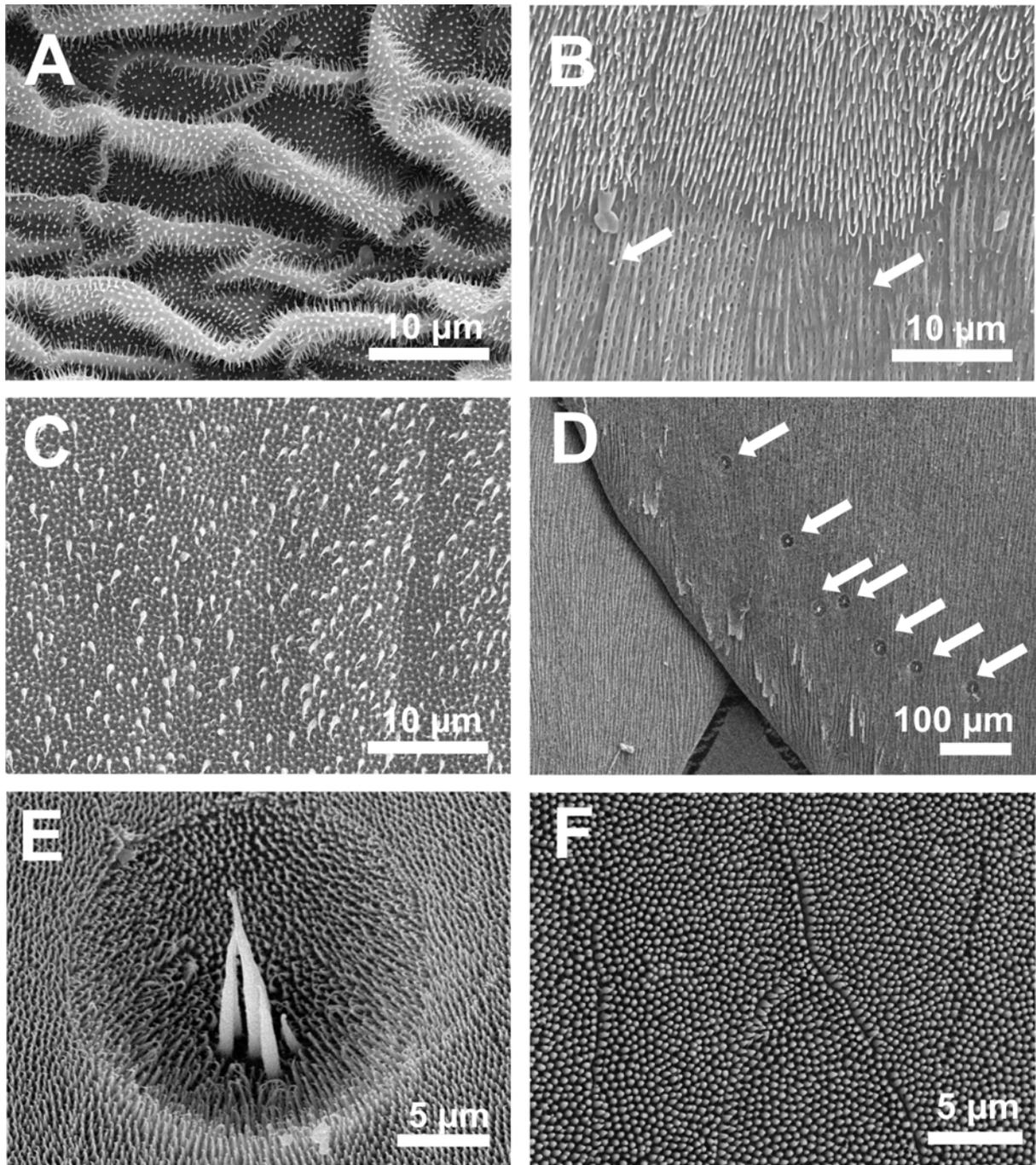


Abbildung 4.5: REM-Aufnahmen verschiedener Körperregionen von *Lialis jicari*. **(A)** Der Zwischenraum zweier Dorsalschuppen ist von *Spines* bedeckt. **(B)** Oberseite einer Ventralschuppe am Rand der Überlappungszone. Die Überlappungszone ist mit *Spines* bedeckt. Die exponierte Fläche trägt Rippenstrukturen. Die freien Spitzen sind mit Pfeilen markiert. **(C)** Die Unterseite einer Ventralschuppe ist von kleinen *Spines* bedeckt. Darunter finden sich in regelmäßigen Abständen vergrößerte *Spines*. **(D)** An den Rändern von dorsalen Körperschuppen befinden sich kutane Sensillen (markiert durch weiße Pfeile). **(E)** Kutane Sensille auf einer Kopfschuppe. **(F)** *Spines* auf der exponierten Fläche einer dorsalen Kopfschuppe.

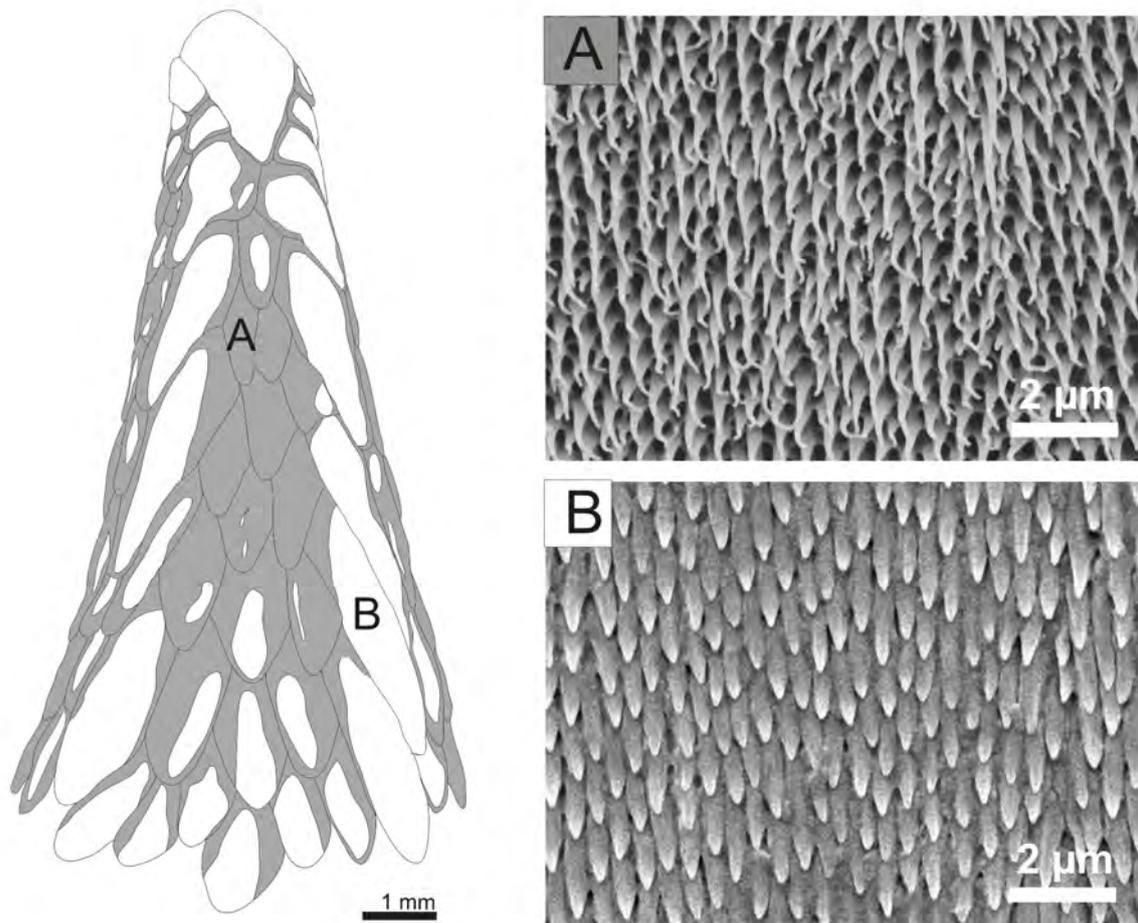


Abbildung 4.6: Mikroornamentation der Kinnregion, ventrale Ansicht. Die grau markierten Flächen sind von *Spines* bedeckt (A). Die weiß markierten Flächen sind von abgeplatteten *Spines* bedeckt (B).

ähnlicher Größenordnung wie *L. jicari* mit Ausnahme des Fehlens von *Spines* auf den exponierten Flächen der dorsalen Kopfschuppen. Bei *L. burtonis* trugen die nicht-überlappten Bereiche der dorsalen Kopfschuppen die gleiche Mikroornamentation wie dorsale Körperschuppen. Auf der Außenseite der Augenschuppen zeigten sich bei beiden Arten polygonale Oberhäutchenzellen (Abb. 4.9 A) mit regelmäßig verteilten kleinen Vertiefungen (engl. *pits*) (Abb. 4.9 B). Dieses Muster wurde nur durch die Abdrücke der Grenzen von *clearlayer*-Zellen unterbrochen, Zellen der untersten Schicht der darüberliegenden gehäuteten älteren Epidermalgeneration (Abb. 4.9 A).

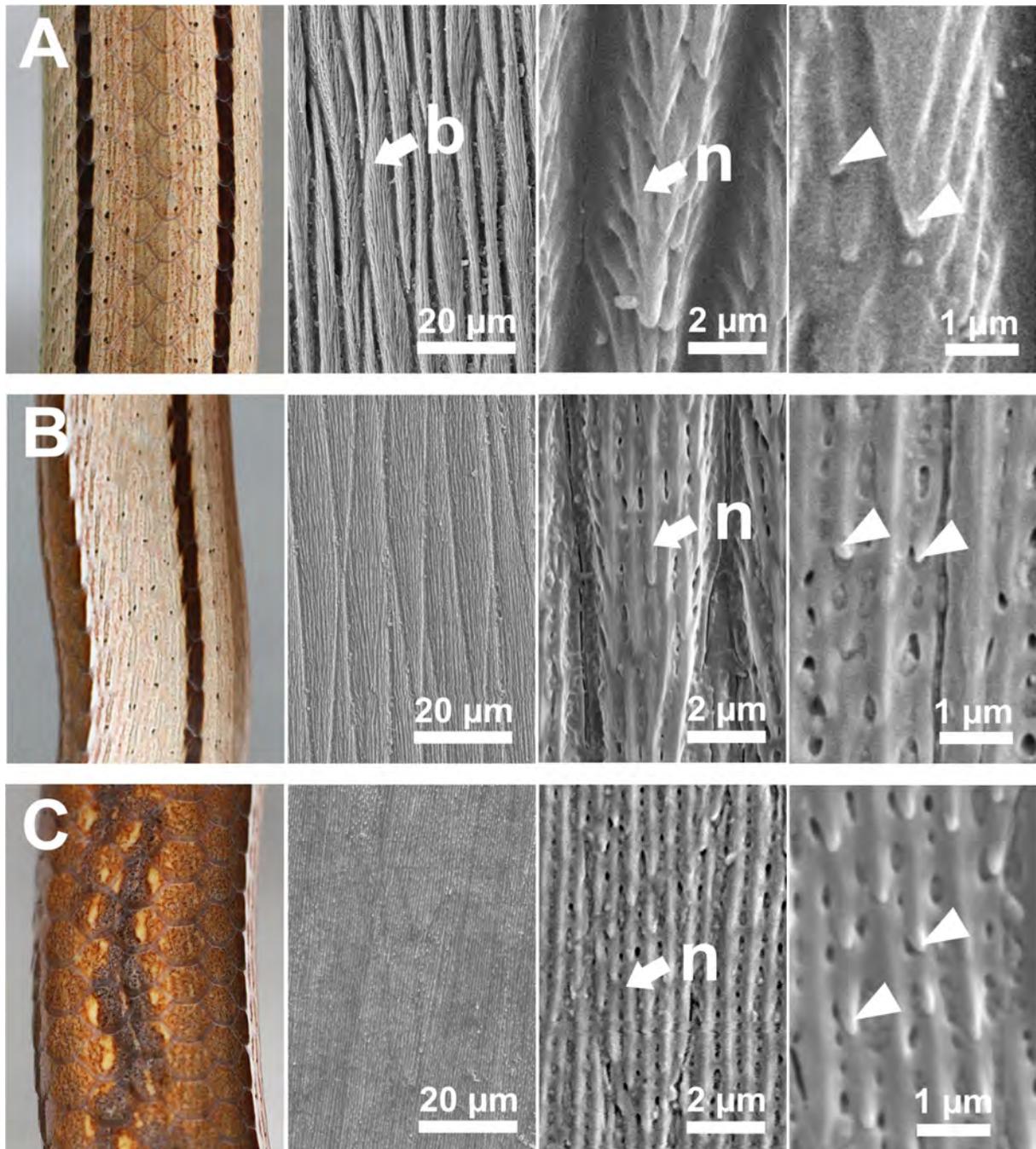


Abbildung 4.7: Schuppen von *Lialis jicari* und REM-Aufnahmen ihrer Mikroornamentation in unterschiedlicher Vergrößerung auf dem Rücken (A), der Flanke (B), und dem Bauch (C). Die Rückenschuppen weisen Wölbungen (b) auf, welche von Nanorippen (n) bedeckt sind. Ventrale Schuppen (C) sind nur von Nanorippen bedeckt (n). Die freien Spitzen auf den Nanorippen sind bei den Aufnahmen aller Regionen mit weißen Dreiecken markiert.

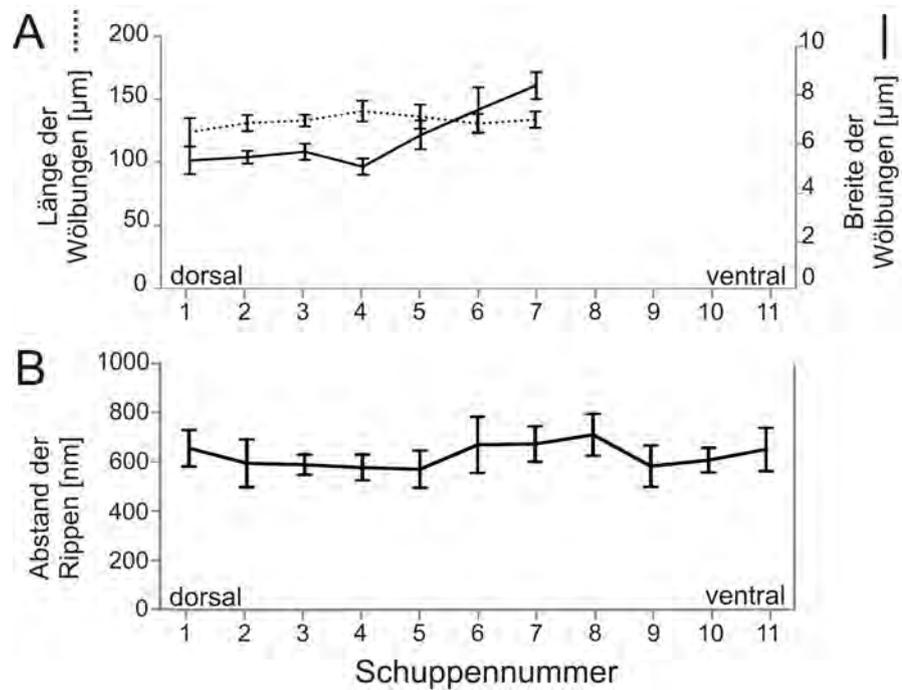


Abbildung 4.8: Dimensionen der Mikroornamentation der Körpermitte von *Lialis jicari* in einem Transekt von dorsal nach ventral. **(A)** Länge und Breite der Wölbungen auf den Dorsal- und Lateralschuppen. **(B)** Abstand der Nanorippen auf Dorsal-, Lateral- und Ventrialschuppen. Die Standardabweichungen von je zehn Messwerten sind als Fehlerbalken angetragen.

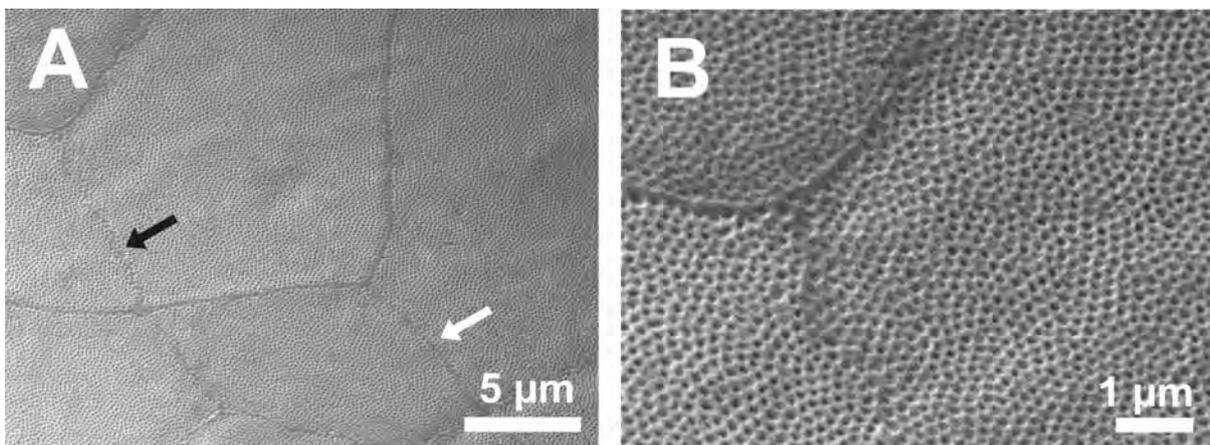


Abbildung 4.9: **(A)** Mikroornamentation einer Augenschuppe von *Lialis jicari*. Die Grenzen der Oberhäutchenzellen sind durch einen schwarzen Pfeil markiert. Die Abdrücke der Grenzen der Clearlayer-Zellen der gehäuteten darübergelegenen Haut sind mit einem weißen Pfeil markiert. **(B)** Oberhäutchenzellen der Augenschuppen besitzen nanoskopische Vertiefungen (engl. *pits*) auf ihrer äußeren Oberfläche.

Benetzbarkeit

Alle Mikroornamentationsmuster der drei Körperregionen (Wölbungen und Nanorippen auf den Dorsalschuppen, die ventralen Nanorippen bei *L. jicari* und *L. burtonis* und die *Spines* auf den Dorsalschuppen des Kopfes von *L. jicari*) besaßen unterschiedliche Benetzungseigenschaften und freie Oberflächenenergien (Abb. 4.10 A). Auf den *Spines* der Kopfschuppen von *L. jicari* zeigten Wassertropfen Kontaktwinkel von über 160° (Abb. 4.10 B). Die freie Oberflächenenergie dieser Flächen betrug $5,5 \text{ mN/m}$ (Wu-model). Die Benetzbarkeit (Abb. 4.10 B) und freie Oberflächenenergie von Ventral- und Dorsalschuppen war bei beiden Arten deutlich höher. Die Tropfen aller drei Flüssigkeiten waren mit Ausnahme der Dorsalschuppen auf allen Oberflächen kreisrund. Auf Dorsalschuppen nahmen Tropfen aus Diiodmethan eine ovale Form an. In diesem Fall wurden die Kontaktwinkel von rostraler und lateraler Seite der Schuppen gemessen und die freie Oberflächenenergie separat berechnet (Abb. 4.10 A). Die freie Oberflächenenergie der Ventralschuppen betrug 25 mN/m (OWRK-model). Dorsalschuppen aller vier Individuen hatten von lateraler Richtung eine freie Oberflächenenergie von 27 mN/m . Von rostraler Richtung betrug die Oberflächenenergie 17 mN/m .

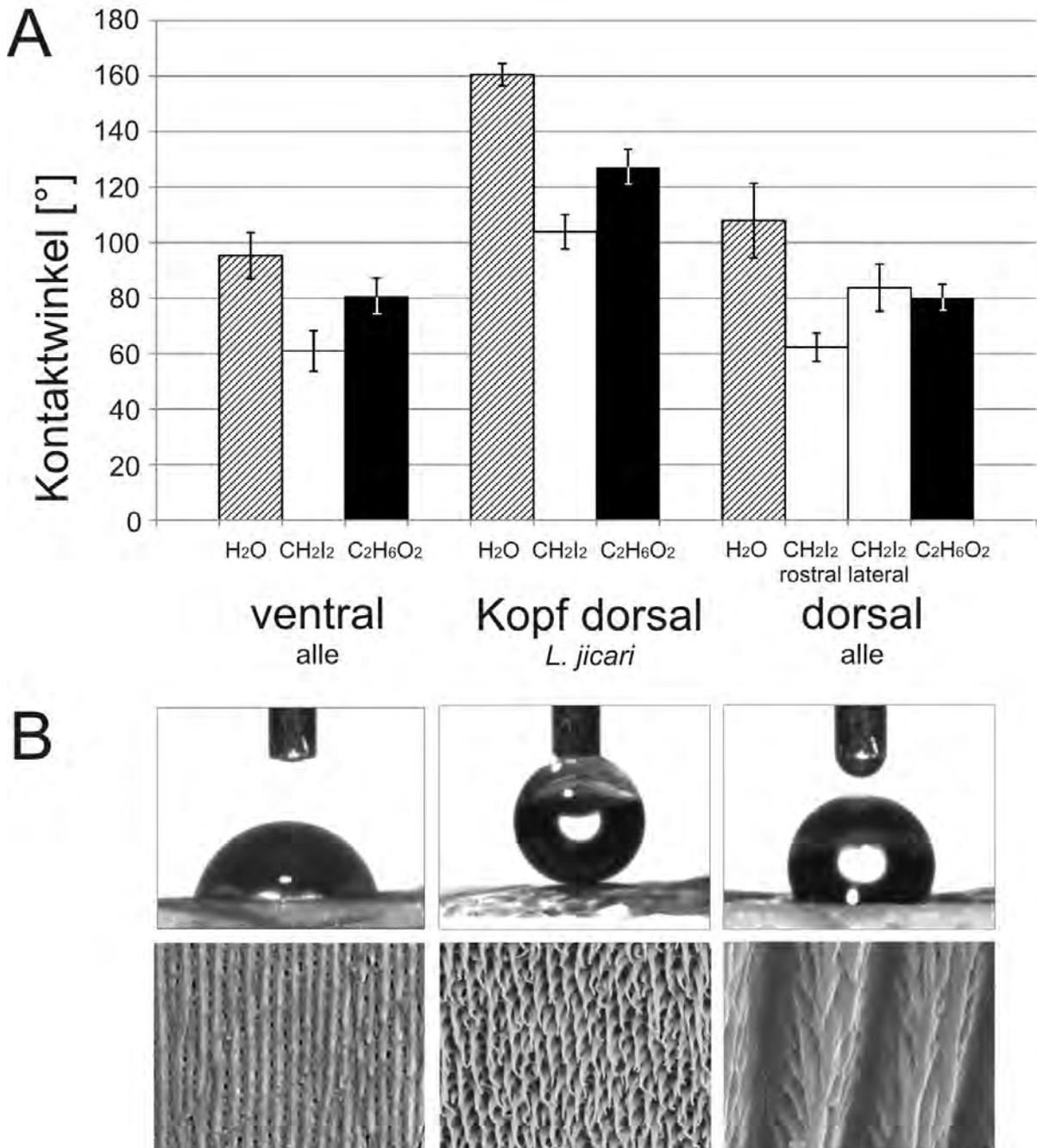


Abbildung 4.10: (A) Kontaktwinkel zwischen Tropfen aus Wasser (H₂O, graue Balken), Diiodmethan (CH₂I₂, schwarze Balken) und Ethylenglykol (C₂H₆O₂, schwarzer Balken) und ventralen und dorsalen Schuppen von *L. jicari* und *L. burtonis* und dorsalen Kopfschuppen von *L. jicari*. Der Fehlerbalken gibt im Falle von Dorsalschuppen des Kopfes jeweils die Standardabweichung von je acht Werten von jeweils zwei Individuen von *L. burtonis* an. Für die übrigen Körperregionen sind Standardabweichungen von je acht Kontaktwinkelmessungen von je zwei Individuen jeder Art als Fehlerbalken angegeben. (B) Konfiguration von Wassertropfen auf Ventralschuppen (linke Spalte), dorsalen Kopfschuppen (mittlere Spalte) und Dorsalschuppen des Körpers (rechte Spalte) von *L. jicari*.

Diskussion

Von Spines zur vielgestaltigen Mikroornamentation

Als gliedmaßenlose Gekkota besitzen Vertreter der Pygopodidae eine hoch differenzierte Mikroornamentation. Bei *Lialis jicari* (dem Neuguinea-Flossenfuß) und *L. burtonis* (Burtons Spitzkopf-Flossenfuß) wurden fünf Mikroornamentationstypen gefunden, die jeweils auf eine bestimmte Körperregion begrenzt waren: *Spines*, abgeplattete *Spines*, Mikrowölbungen mit Nanorippen, Nanorippen und *Nanopits*.

Bedenkt man die Omnipräsenz der epidermalen *Spines* bei den Gekkota, erscheint es wahrscheinlich, dass die weiteren Mikroornamentationstypen der Pygopodidae aus diesen basalen Strukturen der Gekkota entstanden sind. Tatsächlich lassen sich alle Mikroornamentationstypen bei *Lialis* auf *Spines* oder Modifikationen der Zellform zurückführen. Auf allen exponierten Flächen der Kinnregion sind die *Spines* zu abgeflachten Auswüchsen umgewandelt, die einander überlappen und deren Enden posterior orientiert sind. Die nicht überlappten Flächen der dorsalen, lateralen und ventralen Körperschuppen sind von Nanorippen bedeckt. Die Größenordnung dieser Rippen und vereinzelte freie Spitzen, welche besonders in der Nähe der Überlappungszone gefunden wurden, sind ein Beweis dafür, dass die Rippen aus *Spines* hervorgegangen sind, welche in posteriorer Richtung zur Seite geneigt miteinander verschmolzen sind. Die Dimensionen der dorsalen Wölbungen liegen in der Größenordnung von Zellen. Somit liegt nahe, dass es sich bei den Wölbungen um aufgewölbte Oberhäutchenzellen handelt. Die *Pits* auf den Augen können als Äquivalent zu den *Pits* gesehen werden, die zwischen den *Spines* und ihren radialen Stegen auch am restlichen Körper zu finden sind.

Funktionelle Mikroornamentation

Die Verteilung der verschiedenen Mikroornamentationstypen auf verschiedene Körperregionen, welche jeweils in sensorische und Lokomotionsprozesse involviert sind, weist auf die Funktionalität dieser Strukturen hin. Es ist anzunehmen, dass epidermale Flächen der Pygopodidae, die oft in Kontakt mit dem Boden kommen, ähnlich hoch entwickelte Strukturanpassungen an die Lokomotion aufweisen wie ihre tetrapoden Verwandten mit ihren Haftstrukturen. Abgeplattete, einander überlappende *Spines* mit posteriorer Orientierung auf den exponierten Stellen des Kinns,

besonders auf Schuppen über den Kieferknochen (Dentale), können als Anpassung an mechanische Belastungen angesehen werden. Im Vergleich zu einer Oberfläche von *Spines* ist bei den abgeplatteten *Spines* die reale Kontaktfläche, die sich mit Untergrund bildet, größer. Als Folge wird die auftretende Druckbelastung, die entsteht, wenn das Tier den Kopf auf dem Boden ablegt oder mit der Umgebung in Kontakt kommt, besser von der Geometrie aufgenommen. Epidermale Flächen, die während der Lokomotion in Kontakt mit dem Boden kommen, zeigen auch Anpassungen in Bezug auf ihre räumliche Anordnung. Im Gegensatz zu Flächen, welche mit *Spines* oder *Pits* bedeckt sind und somit keine Orientierung entlang der Körperachsen aufweisen (isotrope Geometrie), haben die Nanorippen der ventralen Schuppen und die posterior ausgerichteten Spitzen der abgeflachten *Spines* am Kinn eine orientierte Oberflächengeometrie. Aus dieser orientierten Geometrie sind richtungsabhängige Unterschiede bei den Reibeigenschaften zu erwarten (Anisotropie). Bei der Mikroornamentation des Kinns, also den abgeplatteten *Spines* mit posterior gerichteten Spitzen, sind bei Vorwärts-, Rückwärts- und Seitwärtsbewegungen drei verschiedene Grade von Reibung zu erwarten. Bei Rückwärtsbewegungen können sich die Spitzen in Unebenheiten des Untergrunds einhaken (*interlocking*). Bei den Rippen auf den Ventralschuppen ist eine niedrigere Reibung bei Bewegung entlang der Longitudinalachse (rostrо-kaudad) des Tiers zu erwarten als bei Bewegungen entlang der Transversalachse (dextral-sinistral).

Anisotrope Reibeigenschaften der Schlangenhaut

Anisotrope Reibeigenschaften sind für die Ventralschuppen von Schlangen (Ventralia) nachgewiesen worden. Ventralia von *Corallus hortulanus*, der Gartenboa, besitzen Rippen, die mit einem Abstand von 330 nm (Berthé u. a., 2009) denen von *Lialis* ähneln (Abb. 4.11 A, B). In ihrer Studie haben Berthé u. a. (2009) die reibungsminimierende Wirkung dieser Rippen für Vorwärtsbewegungen im Vergleich zu Seitwärtsbewegungen und den Wabenstrukturen auf Dorsalschuppen nachgewiesen (Reibungsanisotropie).

Das konvergente Auftreten von Rippen mit Abständen von 300 - 700 nm auf den Ventralia von Schlangen und gliedmaßenlosen Echsen belegt die Nützlichkeit dieser Strukturen für die gliedmaßenlose Lokomotion. Tatsächlich wurden die anisotropen Reibeigenschaften dieser Strukturen auch in kinematischen Studien zu gliedmaßenloser Lokomotion als unabdingbar für den effektiven Vortrieb angesehen (Gray u.

Lissmann, 1950; Hu u. a., 2009). Durch Reibungsanisotropie werden nämlich zwei gegensätzliche Anforderungen, hohe Reibung für einen effektiven Vortrieb und geringe Reibung für die schnelle Vorwärtsbewegung, erfüllt.

Darüber hinaus haben Rippenstrukturen auch günstige Abriebeigenschaften. Im Gegensatz zu den *Spines* der Gekkota, die im Vergleich zu ihrer Höhe relativ schmal sind (hohes Aspektverhältnis), sind flache Rippen durch ihre größere Kompaktheit resistenter gegenüber Abrieb.

Vorteile der *Spines* der Gekkota

Allen Vorteilen von Nanorippen zum Trotz, wurden in der Gattung *Lialis* auf bestimmten Oberflächen die für Gekkota typischen *Spines* erhalten. Bei beiden Arten wurden *Spines* in den Schuppenzwischenräumen, am Beginn der Schuppe wie auf den Schuppenunterseiten und den überlappten Flächen auf den Schuppenoberseiten gefunden. Darüber hinaus sind bei *L. jicari* zusätzlich die Oberseiten der dorsalen Kopfschuppen von *Spines* bedeckt. Vorteile einer mit *Spines* bedeckten Fläche können den Erhalt der Strukturen erklären. Die wasserabweisenden Eigenschaften von mit *Spines* bedeckten Geckohäuten wurden durch Hiller (2009) experimentell belegt.

Der Kontaktwinkel eines Wassertropfens auf einer Oberfläche ist ein Maß für dessen Benetzbarkeit. Die vergleichenden Messungen auf mit *Spines* bedeckten Kopfschuppen von *L. jicari* konnten zeigen, dass Wassertropfen mit dieser Oberfläche Kontaktwinkel von über 150° hatten, was als superhydrophob bezeichnet wird (Bhushan u. Jung, 2007). Damit waren diese Schuppen deutlich weniger benetzbar als dorsale und ventrale Schuppen und die Kopfschuppen von *L. burtonis*. Auch die ermittelte freie Oberflächenenergie war sehr niedrig. Unter der Annahme, dass all diese Oberflächen eine weitgehend ähnliche Chemie besitzen, müssen die unterschiedliche Benetzbarkeit und freie Oberflächenenergie von der unterschiedlichen Oberflächengeometrie der Schuppenoberflächen herrühren. Tatsächlich wurde der verstärkende Effekt von mikroskopischen Oberflächenstrukturen auf eine bereits leicht hydrophobe Oberfläche durch zahlreiche experimentelle und theoretische Studien gezeigt (Casie u. Baxter, 1944; De Gennes, 1985; Oener u. McCarthy, 2000). Alle Modelle belegen, dass säulenförmige Strukturen mit dem Abstand und der Größenordnung der *Spines* der Geckos eine geeignete Geometrie für wasserabweisende Oberflächen sind (Extrand, 2002, 2004; Patankar, 2004a; Li u. Amirfazli, 2008). Auch die ovale Form der Diiodmethantropfen auf den Dorsalschuppen wird durch die Oberflächenstrukt-

rierung bedingt. Theoretische wie auch experimentelle Studien beschreiben diesen Effekt auf gerillten Oberflächen (Chen u. a., 2005; Choi u. a., 2009). Weist eine Oberfläche zusätzlich zur Superhydrophobie noch geringe Abrollwinkel auf, ist sie zudem selbstreinigend (Marmur, 2004). Schmutzpartikel, welche aufgrund der geringen freien Oberflächenenergie und Geometrie der Oberflächen nur gering anhaften und nicht in die Unebenheiten der Flächen eindringen, können unter dieser Bedingung von abrollenden Tropfen abtransportiert werden.

In seiner Diskussion hebt (Hiller, 2009) den Selbstreinigungseffekt als Hauptvorteil der *Spines* für die Geckos hervor. Die vierbeinigen Geckos haben jedoch keine grabende Lebensweise (Rösler, 1995). Folglich ist eine Kontamination, abgesehen von den Fußflächen und durch Staub aus der Umgebungsluft, eher unwahrscheinlich. Die *Spines* könnten als Schutz gegen Pilze dienen, die auf hydrophileren Oberflächen, besonders in den geschützten Schuppenzwischenräumen, ein optimales Mikroklima vorfinden würden. Dies würde auch erklären, warum in den Schuppenzwischenräumen beider Arten von *Lialis* die *Spines* beibehalten wurden. Darüber hinaus kann eine wasserabweisende Oberfläche bei wechselwarmen Reptilien auch zur Thermoregulation beitragen. Die Entstehung von Verdunstungskälte, welche durch Feuchtigkeit auf der Haut entstehen würde, wird durch die superhydrophoben Eigenschaften der Haut unterbunden.

In den Gruben der kutanen Sensillen scheinen *Spines* wegen ihrer selbstreinigenden Eigenschaften vorhanden zu sein. Sie wurden sowohl bei beiden Arten der Gattung *Lialis* aus unserer Studie ebenso gefunden wie bei einer weiteren Flossenfußart *Pygopus lepidopodus* (Shea, 1993) und vielen anderen vierbeinigen Geckoarten (Bauer, 1998). Die Verteilung und Gestalt der Sensillen und ihrer Vertiefungen stimmt mit Daten von anderen Flossenfußarten überein (Underwood, 1957).

Schwer zu erklären sind die artspezifischen Unterschiede in der Mikroornamentation der Köpfe der beiden Arten der Gattung *Lialis*. Dorsale Kopfschuppen von *L. burtonis* sind mit den gleichen Aufwölbungen und Rippen bedeckt wie dorsale Schuppen des Körpers. Bei *L. jicari* wurden in dieser Region die *Spines* beibehalten. Diese Entdeckung erscheint umso verwunderlicher, als, von diesem Merkmal abgesehen, zwischen beiden Arten nur geringe Unterschiede in der optischen Erscheinung bestehen. Die beiden Arten sind sich so ähnlich, dass zur Unterscheidung alleine Anzahl der Kopfschuppen, kleine Variationen der Ventralschuppen, und einige mikroskopische Merkmale herangezogen werden können (Kluge, 1974). Auch Habitat und Lebensweise der beiden Arten sind ähnlich. Beide Arten kommen sympatrisch

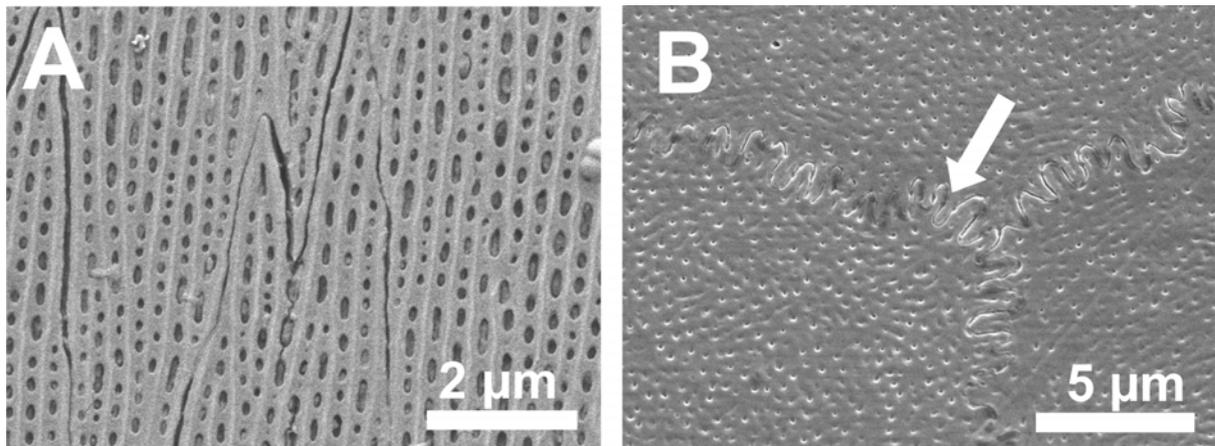


Abbildung 4.11: REM-Aufnahmen von Schlangenschuppen. (A) Ventrale Mikroornamentation von *Corallus hortulanus* (aus Berthé u. a. (2009)). (B) Mikroornamentation der Augenschuppen von *Crotalus atrox*. Die Grenze der Oberhäutchenzellen ist mit einem Pfeil markiert.

vor, wobei *L. burtonis* das größere Verbreitungsgebiet hat. Diese Art kommt mit Ausnahme der sehr humiden Regenwälder fast in ganz Australien und Teilen von Papua-Neuguinea vor, während *L. jicari* nur in Neuguinea beheimatet ist (Kluge, 1974). Beide Arten sind bodenlebend und lauern sitzend auf Beute, wobei sie ihren Kopf und den vorderen Teil ihres Körpers im 30° Winkel aus dem Boden strecken. Beutetiere werden schlängelnd durch die Gras- und Laubschicht verfolgt (Kluge, 1974). Obwohl dieses Verhalten bei beiden Arten auftritt und deshalb nicht die interspezifischen Unterschiede der Mikroornamentation erklären kann, könnte es dennoch die *Spines* am Kopf von *L. jicari* erklären, da dieses Verhalten die unterschiedliche Anwendung der dorsalen Epidermis des anterioren und übrigen Teils des Körpers demonstriert. Neben dem ventralen wird auch der dorsale posteriore Teil des Körpers während der Lokomotion mechanisch beansprucht, da er bei der Fortbewegung in Kontakt mit Pflanzenmaterial und dem Boden kommt. Die dorsalen Bereiche des anterioren Teils des Körpers haben dagegen wenig Kontakt mit anderen Oberflächen, da der Kopf meist aufrecht getragen wird. Konsequenterweise sind abriebresistente, kompakte gerillte Oberflächenstrukturen, hier nicht notwendig.

Mikroornamentation auf den Augenschuppen

Strukturbasierte, antiadhäsive selbstreinigende Oberflächen auf den Augen, die Kontamination verhindern, sind von Insekten bekannt (Peisker u. Gorb, 2011) und würden auch für Geckos Vorteile bieten.

Das Fehlen von wasserabweisenden, selbstreinigenden *Spines* auf den Augenschuppen (Brille) der Gattung *Lialis* ist erstaunlich, da sämtliche Gekkotaxa (auch die Pygopodidae) mit Ausnahme der Eublephariden, keine Augenlieder oder Tränenflüssigkeit besitzen, mit denen sie ihre Augenschuppen reinigen können. Es kann vermutet werden, dass auf den selbstreinigenden Effekt von *Spines* zugunsten von optischen Eigenschaften, die durch eine glattere Oberfläche entstehen, verzichtet wird. Eine glatte Oberfläche besitzt vermutlich günstigere Reflektions-, Beugungs- und Brechungseigenschaften für das visuelle System der Reptilien als eine von *Spines* bedeckte Oberfläche. Diese Theorie wird auch durch Untersuchungen der Mikroornamentation von Schlangenaugen gestützt. Die Oberflächenstrukturen der Augenschuppen von Schlangen sind denen der Geckos sehr ähnlich (Abb. 4.11 B). Zudem verfügen Geckos über weitere Fähigkeiten, die sie von selbstreinigenden Strukturen unabhängig machen. So werden die Augenschuppen in regelmäßigen Intervallen gehäutet und in der Zwischenzeit reinigen sie ihre Augen mit ihrer langen, beweglichen Zunge (Pianka u. Vitt, 2003).

4.2.2 Makrostrukturen zur Unterstützung der Lokomotion von *Pseudopus apodus* (Anguidae, Reptilia)

Zusammenfassung

Pseudopus apodus, der Scheltopusik, ist eine Schleiche (Anguidae, Reptilia) mit stark reduzierten Gliedmaßen. Mit seinem schlangenförmigen Körper bewegt sich *P. apodus* wie eine Schlange hauptsächlich durch undulierende Bewegungen fort. Daneben wird eine weitere Lokomotionsform praktiziert, das Gleitschieben (engl. *slidepushing*). Während des Gleitschiebens gleitet der Körper in undulierenden Bewegungen über den Boden, wobei besonders der hintere Teil des Körpers an den Untergrund angedrückt wird. In dieser Studie wurde die Makro- und Mikromorphologie der Schuppen von *P. apodus* mit einem Rasterelektronenmikroskop untersucht (REM) und die Reibeigenschaften gemessen. Während in der Makrostrukturierung ein rostro-kaudaler Gradient in Form von posterior stärker ausgeprägten Längsleisten bestand, war die Mikrostrukturierung auf den Schuppen nur schwach ausgeprägt. Die Reibungsmessungen zeigten, dass die Längsrippen am Schwanz auf rauen Substraten eine höhere Reibung in lateraler als in Vorwärtsrichtung erzeugen. Diese Reibungsanisotropie ist sowohl vorteilhaft für die undulierende Lokomotion als auch für das schwanzbasierte Gleitschieben, bei dem durch eine hohe laterale Reibung des Schwanzes effektiver Vorschub generieren werden kann.

Einleitung

In vielen Familien der Schuppenkriechtiere (Squamata, Reptilia) besteht ein Trend zur Gliedmaßenreduzierung und Elongation des Körpers bis hin zu einem gliedmaßenlosen² schlangenförmigen Körper (Gans, 1975; Brandley u. a., 2008). Anatomische Studien und Fossilbelege zeichnen mittlerweile ein umfassendes Bild der skeletalen Adaptationen, die beinlose Reptilien auszeichnen (Cohn u. Tickle, 1999; Tchernov u. a., 2000; Wiens u. Slingluff, 2001; Wiens u. a., 2006; Brandley u. a., 2008; Shine u. Wall, 2008). Jedoch erfordert Lokomotion ohne Einsatz von Gliedmaßen auch Anpassungen der Haut.

Morphologische und funktionelle Studien an den Ventralschuppen von Schlangen

²In Anlehnung an die in der englischen Literatur verwendete Bezeichnung „*limblessness*“ werden Reptilienarten mit rückgebildeten Extremitäten und schlangenförmigem Körper trotz vorhandener Rudimente zur Unterscheidung von tetrapoden Arten als „gliedmaßenlos“ bezeichnet.

vermitteln einen Eindruck, welche epidermalen Eigenschaften für die gliedmaßenlose Lokomotion von Vorteil sind. Ventralschuppen (Ventralia) von Schlangen sind vergrößert und überlappen einander so, dass sich ihre posterior orientierten freien Ränder in Unebenheiten verhaken können (Gans, 1975). Auf diese Weise wird in der Rückwärtsbewegung eine höhere Reibung erzeugt als in der Vorwärtsbewegung (Gans, 1975). Auch die Kiele und Falten auf den Schuppen vieler Reptilienarten werden als Strukturen zur Optimierung der Reibeigenschaften und des Abriebverhaltens interpretiert (Gans, 1975). Darüber hinaus besitzen die Ventralschuppen von Schlangen Oberflächenstrukturen im Mikrometerbereich, die von den Zellen der obersten Hautschicht gebildet werden (Renous u. a., 1985), die sogenannte Mikroornamentation (Picado, 1931). Einige Arten besitzen mikroskopische, aus Zellrändern gebildete, nach hinten gerichtete Zähne (Hazel u. a., 1999) oder Rippen, die mit 300 nm Abstand parallel zueinander antero-posterior verlaufen (Berthé u. a., 2009). Beide Profile erzeugen in Abhängigkeit von der Richtung unterschiedliche Reibeigenschaften (Reibungsanisotropie). So ist die Reibung in lateraler Richtung größer als in Vorwärtsrichtung, was für einen effektiven Vortrieb bei der Lokomotion ohne Glieder als notwendig angesehen wird (Gray u. Lissmann, 1950; Gans, 1984; Hazel u. a., 1999; Berthé u. a., 2009; Hu u. a., 2009).

Bei den Schleichen (Anguidae) existieren verschiedenen Stadien von Gliedmaßenreduktion und Körperelongation (Wiens u. Slingluff, 2001; Brandley u. a., 2008). Von den Schlangen unterscheiden sich die Schleichen unter anderem durch folgende Merkmale. Die Schuppen der Anguiden sind von Osterodermen (Knochenplatten) unterlegt, welche den Körper versteifen (Schmidt, 1914; Vickaryous u. Sire, 2009; Buf-frénil u. a., 2010). Die Relation zwischen der Länge des Schwanzes und des Körpers ist ausgewogener als bei den Schlangen, deren Körper deutlich länger als ihr Schwanz ist (Gans u. Gasc, 1990; Gasc u. Gans, 1990; Shine u. Wall, 2008). Die Ventralia der Schleichen unterscheiden sich von denen der Schlangen durch ihre Form und Größe. Im Gegensatz zu den Schlangen, deren Ventralia so breit sind, dass sie von einer Körperseite zur anderen reichen, ist die Ventralseite der Schleichen von zahlreichen kleinen überlappenden Ventralia bedeckt (Schmidt, 1914). Auch in der Art der Lokomotion bestehen Unterschiede. Während die undulierende Lokomotion und Ziehharmonika-Lokomotion von Schlangen und Anguiden gleichermaßen eingesetzt werden, wird Gleitschieben (engl. *slide-pushing*) eher von Anguiden praktiziert (Mosauer, 1932; Gray, 1953; Gans, 1984; Jayne, 1988; Gans u. Gasc, 1990; Gasc u. Gans, 1990; Jayne u. Davis, 1991; Hu u. a., 2009). Bei dieser Lokomotionsform gleitet der

Körper mit undulierenden Bewegungen über den Untergrund, wobei besonders der hintere Teil des Körpers an das Substrat angedrückt wird (Gans, 1984; Gans u. Gasc, 1990; Gasc u. Gans, 1990).

Bedeckt man, dass zwischen der Lokomotionsart und der Gestalt von Mikroornamentation bei den Squamata ein enger Zusammenhang besteht (Renous u. a., 1985), erscheinen Untersuchungen an Schleichen mit reduzierten Gliedmaßen besonders interessant, da bei ihnen aufgrund des anderen Lokomotionsspektrum andere epidermale Anpassungen zu erwarten sind als bei den Schlangen. Dennoch wurde die Mikroornamentation von Anguiden mit reduzierten Gliedmaßen noch nie zuvor untersucht. Und auch die Reib- und Materialeigenschaften der Haut der Anguiden sind weitgehend unbekannt.

In dieser Studie wurden die epidermalen Strukturen des größten Vertreters der Anguiden mit schlangenförmigen Körper, dem Scheltopusik, *Pseudopus apodus*, auf mikroskopische und makroskopische Anpassungen an die gliedmaßenlose Lokomotion untersucht. Darüber hinaus wurden die Reibeigenschaften der Haut durch Haftreibungsmessungen auf Substraten verschiedener Rauheit in verschiedenen Orientierungen bestimmt.

Material und Methoden

Morphologie und Reibeigenschaften der Haut wurden an zwei ausgewachsenen Individuen von *Pseudopus apodus* untersucht. Die Tiere wurden von einem kommerziellen Reptilienzüchter erworben.

Rasterelektronenmikroskopie (REM)

Für die Rasterelektronenmikroskopie wurden 1 cm^2 große Stücke aus den ventralen Bereichen frisch gehäuteter Exuvien beider Individuen herausgeschnitten. Die Proben wurden auf Probenhaltern montiert und in einem Sputtercoater (SCD040, Balzers Union, Liechtenstein) mit einer 30 nm dicken Goldschicht beschichtet. Die Schuppen wurden mit einem Cambridge Stereoscan S200 Mikroskop (Cambridge Instruments, Cambridge, UK) bei 5-25 kV untersucht.

Replikation der Reptilienhaut und der Substrate

Die Reibungsmessungen wurden mit Epoxidharz-Repliken der Haut auf Epoxidsubstraten verschiedener Rauheit durchgeführt. Als Substrate wurden Polierpapiere (FibrMet® Discs, Buehler, Lake Bluff, USA) mit verschiedener Korngröße (0,3, 1, 3, und 12 μm) und Schleifpapiere (Nass/Trocken, Wolcraft GmbH, Kempenich, Deutschland) der Körnungen p 240, p 400 und p 1000 mit einem Polymer abgeformt (PRESIDENT Plus Jet™ light body 1, coltène whaledent®, Altstätten, Schweiz). Die entstandenen Negativformen wurden anschließend mit einem Harz gefüllt (AGAR Low Viscosity Kit, Agar Scientific, Essex, Großbritannien). Nach einer Trocken- und Lagerdauer von drei Tagen wurden die 10 x 10 cm großen Replikaplatten der Papiere aus den Negativformen herausgelöst. REM-Aufnahmen und die Kennwerte der Oberflächen der Papiere und ihrer Repliken finden sich im Anhang in den Abbildungen 10.1 und 10.2 und den Tabellen 10.1 und 10.2. Die Durchführung und verwendete Messgeräte zur Ermittlung der Oberflächen-Kennwerte sind in Kapitel 3.2.2 beschrieben. Die Replikation der Reptilienhaut wurde in gleicher Weise ausgeführt. Dafür wurden die Tiere dem Terrarium entnommen und in den Händen gehalten. Nachdem sich die Tiere beruhigt hatten, wurden Negativformen der dorsalen und ventralen Haut am proximalen Bereich des Schwanzes und der ventralen Haut des Körpers abgeformt. Um zu verhindern, dass die Kanten der Repliken die Messung der Reibeigenschaften beeinflussten, wurden die Negativformen der Haut an Stellen erstellt, an denen der Körper der Tiere gekrümmt war. Im Anschluss wurden die dorsalen und ventralen Partien des Schwanzes und die ventrale Haut des Körpers in gleicher Weise repliziert. Der Durchmesser der Repliken betrug 4 cm.

Messung der Haftreibungskoeffizienten

Um Haftreibungskoeffizienten zu bestimmen, wurden die Repliken der Haut von *P. apodus* auf die Replikaplatten der Polier- und Sandpapiere gelegt, welche auf einer horizontalen, aber neigbaren Platte angebracht waren (Abb. 4.12 A). Der Versuchsaufbau wurde dann durch einen Elektromotor geneigt, bis die Repliken der Haut zu Rutschen begannen. Der Winkel, bei dem die Repliken der Haut abrutschten, entsprach dem maximalen Haftwinkel (α). Es wurden drei verschiedene Ausrichtungen der Schuppen zum Neigungswinkel getestet (rostrale, laterale und kaudale Orientierung, Abb. 4.12 A) Der maximale Haftwinkel wurde für jede der drei Ausrichtungen be-

stimmt. Durch den maximalen Haftwinkel (α) kann der Haftreibungskoeffizient (μ_s) mit folgender Gleichung berechnet werden:

$$\tan \alpha = \mu_s.$$

Die Herleitung dieser Gleichung erfolgt über die geometrische Betrachtung der Kräfte. Hierbei werden die winkelabhängigen Änderungen der beiden Kraftkomponenten der Normalkraft (welche aus der Masse der Replika und der Erdbeschleunigung resultiert) betrachtet. In Abhängigkeit vom Neigungswinkel ändert sich das Verhältnis der senkrecht und parallel zur Oberfläche wirkenden Kräfte (Andruckkraft und der Haftreibung entgegenwirkende Kraft). Eine ausführliche Herleitung der Gleichung nach Stöcker (2007) ist in Kapitel 3.3.1 dargestellt.

Die Messungen der verschiedenen Kombinationen aus den drei Orientierungen der Hautrepliken und den sieben verschiedenen Substraten wurden jeweils achtmal wiederholt. Für die Messungen wurde die Reihenfolge der Kombinationen aus Orientierung und Substrat nach einer computergenerierten Zufallsliste variiert.

Ergebnisse

Oberflächentopographie der Schuppen

Auf makroskopischer Ebene zeigten die Schuppen von *Pseudopus apodus* Gradienten von rostral zu kaudal und dorsal zu ventral in der Form ihrer Kiele und Umrisse (Abb. 4.12 B, 4.13 A, D). Dorsale und ventrale Schuppen des anterioren Bereichs des Körpers besaßen keine oder nur schwach entwickelte Kiele und waren breiter als lang (Abb. 4.13 E). In Richtung des kaudalen Bereichs des Körpers waren die Schuppen zunehmend schmaler und zeigten stärker ausgeprägte Kiele (Abb. 4.13 B). Dies traf auf das dorsale und ventrale Schuppenkleid zu, so dass Querschnitte des Körpers eine fast ebene Oberfläche hatten (Abb. 4.12 B), während Querschnitte der Schwanzspitze ein durchgängiges Profil von Kielen aufwiesen (Abb. 4.12 B). Im proximalen Bereich des Schwanzes waren die Kiele bei ventralen Schuppen stärker ausgeprägt als bei dorsalen Schuppen, besonders im Übergangsbereich von der lateralen zur ventralen Region (Abb. 4.12 B). Am gesamten Körper überlappten sich die Schuppen und waren in Reihen entlang der Longitudinalachse des Körpers angeordnet. In der posterioren Region des Körpers (dem Schwanz) formten die Kiele von aufeinanderfolgenden, überlappenden Schuppen erhabene Leisten (Längsrippen) (Abb. 4.13 A).

Auf mikroskopischer Ebene zeigten die Ventralschuppen von *P. apodus* keine ausgeprägte Strukturierung ihrer Oberflächen (Abb. 4.13 C, F). Die ebenen Flächen zu beiden Seiten der Kiele waren von breiten, dachziegelartig angeordneten Zellen bedeckt, deren Ränder kein regelmäßiges Profil zeigten, jedoch leicht gezähnt waren.

Haftreibungskoeffizienten der Schuppen

Die Messungen zeigten, dass die anteriore und posteriore Region der Bauchseite von *P. apodus* unterschiedliche Reibeigenschaften besitzen (Abb. 4.14 A). Die Haftreibungskoeffizienten von Epoxidharz-Repliken der ventralen Seite des Schwanzes waren auf allen Epoxidharz-Profilen höher als die von ventraler Haut des Körpers (Abb. 4.14 A). Außer auf Epoxidharz-Platten mit einer quadratischen Rauheit (R_q) von $0,38 \mu\text{m}$ und $1,91 \mu\text{m}$ war dieses Ergebnis für Messungen in lateraler Richtung signifikant (Kruskal-Wallis One-way ANOVA on Ranks, $P \leq 0,001$; Dunn's method, $P < 0,05$) (Abb. 4.14 A).

Auf den zwei rausten Epoxidharz-Oberflächen ($R_q = 3,54$ and $7,68 \mu\text{m}$) und $R_q = 0,38 \mu\text{m}$ zeigten Repliken der ventralen Region des Schwanzes zudem anisotrope Reibeigenschaften mit höheren Haftreibungskoeffizienten in lateraler als in rostraler und kaudaler Richtung (One-way ANOVA $P = 0,025$; Dunnett's method, $P < 0,05$) (Fig. 4.14 A).

Bei geringerer Rauheit ($R_q = 0,02$ und $R_q = 1,91 \mu\text{m}$) zeigte die Replik der ventralen Region des Schwanzes keine richtungsabhängigen Unterschiede in ihren Reibeigenschaften (Kruskal-Wallis One-way ANOVA on Ranks für $R_q = 1,91 \mu\text{m}$ ($P = 0,306$) und $R_q = 0,02 \mu\text{m}$ ($P = 0,304$); One-way ANOVA für $R_q = 1,18 \mu\text{m}$ ($P = 0,614$)). Die einzigen Ausnahmen hierzu stellten die Messungen auf der Oberflächenrauheit von $R_q = 0,09 \mu\text{m}$ dar. Bei diesem Rauheitsgrad unterschieden sich die Haftreibungskoeffizienten von ventralen Schwanzschuppen in lateraler Richtung signifikant von denen in rostraler Richtung, während die Haftreibung in kaudaler Richtung ebenfalls hoch war (One-way ANOVA, $P = 0,042$; Dunnett's Method $P < 0,050$).

Im Gegensatz zur ventralen Schwanzregion zeigte die Replik der dorsalen Schwanzregion auf rauen Profilen ($R_q = 3,54$ und $7,68 \mu\text{m}$) keine richtungsabhängigen Unterschiede in ihren Reibeigenschaften (One-way ANOVA, $P \geq 0,196$) (Fig. 4.14 B).

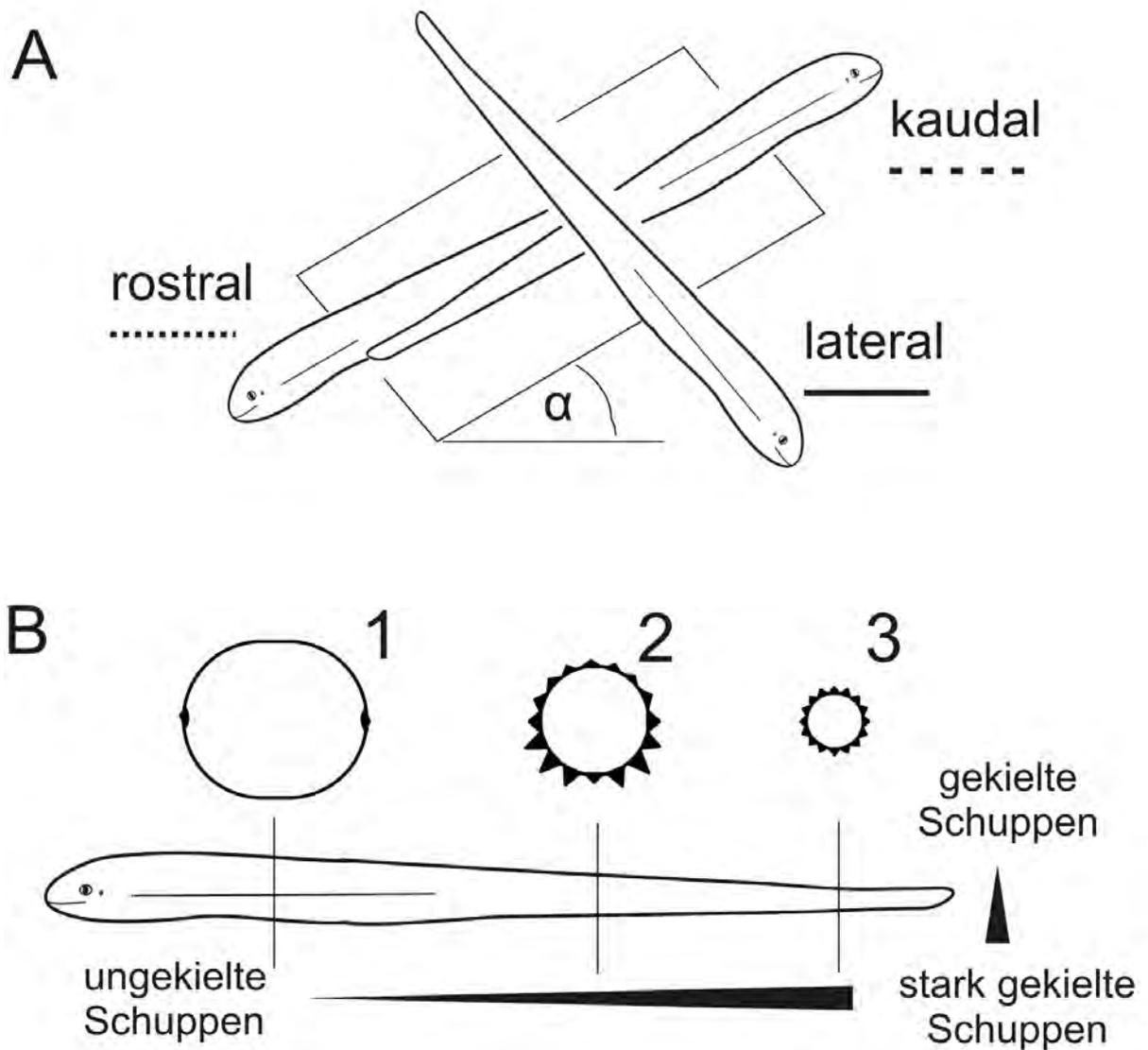


Abbildung 4.12: (A) Messaufbau zur Bestimmung der Haftreibungskoeffizienten von *Pseudopus apodus*. Die Orientierungen der Hautrepliken zum Neigungswinkel (α) während der Messungen sind graphisch dargestellt. (B) Verteilung der Kielstrukturen (Längsrippen) in Querschnitten des Körpers (1) und des proximalen (2) und distalen (3) Teils des Schwanzes von *P. apodus*.

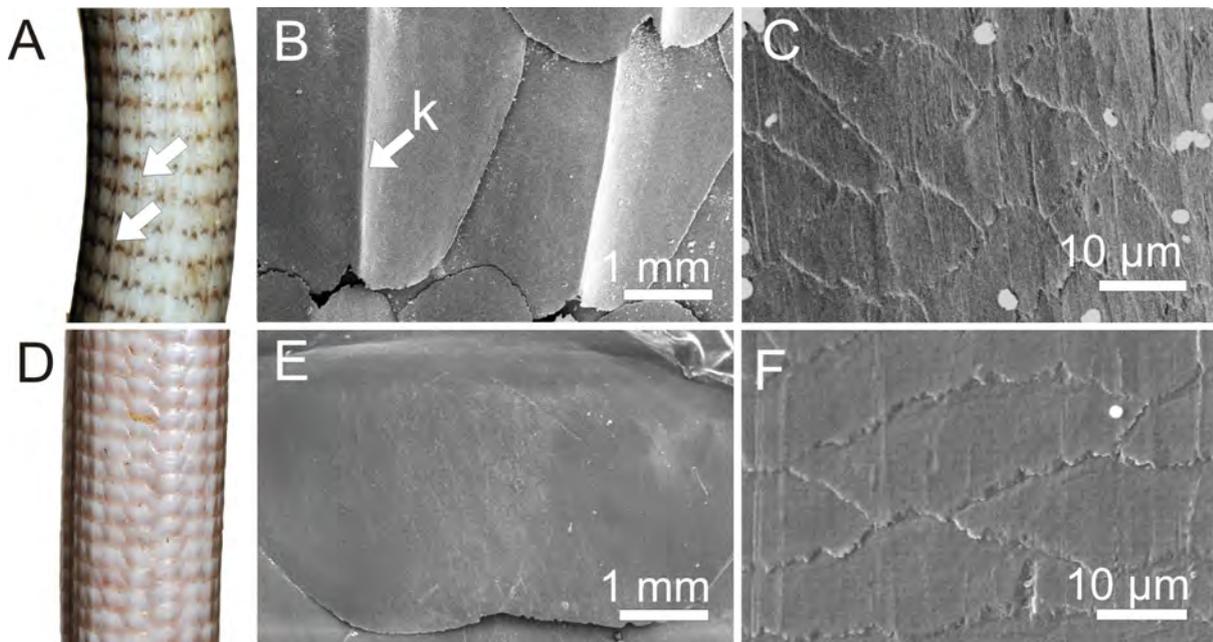


Abbildung 4.13: Vergleich der Ventralschuppen von *P. apodus*. **(A)** Ventrale Beschuppung des Schwanzes. Die Leisten aus Schuppenkielen (Längsrippen) sind mit Pfeilen markiert. **(B)** REM-Aufnahme von Ventralschuppen des Schwanzes. In der Mitte der Schuppen befindet sich jeweils ein Kiel (k) **(C)** REM-Aufnahme der Mikroornamentation einer Ventralschuppe des Schwanzes. Die Zellgrenzen sind die einzigen markanten Strukturen. Die Schuppe zeigt Spuren von Abrieb. **(D)** Ventrale Beschuppung des Körpers. Die Schuppen sind ungekielt. **(E)** REM-Aufnahme einer ungekielten Ventralschuppe des Körpers. **(F)** REM-Aufnahme der Mikroornamentation auf der Oberfläche einer Ventralschuppe des Körpers. Die Mikroornamentation ähnelt der der ventralen Schwanzschuppen.

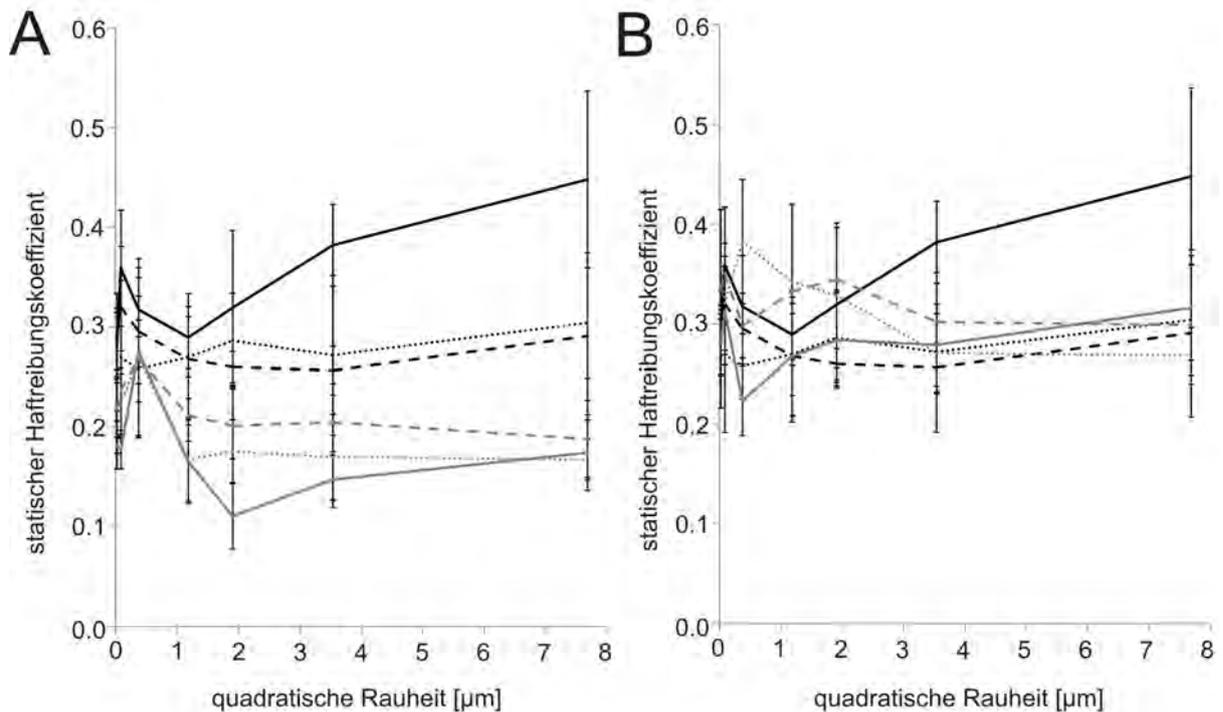


Abbildung 4.14: Haftreibungskoeffizienten von Epoxidharz-Repliken des Körpers von *Pseudopus apodus* auf Epoxidharzoberflächen mit verschiedener Rauheit (angegeben als quadratische Rauheit). **(A)** Haftreibungskoeffizienten der Ventralschuppen des Schwanzes (schwarze Linien) und des Körpers (graue Linien). Für beide Schuppentypen sind die Haftreibungskoeffizienten und die laterale Orientierung zum Neigungswinkel (α) mit durchgezogenen Linien angegeben. Die Haftreibungskoeffizienten in lateraler und rostraler Orientierung sind durch gestrichelte und gepunktete Linien dargestellt. **(B)** Haftreibungskoeffizienten der ventralen (schwarze Linien) und dorsalen (graue Linien) Schuppen am proximalen Teil des Schwanzes. Für beide Schuppentypen sind die Haftreibungskoeffizienten und die laterale Orientierung zum Neigungswinkel mit durchgezogenen Linien angegeben. Die Haftreibungskoeffizienten in lateraler und rostraler Orientierung sind durch gestrichelte und gepunktete Linien dargestellt.

Diskussion

Optimierte Reibeigenschaften der Epidermis sind unerlässlich für einen effektiven Vortrieb in der Lokomotion ohne Gliedmaßen. Nur durch die Gleit- und Haftreibung ist das Abstoßen vom Untergrund zur Erzeugung von Vortrieb möglich. Aus diesem Grund wurden in kinematischen Studien zur gliedmaßenlosen Lokomotion anstelle der epidermalen Reibung Kontaktpunkte postuliert (z.B. Oberflächenunebenheiten oder Objekte wie Pflanzen und Felsen), an denen die Abstoßung erfolgt (Gasc u. a., 1989; Gray, 1946; Gans, 1984; Mosauer, 1932; Moon u. Gans, 1998). In Studien zur Lokomotion von Schlangen auf verschiedenen Untergründen konnte gezeigt werden, dass gliedmaßenlose Reptilien tatsächlich aktiv nach Kontaktpunkten in ihrer Umgebung suchen und sich an ihnen abstoßen (Gans u. Gasc, 1990). In ihrem natürlichen Lebensraum müssen Tiere jedoch auch offene Areale durchqueren, in denen ihnen keine Kontaktpunkte zur Verfügung stehen. Deshalb wurden für die undulierende Lokomotion, die am meisten genutzte Bewegungsform von gliedmaßenlosen Reptilien richtungsabhängige Reibeigenschaften (Reibungsanisotropie) für die ventrale Epidermis der Tiere angenommen (Gray u. Lissmann, 1950). Mit dieser Beschaffenheit kann die Haut die gegensätzlichen Eigenschaften von geringer Reibung für schnelle Lokomotion und hoher Reibung für einen effektiven Vortrieb miteinander vereinen.

Gradienten in der Form der Mikroornamentation (z.B. zwischen der dorsalen und ventralen Körperregion) wurden bei vielen Schuppenkriechtieren entdeckt (Renous u. a., 1985; Renous u. Gasc, 1989; Hazel u. a., 1999; Berthé u. a., 2009). Auf den ventralen Schuppenoberflächen von Schlangen und Flossenfüßern (Pygopodiden) wurden mikroskopische rostro-kaudal orientierte Rippen und/oder nach hinten gerichtete Zähnchen entdeckt, die anisotrope Reibeigenschaften aufweisen (Hazel u. a., 1999; Gans, 1984; Berthé u. a., 2009; Hu u. a., 2009) (Kapitel 4.2.1). Diese Studie hat gezeigt, dass die Mikroornamentation auf den Schuppen von *P. apodus* in allen Regionen des Körpers und des Schwanzes nur schwach ausgeprägt ist. Alle Schuppen zeigten ein ähnliches Muster aus überlappenden Zellen ohne auffällige Strukturierung der Zelloberflächen oder Zellränder. Damit scheint *P. apodus* die nötige Optimierung der Schuppenoberflächen auf mikroskopischer Ebene zu fehlen. *P. apodus* scheint keinen Trend zur Funktionalisierung der äußersten epidermalen Schicht für die Lokomotion zu besitzen.

Anstelle einer anisotropen Mikrostrukturierung besitzen die Schuppen von *P. apodus* jedoch eine anisotrope Makrostruktur. Zur ventralen Seite des Schwanzes hin

werden die nahezu flachen Schuppen von *P. apodus* zunehmend gekielt und die Kiele von aufeinander folgenden, überlappenden Schuppen formen Rippen von zunehmender Ausprägung. Diese Entdeckung stimmt mit frühen morphologischen Beschreibungen von Schmidt (1914) überein.

Epoxidrepliken der gekielten Ventralschuppen des Schwanzes zeigten auf rauen Oberflächen anisotrope Reibeigenschaften mit signifikant höherer Reibung in lateraler als in andere Richtungen. Repliken der dorsalen Schwanzschuppen und der Ventralschuppen des Körpers, welche keine oder nur schwach ausgeprägte Kiele besaßen, wiesen deutlich geringere richtungsabhängige Unterschiede in ihren Reibeigenschaften auf. Überträgt man diese Ergebnisse auf etablierte Modelle der Lokomotionsarten, die Vertreter von *P. apodus* am häufigsten nutzen, kann man folgende Schlüsse ziehen:

1) Auf glatten Oberflächen benötigen die Tiere für einen effektiven Vortrieb Kontaktpunkte, da ihre Haut auf diesen Profilen nur eine geringe Reibungsanisotropie zeigt. Hierdurch unterscheidet sich *P. apodus* deutlich von den Schlangen, deren Ventralschuppen über einen großen Bereich von Oberflächenrauheiten eine Reibungsanisotropie mit höherer Reibung in lateraler Errichtung aufweisen (Berthé u. a., 2009).

2) Auf rauen Oberflächen ohne Kontaktpunkte schient der Vortrieb hauptsächlich in der posterioren Körperregion generiert zu werden, da hier über die höhere Reibung in lateraler Richtung ein effektiver Kraftübertrag auf das Substrat stattfindet.

Die Reibeigenschaften der ventralen Epidermis von *P. apodus* sind weiterhin günstig für die undulierende Lokomotion. Sie sind jedoch besonders vorteilhaft für die gleitschiebende Lokomotion, da hier besonders durch Bewegung der posterioren Region des Körpers Gleitreibung erzeugt wird, welche für den Vortrieb genutzt wird (Gans, 1984). Während diese Lokomotionsform von Schlangen nur in Ausnahmesituation praktiziert wird, ist das Gleitschieben *P. apodus* eine attraktive Alternative zur undulierenden Lokomotion (Gans u. Gasc, 1990).

Ausblick

In dieser Studie konnte der Einfluss der makroskopischen Strukturen auf den Schuppen von *P. apodus* auf die epidermalen Reibeigenschaften nachgewiesen werden. Die Bedeutung dieser Ergebnisse für die Lokomotion wurde diskutiert. Studien an weiteren Anguinen könnten zum besseren Verständnis des Zusammenspiels von epidermaler Struktur, epidermaler Reibeigenschaft und der Lokomotion beitragen.

4.3 Camouflage der Viperidae durch multifunktionale Mikroornamentation

4.3.1 Strukturunterstütztes Samtschwarz der Westafrikanischen Gabunviper (*Bitis rhinoceros*)

Zusammenfassung

Die westafrikanische Gabunviper (*Bitis rhinoceros*) ist durch ihre Färbung außerordentlich gut getarnt. Ihr Rücken ist von einem geometrischen Muster aus schwarzen und hellen Bereichen bedeckt. Die schwarzen Flecken täuschen mit ihrer samtartigen Textur räumliche Tiefe vor. Der Kontrast zu dem hellen restlichen Rücken ermöglicht dem Lauerjäger auf dem kontrastreichen Spiel aus Licht und Schatten des afrikanischen Waldboden eine effektive Tarnung. Diese Studie gibt Einblick in die Mikromorphologie und die optischen Prinzipien, die zu der samt schwarzen Erscheinung der Haut führen. In rasterelektronenmikroskopischen Aufnahmen konnte gezeigt werden, dass die schwarz gefärbten Hautflächen der Schlange einzigartige Oberflächenstrukturen besitzen, die ausschließlich auf diesen Regionen lokalisiert sind. Die Strukturen sind hierarchisch aufgebaut und bestehen aus blattartigen Formen von 30 µm Höhe, welche von Nanolamellen bedeckt sind. Unter Beleuchtung im nahen UV bis nahen IR Spektrum zeigten mit diesen Strukturen bedeckte samt schwarze Hautflächen eine fünfmal schwächere Reflektivität und stärkere Absorptionseigenschaften als die hellen Hautregionen. Die antireflektiven Oberflächenstrukturen erzeugen im Zusammenspiel mit eingelagerten absorbierenden dunklen Pigmenten eine Oberfläche, die im Vergleich zu einem diffusen Polytetrafluorethylen-Reflexionsstandard in alle Richtungen weniger als 3 % des einfallenden Lichts reflektiert. Eine Strukturfarbe, die unabhängig vom Betrachtungswinkel aus jeder Richtung tiefschwarz erscheint, ist unter Schlangen einzigartig und wird mit dieser Studie zum ersten Mal beschrieben.

Einleitung

Farbe spielt im Tierreich eine bedeutende Rolle. Eine intensive Färbung ist entscheidend für die Partnerwahl (Hill, 1990, 2006; Milinski u. Bakker, 1990; Watkins, 1997; Parker u. Mckenzie, 1998) und Kommunikation (Stuart-Fox u. Moussalli, 2008). Auffällige Signalfarben (Aposematismus) signalisieren Prädatoren Ungenießbarkeit, war-

nen vor Giftigkeit und werden als Mimikry imitiert (Endler, 1981). Darüber hinaus kann über die Färbung der Haut die Körpertemperatur reguliert werden (Cole, 1943; Pearson, 1977; Sherbrooke u. Frost, 1989; Walton u. Bennett, 1993). Infolge dessen sind Pigmentfarben in der Tierwelt weitverbreitet. Neben dem omnipräsenten dunklen Pigment Melanin, sind bei Vertebraten wie den Vögeln und Reptilien auch gelbe und rote Pigmente zu finden (Blair u. Graham, 1954; Fox, 1976; Bechtel, 1978; McGraw, 2008a,b).

Die begrenzte Farbpalette von Pigmentfarben kann jedoch zusätzlich durch optische Effekte erweitert werden, die auf der Oberflächen- und Materialstruktur basieren (Strukturfarben) (Parker, 2000). So erzeugt in der Haut und den Federn der Vögel eine schwammförmige Keratinmatrix durch kohärente Streuung ein weites Farbspektrum (Prum u. a., 1998; Prum u. Torres, 2003; D'Alba u. a., 2011). Bei den wechselwarmen Vertebraten erzeugen Kristalle in Iridophoren durch ihre Absorptions-, Reflexions-, Brechungs- und Streuungseigenschaften weißliche, bläuliche und grünliche Farbtöne (Fox, 1976; Bechtel, 1978; Bagnara u. a., 2007). Irideszenz, die Eigenschaft in Abhängigkeit vom Blickwinkel die Farbe zu verändern, ist ebenfalls ein strukturbedingter Effekt, der auf kohärenter Streuung basiert. Irideszenz wurde konvergent bei Insekten, Schlangen und Vögeln entwickelt (Rayleigh, 1923, 1930; Monroe u. Monroe, 1968; Gans u. Baic, 1977; Parker, 1995; Vukusic u. a., 2001; Lawrence u. a., 2002; Prum u. a., 2006; Ingram u. Parker, 2008; Ingram u. a., 2008; Doucet u. Meadows, 2009; Meadows u. a., 2009). Während die Farben in all diesen Fällen dazu dienen, die Sichtbarkeit zu erhöhen, gibt es auch zahlreiche Beispiele, in denen die Färbung dazu genutzt wird unerkannt zu bleiben (*crypsis*). Eine effektive Tarnung stellt nämlich sowohl für Beutetiere als auch für Prädatoren (*agressive mimicry*) einen Vorteil dar (Endler, 1981). Durch Gegentönung (*countershading*) werden Schatten, die durch direktionales Licht entstehen, ausgelöscht (*self-shadow concealment*) oder gar die gesamte Körperform der Tiere räumlich aufgelöst (*obliterative shading*).

Farbton, Helligkeit und Muster der Färbung können entweder an die Umgebung angepasst (*background matching*) oder so beschaffen sein, dass sie bei Bewegung mit der Umgebung verschwimmen und damit das Tier während der Lokomotion tarnen (*flicker-fusion camouflage*). Eine Zeichnung aus geometrischen Flächen erzeugt falsche Kanten und kann so die wahren Umrisse eines Tieres kaschieren (*disruptive coloration*) oder die Aufmerksamkeit des Betrachters gezielt auf bestimmte Körperteile lenken (*distractive markings*) (Stevens u. Merilaita, 2009).

Die Westafrikanische Gabunviper, *Bitis rhinoceros* (SCHLEGEL, 1855), ist die größ-

te afrikanische Viper (Spawls u. Branch, 1995) und durch ihre einzigartige Färbung unter den Schlangen ein Meister der Tarnung. Die Haut der Gabunviper ist von scharf begrenzten, sanduhrförmigen Flecken in Weiß-, Braun- und Grautönen bedeckt (Abb. 4.15 A). Die intensive Färbung der schwarzen Zeichnung erinnert an schwarzen Samt, vermittelt einen Eindruck von räumlicher Tiefe und kontrastiert stark zu den hellgefärbten Regionen. Auf diese Weise werden die Körperrumrisse der großen Schlange im strukturreichen Waldboden aufgelöst (Abb. 4.15 B).

Schlangenschuppen besitzen Strukturen auf ihrer Oberfläche, die sogenannte Mikroornamentation (Picado, 1931). Die Mikroornamentation der Haut zeigt bei verschiedenen Schlangenarten eine hohe Variabilität im Mikro- und Nanometerbereich (Leydig, 1868, 1873; Picado, 1931; Pockrandt, 1936; Hoge u. Santos, 1953; Bea, 1978; Lillywhite u. Maderson, 1982; Price, 1983; Stille, 1987; Chiasson u. Lowe, 1989; Chiasson u. a., 1989; Price u. Kelly, 1989; Gower, 2003; Joseph u. a., 2007). Die taxonomische Bedeutung der Mikroornamentation (Hoge u. Santos, 1953; Price, 1990) und die Korrelationen zwischen den Mikroornamentationstypen, der Phylogenie und dem jeweiligen Habitat der Tiere wurden bereits diskutiert (Price, 1982). Der Einfluss von ventraler Mikroornamentation auf die Reibeigenschaften der Haut konnte für einige Arten nachgewiesen werden (Renous u. a., 1985; Hazel u. a., 1999; Berthé u. a., 2009; Klein u. a., 2010). Bestimmte optische Effekte der Mikroornamentation wurde an der Indigonatter (*Drymarchon couperi*) und den grabende Schildschwänzen (Uropeltidae) nachgewiesen. Bei der erstgenannten Art, wirken Zähnchenstrukturen auf den Schuppenoberflächen als Diffraktionsgitter, an dem durch die Beugung einfallenden Lichts irisierende Farben entstehen (Monroe u. Monroe, 1968). Auf den Dorsalschuppen der Vertreter der Uropeltidae erzeugen Grate mit dazwischen liegenden Höhlungen durch Beugung ein breites Farbspektrum von blau bis orange (Gans u. Baic, 1977). Mikrostrukturen, welche die Farbwirkung von Pigmentfarben verstärken, sind bei Schlangen bislang jedoch nicht bekannt.

In dieser Studie wurde der Beitrag der Oberflächenstrukturierung auf den Dorsalschuppen der Westafrikanischen Gabunviper, *B. rhinoceros*, an der samtschwarzen Färbung nachgewiesen. Dazu wurden die Morphologie und die optischen Eigenschaften der Haut untersucht. Mithilfe der Rasterelektronenmikroskopie (REM) wurde die Oberflächentopographie samtschwarzer und heller Schuppen verglichen. In optischen Messungen wurden die Reflektivität und die Transmissionseigenschaften der Schuppen bestimmt. Ihr Absorptionsverhalten wurde mit einer Infrarotkamera untersucht.



Abbildung 4.15: *Bitis rhinoceros*, westafrikanische Gabunviper. (A) Zur Hälfte auf einem weißen Hintergrund. (B) Zur anderen Hälfte auf einem Substrat aus Blättern, ähnlich dem natürlichen Habitat.

Material und Methoden

Die Oberflächentopographie der Schuppen wurde an zwei Exuvien von *Bitis rhinoceros* untersucht. Diese stammten von zwei Individuen, die jeweils im Tierpark Hagenbeck (Tierpark Hagenbeck gGmbH, Hamburg, Deutschland) und bei einem privaten Züchter gehalten wurden. Die Mikroornamentation wurde anhand von rasterelektronenmikroskopischen (REM-) Aufnahmen der Exuvien bestimmt. Einzelne Schuppen und von Hand gefertigten Querschnitte der Schuppen wurden mit doppelseitigem leitfähigen Kohlenstoffklebeband (Plano, Wetzlar, Deutschland) auf Probenhaltern befestigt und mit einem Sputtercoater (BAL-TEC SCD 500 mit BAL-TEC QSG 100 Quartz Film Thickness Monitor, Bal-tec AG, Balzers, Lichtenstein) mit einer 15 nm dicken Goldpalladiumschicht beschichtet. Nach der Präparation wurden die Proben mit einem Rasterelektronenmikroskop (REM) (Hitachi S-4800, Hitachi High-Technologies Corp., Tokyo, Japan) bei einer Beschleunigungsspannung von 3 kV untersucht. Die Oberflächen wurden auf den Aufnahmen mit dem freien Programm Image J 1.44 ver-

messen. Die Dichte der Erhebungen der hellen dorsalen Regionen und der Blattstrukturen der schwarzen Bereiche wurde anhand von Aufsichtsaufnahmen bestimmt. Ihre Höhe wurde in Querschnittsaufnahmen gemessen. Die Dimensionen der Rippen wurden anhand von Querschnitten und Aufsichten bestimmt. Die Dichte der Strukturen wurde an je drei Schuppen pro Individuum gemessen. Für die anderen Parameter wurden je fünf Werte pro Schuppe gemessen. Pro Individuum wurden fünf Schuppen ausgewertet.

Die lichtmikroskopischen Aufnahmen wurden mit einem Lichtmikroskop (Zeiss Axioplan, Carl Zeiss MicroImaging GmbH, Jena, Deutschland) mit einer Kamera angefertigt (Zeiss AxioCam MRc, software Zeiss AxioVision 3.1, Carl Zeiss MicroImaging GmbH, Jena, Deutschland). Hierfür wurden handgefertigte Querschnitte der hellen und schwarzen Dorsalschuppen in Wasser unter Deckgläsern auf Objektträgern platziert.

Für die Infrarotaufnahmen wurde die Exuvie eines Individuums auf einer 2 cm dicken Polystyrolplatte (Wärmeisolator) bei Raumtemperatur gelagert. Die Infrarotaufnahmen wurden mit einer Infrarotkamera (IR FlexCam® T mit GTS Thermography Studio 4.7, GORATEC Technology GmbH, Erding, Deutschland) vor, während und nach einer zehnmütigen Bestrahlung gemacht. Die Strahlung wurde von einer 20 cm entfernten 100 W Glühbirne erzeugt (UV Reptile vital, Hobby, Dohse Aquaristik KG, Gelsdorf, Deutschland).

Die optischen Eigenschaften der Schlangenhaut wurden an der Exuvie eines Individuums aus der REM-Studie bestimmt. Für die 90°-Reflexionsmessung wurde eine Deuterium-Wolfram-Lichtquelle (DH2000BAL, Ocean Optics Inc, Dunedin, Florida, USA) verwendet, die Licht vom ultravioletten bis zum nahen Infrarotbereich produzierte (Wellenlängen 200 - 1100 nm). Das Licht wurde über eine Glasfaser von 200 µm Durchmesser zu den Oberflächen geleitet. Die Lichtquelle befand sich in 2 mm Abstand über der Schuppenoberfläche. Das reflektierte Licht wurde über eine Glasfaser zu einem Monochromator (Ocean Optics Inc, Dunedin, Florida, USA) geleitet. Die Daten wurden mit der Software Spectral Suite (Ocean Optics Inc, Dunedin, Florida, USA) aufgenommen. Mit diesem Aufbau wurde die 90°- Reflexion von jeweils zehn hellen Dorsalschuppen, zehn schwarzen Dorsalschuppen und zehn Ventralschuppen gemessen.

Die Messungen wurden in gleicher Weise an Schuppen wiederholt, die 15 nm dick mit Goldpalladium beschichtet waren. Die Beschichtung erfolgte in dem oben erwähnten Sputtercoater. Während der Messung wurden die Schuppen über einer

dunklen Kammer platziert, um zu verhindern, dass zurückgestreutes Licht durch die teilweise durchsichtigen Schuppen trat. Die gemessene Reflexion der Schlangenschuppen wird in dieser Studie als prozentualer Anteil der Reflexion eines diffusen Reflexionsstandards präsentiert (reference white, WS1SS, Mikropack GmbH, Ostfildern, Deutschland). Die Reflexion der Standardoberfläche wurde jeweils zehnmal gemessen. Sie stellte für jede Wellenlänge den Referenzwert von 100 % dar.

Die Transmissionsmessungen wurden mit dem gleichen Versuchsaufbau durchgeführt. Die Schuppen wurden jedoch zwischen der Lichtquelle und dem Sensor platziert. Eine Glasfaser mit Sammellinse wurde direkt unter der Schuppe fixiert und an den Monochromator angeschlossen. Die Lichtquelle befand sich 9 cm über der Schuppenoberfläche und hatte achromatische parallelisierende Linsen. Mit diesem Aufbau wurden die Transmissionspektren von jeweils zehn Schuppen jeden Typs gemessen (beschichtete und unbeschichtete schwarze und helle Dorsalschuppen und Ventralschuppen). Der in dieser Studie angegebene Transmissionsgrad wurde aus dem Verhältnis der transmittierten Strahlungsintensität der Probe und der einfallenden Strahlungsintensität errechnet.

Bei der Messung der winkelabhängigen Reflexion befand sich die Lichtquelle im 45°-Winkel und einem Abstand von 5 cm über den Probenoberflächen. Die Messfaser war mit einer Sammellinse versehen und hatte einen Abstand von 13,5 cm zur Probe. Durch die Befestigung auf einer Schiene konnte die Reflexion in verschiedenen Winkeln zur Oberfläche (10° - 90°) gemessen werden. Für die Messung wurden die hellen und schwarzen Dorsalschuppen auf einer schwachreflektierenden Samtoberfläche lateral (l) und rostrokaudal (rk) zur Lichtquelle platziert. Der übrige Aufbau entsprach dem der anderen Messungen, mit Ausnahme der Lichtquelle. Für diese Messung wurde ein Halogenspektrum verwendet.

Ergebnisse

Morphologie

Die ursprüngliche Zeichnung der Gabunvipere bleibt zu großen Teilen auch auf gehäuteter Haut (Exuvie) erhalten. Deren dorsale Oberfläche hat ein alternierendes Muster aus samtschwarzen, hellbraunen und hellen Bereichen (Abb. 4.16 A). Die hellbraune Färbung setzt sich dabei aus kleinen hellen und schwarzen Flächen zusammen. In Fällen, in denen die Grenzen des Farbmusters nicht mit den Rändern der

Schuppen übereinstimmen, wechselt die Farbe innerhalb einer Schuppe. Die Ventral-schuppen sind gelblich und nahezu transparent. Nach der Beschichtung der dorsalen Hautpartie mit einer 15 nm-dicken Goldpalladiumschicht blieben Farbmuster und Farbgrenzen auf der Exuvie erhalten (Abb. 4.16 B). Die beschichteten schwarzen Bereiche und schwarzen Stellen der hellbraunen Flächen erschienen weiterhin schwarz. Beschichtete helle Flächen und Stellen der hellbraunen Bereiche hatten einen metallischen Glanz.

Die hellen und schwarzen Bereiche der Exuvie waren unterschiedlich stark pigmentiert. Unter dem Lichtmikroskop wurden nur in den schwarzgefärbten Schuppenbereichen dunkle Pigmente gefunden. Dort waren die Pigmente ausschließlich im äußeren Teil der Haut lokalisiert (Abb. 4.16 C). In den hellen Schuppenbereichen erschienen alle epidermalen Schichten transparent (Abb. 4.16 D).

REM-Aufnahmen der Exuvien von *B. rhinoceros* zeigten, dass die Strukturierung der dorsalen Schuppenoberflächen mit den Grenzen der dorsalen Zeichnung übereinstimmt. Schwarze Bereiche besaßen eine hierarchisch strukturierte Oberfläche aus Mikro- und Nanostrukturen (Abb. 4.17 A-D). Die Mikrostrukturen hatten eine blattartige Form (Abb. 4.17 A) mit mehreren Graten (Abb. 3B). Von der Spitze aus gemessen hatten die blattartigen Strukturen eine Höhe von $30 \pm 3,9 \mu\text{m}$ (Mittelwert \pm Standardabweichung) und eine Dichte von $1940 \pm 124 \text{ mm}^{-2}$. Diese Strukturen waren von verzweigten Rippen bedeckt (Abb. 4.17 C). Die Rippen hatten eine Höhe von $600 \pm 10 \text{ nm}$, eine Dicke von $60 \pm 10 \text{ nm}$ und verliefen mit einem Abstand von $330 \pm 54 \text{ nm}$ parallel zueinander. Ihre Orientierung verlief senkrecht zu den Graten und in Richtung der Spitzen der blattartigen Strukturen (Abb. 4.17 B). Die Nanorippen waren in regelmäßigen Abständen durch Stege verbunden (Abb. 4.17 C). Die Flächen zwischen den blattartigen Strukturen waren auch von Rippen bedeckt (Abb. 4.17 D). Jedoch hatten die Rippen in dieser Region zusätzlich haarförmige Auswüchse (engl. *spinules*) (Abb. 4.17 D). Die hellen Schuppenbereiche hatten flachere Erhebungen mit einer Höhe von $10 \pm 1,2 \mu\text{m}$ (Abb. 4.17 E). Ihre Dichte der Erhebungen auf den Schuppen betrug $2030 \pm 184 \text{ mm}^{-2}$ und entsprach damit ungefähr der der blattartigen Strukturen (t-test, $P = 0.219$). Die Oberflächen der Erhebungen hatten in gleichmäßigen Abständen Höhlungen im Nanometerbereich (engl. *pits*) (Abb. 4.17 F).

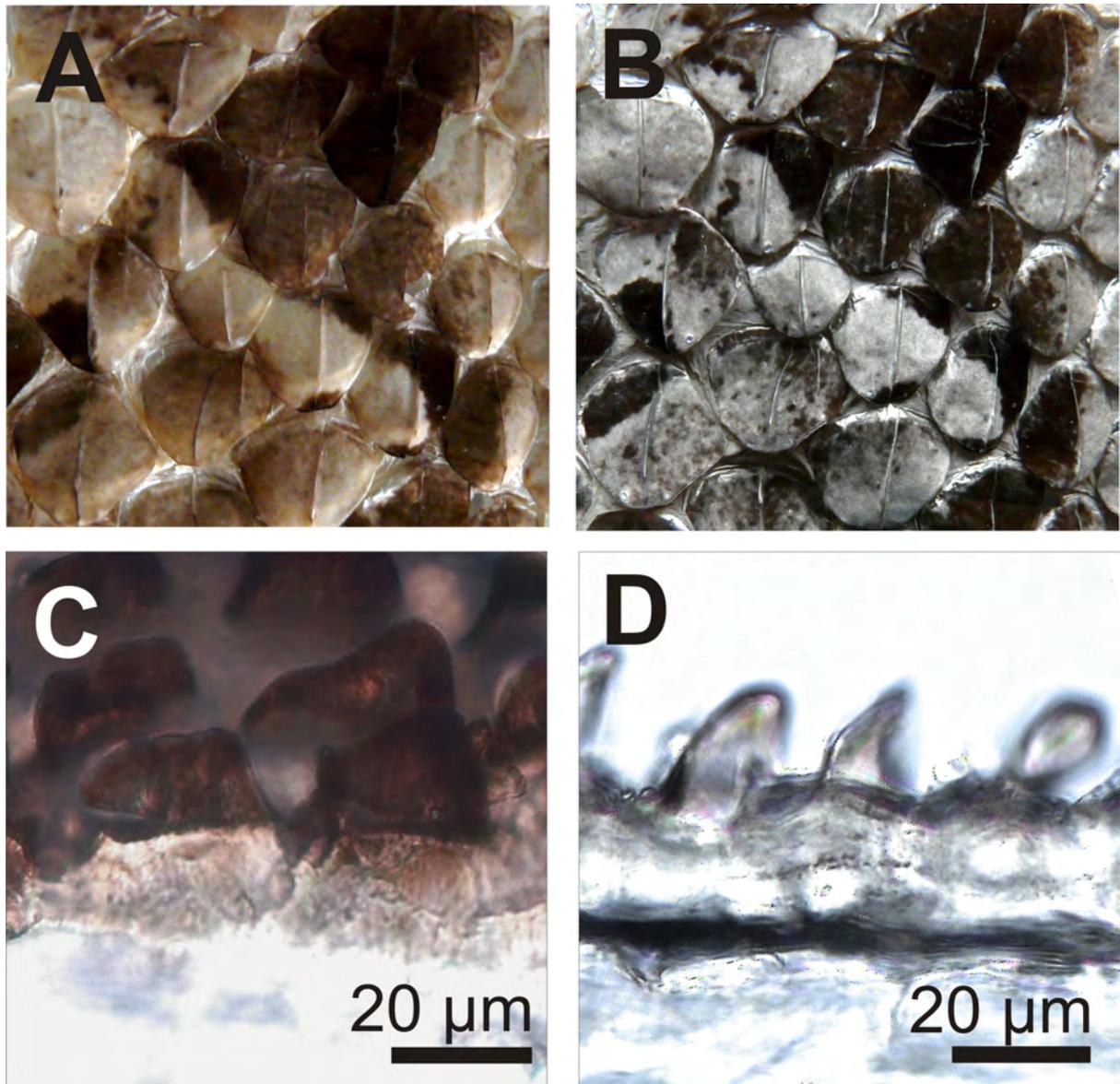


Abbildung 4.16: **Abbildung 2** (A) Dorsale Oberfläche einer Exuvie von *Bitis rhinoceros*. (B) Dieselbe Oberfläche bedeckt von einer 15 nm-dicken Goldpalladiumschicht. (C) Lichtmikroskopische Aufnahme eines Querschnitts einer schwarzen Dorsalschuppe von *B. rhinoceros*. (D) Lichtmikroskopische Aufnahme eines Querschnitts einer hellen Dorsalschuppe von *B. rhinoceros*.

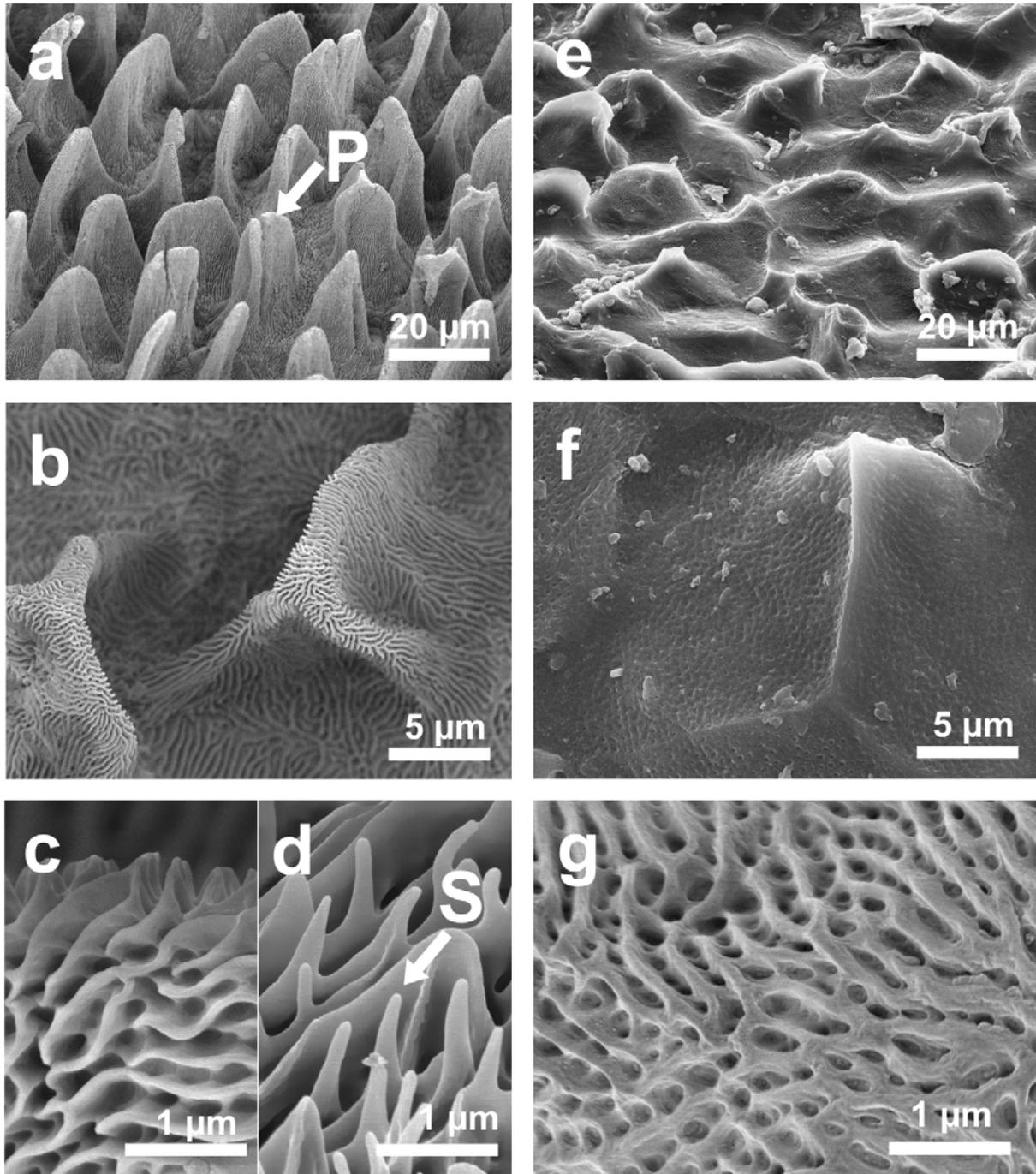


Abbildung 4.17: REM-Aufnahmen von Dorsalschuppen von *Bitis rhinoceros*. **(A)** Mikroornamentation auf einer schwarzgefärbten Dorsalschuppe mit blattartigen Strukturen (P). **(B-C)** Verzweigte Rippen auf der Oberfläche einer blattartigen Struktur auf einer schwarzgefärbten Dorsalschuppe. Die Rippen sind in regelmäßigen Abständen durch Stege miteinander verbunden. Zwischen den Stegen und Rippen finden sich Höhlungen (engl. *pits*). **(D)** Rippen mit haarförmigen Fortsätzen (engl. *spinules*, S) zwischen den blattartigen Strukturen auf einer schwarzgefärbten Dorsalschuppe. **(E)** Muster aus Erhebungen auf einer hellgefärbten Dorsalschuppe. **(F-G)** *Pits* an der Oberfläche einer Erhebung auf einer hellgefärbten Dorsalschuppe.

Optische Eigenschaften

Die Reflexionsspektren der Ventralschuppen, der hellen und schwarzen Dorsalschuppen und von jeweils mit Goldpalladium beschichteten Dorsalschuppen sind in Abbildung 4.18 dargestellt. Die Reflektivität von hellen und schwarzen Dorsalschuppen unterschied sich im gesamten gemessenen Spektralbereich von 250 - 950 nm. In Abhängigkeit von der Wellenlänge reflektierten helle Schuppen 56,0 % (Median: 23,5 %) im Vergleich zu einem diffusen Polytetrafluorethylen-Reflexionsstandard. Dagegen reflektierten schwarze Schuppen nur 0,1 - 42,0 % (Median: 4,1 %) im Vergleich zum Reflexionsstandard. Helle Schuppen reflektierten im gesamten getesteten Spektralbereich stärker als schwarze Schuppen (Wilcoxon Signed Rank Test, $P \leq 0,001$). Die Reflektivität beider Schuppentypen war für längere Wellenlängen größer und erreichte bei einer Wellenlänge von 880 nm ihr Maximum. Allerdings waren die Unterschiede in der Reflektivität heller und dunkler Schuppen bei Wellenlängen unter 600 nm am größten (Abb. 4.18 B). Dies zeigt sich in den verschiedenen Steigungen der Reflexionsspektren bei ansteigenden Wellenlängen (Abb. 4.18 A). So reflektierten schwarze Schuppen von Wellenlängen im Bereich von 300 bis 500 nm 8 % der Reflexion von hellen Schuppen (Abb. 4.18 B).

Auch bei den metallbeschichteten schwarzen und hellen Schuppenbereichen blieben diese Unterschiede in der Reflektivität erhalten (Abb. 4.18 A). Allerdings reflektierten beschichtete helle Schuppen (Median: 51,0 %) stärker als helle unbeschichtete Schuppen (Wilcoxon Signed Rank Test, $P \leq 0,001$). Die Reflektivität von beschichteten hellen Schuppen entsprach der von unbeschichteten Ventralschuppen (Median: 52,2 %, Wilcoxon Signed Rank Test, $P \leq 0,001$). Im Gegensatz dazu führte die Metallbeschichtung bei schwarzen Schuppen zu einer Verringerung der Reflektivität (Median: 2,74 %, paarweiser T-test, $P = 0,001$). Sie hatten im Vergleich zu unbeschichteten Schuppen dieses Typs über einen weiten Spektralbereich von 460 - 800 nm sehr geringe Reflexionseigenschaften (Mittelwert: 1.6 %). Kürzere Wellenlängen (< 460 nm) wurden durch die Beschichtung jedoch stärker reflektiert.

Die winkelabhängige Reflektivität bei einer im 45° -Winkel einfallenden Beleuchtung (Abb. 4.19 A) war bei schwarzen und hellen Dorsalschuppen verschieden (Abb. 4.19 B, D). Wie in der vorhergehenden Reflexionsmessung war die Reflektivität heller Schuppen höher als die schwarzer Schuppen (Abb. 4.19 B). Dieser Unterschied wurde in beiden Fällen beobachtet, sowohl als Sensor und Lichtquelle lateral als auch rostro-kaudal zu den Schuppen angeordnet waren (Abb. 4.19 C, D). Helle

Schuppen hatten eine Hauptreflexionsrichtung bei Winkeln von 30° - 50° (gezeigt für die Wellenlänge 700 nm, Abb. 4.19 C), was einer Totalreflexion des im 45° - Winkel einfallenden Lichts entspricht. Die Intensität des reflektierten Lichts, welche von dieser Richtung aus gemessen wurde, war für das gesamte gemessene Spektrum höher als die Intensität, die von den anderen Winkeln aus gemessen wurde. Die niedrigste Intensität wurde bei Winkeln von 10° und 90° gemessen (Abb. 4.19 C). Schwarze Schuppen reflektierten das Licht hingegen in alle Richtungen nahezu homogen. Ein winkelabhängiges Reflexionsmaximum wurde bei diesen Schuppen nicht beobachtet (Abb. 4.19 D).

Die verschiedenen Schuppentypen hatten auch einen unterschiedlichen Transmissionsgrad (Intensitätsverhältnis von transmittiertem zu einfallendem Licht). Die Messergebnisse für unbeschichtete Ventralschuppen, unbeschichtete und goldpalladiumbeschichtete schwarze und helle Schuppen sind in Abbildung 4.20 dargestellt. Über das gesamten Spektrums transmittierten die fast transparenten Ventralschuppen mehr als 58 % des einfallenden Lichts (Abb. 4.20 A). Unbeschichtete helle Schuppen transmittierten zwischen 8 - 28 % des einfallenden Lichts (Abb. 4.20 A). Nach der Beschichtung mit Goldpalladium halbierte sich ihr Transmissionsgrad (Abb. 4.20 A). Im Vergleich zu beschichteten und unbeschichteten hellen Schuppen zeigten beschichtete und unbeschichtete schwarze Schuppen nur einen geringen Transmissionsgrad, besonders für den Wellenlängenbereich von 400 - 900 nm (Abb. 4.20 B).

Schwarze und helle Schuppen von *B. rhinoceros* zeigten auch ein unterschiedliches Absorptionsverhalten. Nach einer Aufwärmperiode von einer Minute unter einer Lampe (nahes UV – sichtbares Licht) waren die dunklen Stellen der Exuvie im Durchschnitt um 2°C wärmer als die hellen Schuppen (Abb. 4.21).

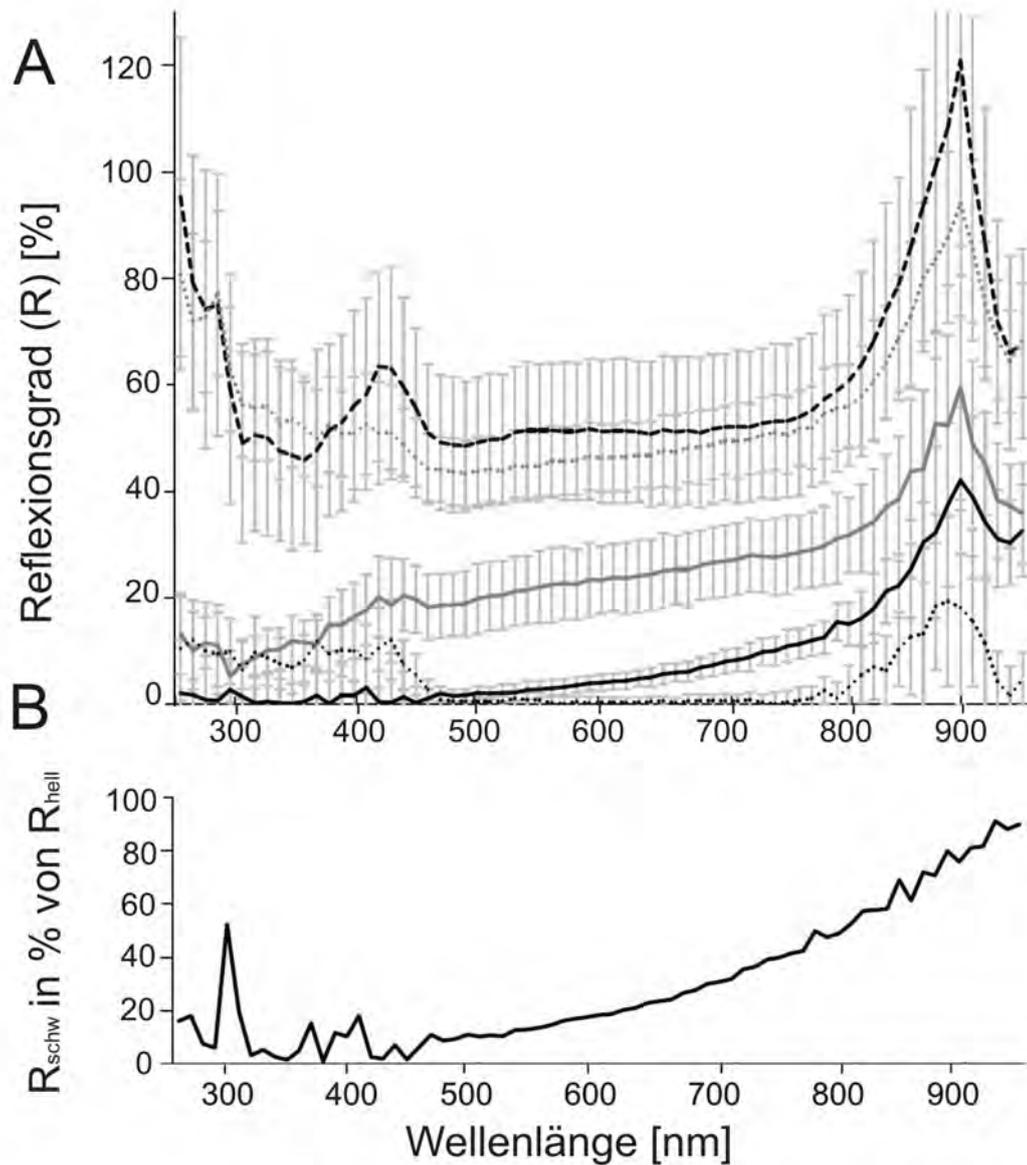


Abbildung 4.18: Reflexionsverhalten von Schuppen von *Bitis rhinoceros*. (A) Reflexionsgrad von schwarzen Dorsalschuppen (schwarze Linie), goldpalladiumbeschichteten schwarzen Dorsalschuppen (gepunktete schwarze Linie), hellen Dorsalschuppen (graue Linie), goldpalladiumbeschichteten hellen Dorsalschuppen (gepunktete graue Linie) und Ventralschuppen (gestrichelte schwarze Linie) von *B. rhinoceros* in Prozent von dem reflektierten Lichts eines diffusen Polytetrafluorethylen-Reflexionsstandards. Die Standardabweichungen von jeweils zehn Messungen sind durch Fehlerbalken angegeben. (B) Reflexionsgrad von schwarzen Dorsalschuppen (R_{schw}) in Prozent des Reflexionsgrad heller Schuppen (R_{hell}).

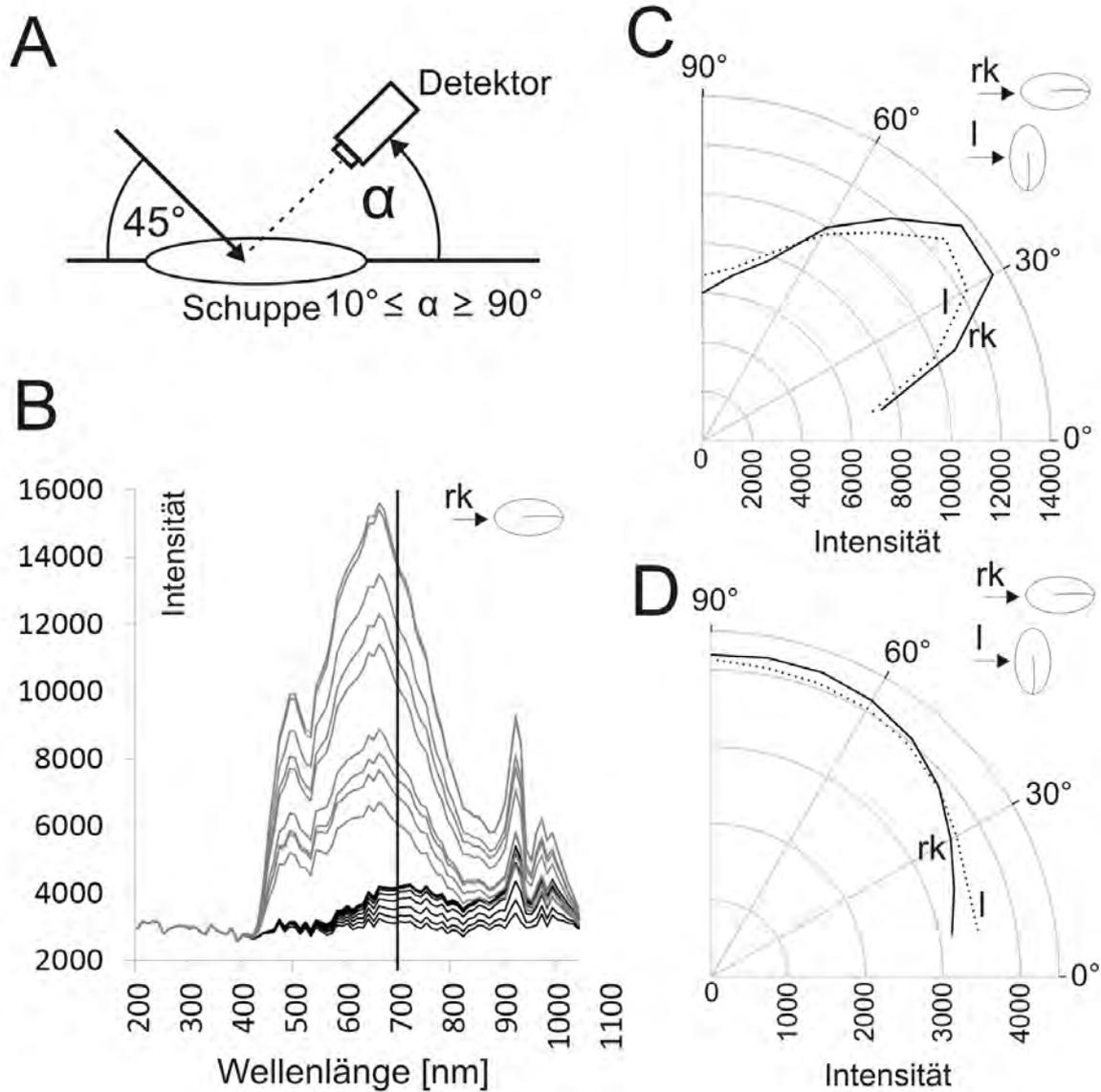


Abbildung 4.19: Winkelabhängige Reflexionseigenschaften von Schuppen von *Bitis rhinoceros*. **(A)** Skizze des Versuchsaufbaus zur winkelabhängigen Reflexionsmessung. Die Intensität des reflektierten Licht wurde in verschiedenen Winkeln (10° – 90°) zur Schuppenoberfläche bei einem Beleuchtungswinkel von 45° gemessen. **(B)** Lichtquelle und Detektor sind rostro-kaudal (rk) zu den schwarzen (schwarze Linien) und hellen Schuppen angeordnet (graue Linien). **(C)** Intensität des von hellen Schuppen reflektierten Lichts der Wellenlänge 700 nm, gemessen aus kaudaler (rk, schwarze Linie) und lateraler Richtung (l, gepunktete Linie). **(D)** Intensität des von schwarzen Schuppen reflektierten Lichts der Wellenlänge 700 nm, gemessen aus kaudaler (rc, schwarze Linie) und lateraler Richtung (l, gepunktete Linie).

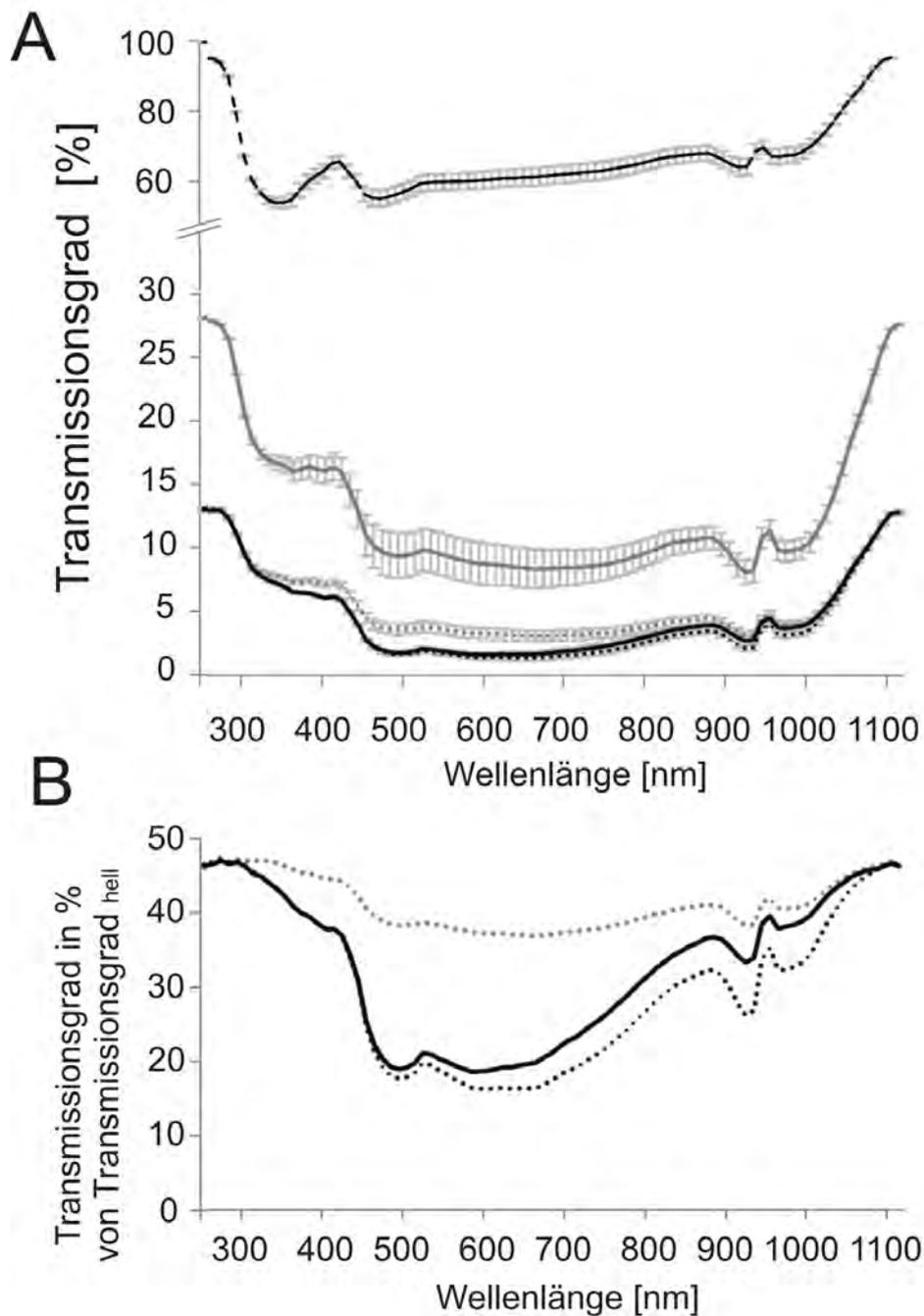


Abbildung 4.20: (A) Transmissionsspektren von schwarzen Dorsalschuppen (schwarze Linie), goldpalladiumbeschichteten schwarzen Dorsalschuppen (gepunktete schwarze Linie), hellen Dorsalschuppen (graue Linie), goldpalladiumbeschichteten hellen Dorsalschuppen (gepunktete graue Linie) und Ventralia (gestrichelte schwarze Linie) von *Bitis rhinoceros*. Die Standardabweichungen von jeweils zehn Messungen sind durch Fehlerbalken angegeben. (B) Der Transmissionsgrad von schwarzen Dorsalschuppen (schwarze Linie) und goldpalladiumbeschichteten schwarzen (gepunktete schwarze Linie) und hellen Schuppen (gepunktete graue Linie) in Prozent zum Transmissionsgrad heller Schuppen.

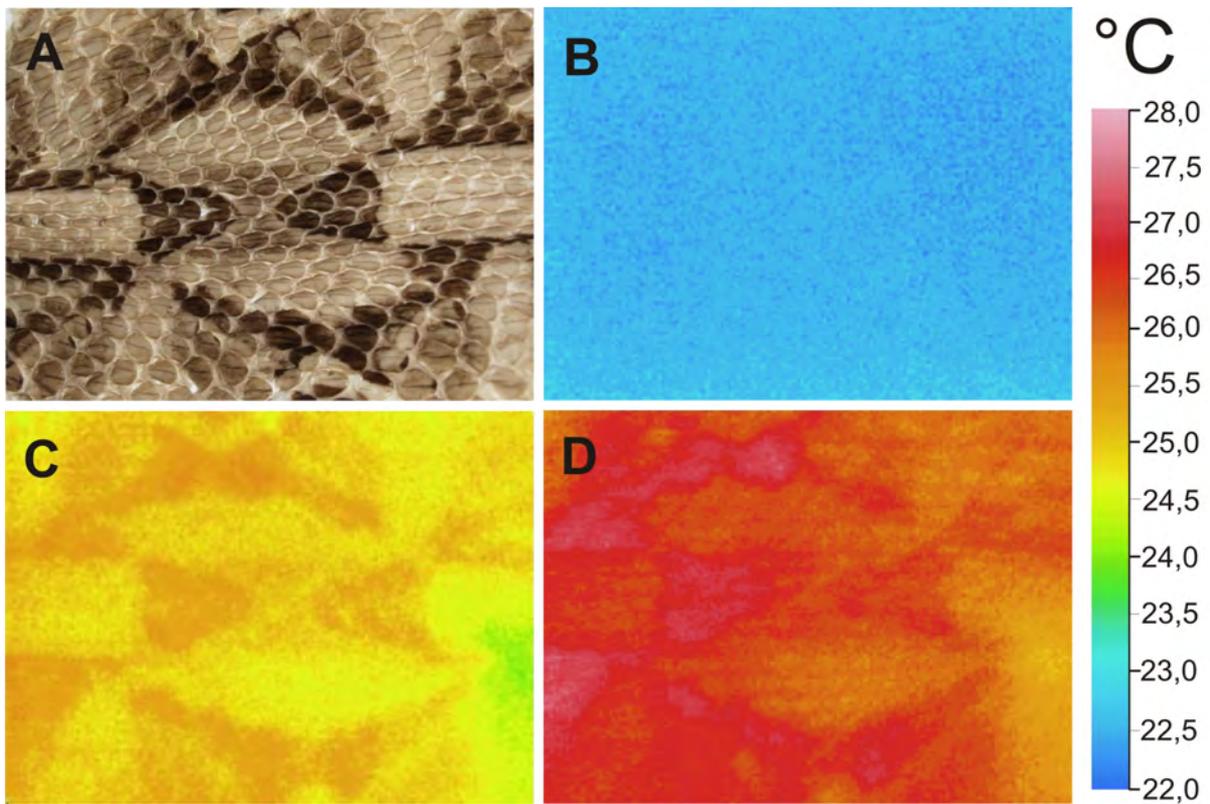


Abbildung 4.21: (A) Exuvie von *Bitis rhinoceros*. (B) Aufnahme der IR-Emissionen einer Exuvie von *B. rhinoceros* bei Raumtemperatur vor der Beleuchtung. (C) Nach 1 min Beleuchtung (nahes UV - sichtbares Licht). (D) Nach 2 min Beleuchtung.

Diskussion

Diskussion des Funktionsprinzips

Die Mikroornamentation der samtschwarzen Schuppenbereiche der Gabunviper ist einzigartig unter den Schlangen. Blattartige Mikrostrukturen mit Nanorippen und haarförmigen Auswüchsen, deren Vorkommen mit der schwarzen Färbung der Haut übereinstimmt, wurden noch nie zuvor beschrieben. Nahe Verwandte der Gabunviper, die gehörnte Puffotter, *Bitis caudalis*, (Price, 1982) und die Berg-Puffotter, *B. atropos*, (Joger u. Courage, 1999) haben eine weniger ausgeprägte dorsale Mikroornamentation aus kleineren Erhebungen im Mikrometerbereich. Wie bei den hellgefärbten Hautregionen der Gabunviper zeigen auch diese Strukturen in regelmäßigen Abständen kleine *Pits*. Die Lage der blattartigen Gabunviperstrukturen und die Größenordnung der Nanorippen, die im Wellenlängenbereich sichtbaren Lichts liegt, weisen auf eine Beteiligung der Mikroornamentation an der samtschwarzen Färbung hin. Die Beschichtung mit Goldpalladium führte auf den fast ebenen ventralen Schuppen zu einem metallischen Aussehen. Dagegen behielten helle und schwarze Dorsalschuppen ihren Kontrast auch nach der Beschichtung bei, da die schwarzen Bereiche auch mit der Beschichtung dunkel wirkten. Dies belegt die bedeutende Rolle der Oberflächenstrukturen für samtschwarze Farbwirkung.

Nach dem Erhaltungssatz wird einfallendes Licht von einer Probe entweder reflektiert, transmittiert oder absorbiert. Die Absorptionsfähigkeit spielt eine bedeutende Rolle für die dunkle Wirkung einer Oberfläche. Die theoretisch dunkelste Oberfläche ist ein idealer schwarzer Körper, der einfallende Strahlung weder reflektiert noch transmittiert, sondern komplett absorbiert (Hecht, 2002). Von den hellen Schuppen der Westafrikanischen Gabunviper wurde einfallendes Licht, insbesondere die Wellenlängen 400 - 700 nm, stärker reflektiert und transmittiert als von schwarzen Schuppen. Folglich müssen schwarze Schuppen das Licht stärker absorbieren. Nach dem Kirchhoffschen Strahlungsgesetz entspricht die Strahlungsabsorption eines Körpers im thermischen Gleichgewicht seiner Emission (Hecht, 2002). Die von den schwarzen Regionen der Gabunviper absorbierte Strahlung wird als Wärme emittiert und konnte durch IR-Aufnahmen nachgewiesen werden. Die hierarchische Mikroornamentation der schwarzen Schlangenschuppen verstärkt diese pigmentbasierte Absorption. Einfallendes Licht wird an den Mikro- und Nanostrukturen mehrfach reflektiert und gestreut (*light trapping*). Bei jedem Ereignis kann ein Teil des einfallenden (oder zu-

vor an den Strukturen reflektierten oder gestreuten) Lichts von den dunklen Pigmenten, die sich in der äußersten Hautschicht befinden (Roth u. Jones, 1967), absorbiert werden. Die ungerichtete (isotrope) Anordnung der Blattstrukturen, ihrer Kämme und Nanorippen könnte eine evolutionäre Antwort auf die Anforderung sein, eine tiefschwarze Färbung zu erzeugen, die für Betrachter aus allen Winkeln dunkel erscheint. Isotrope Strukturen besitzen die ideale Topographie, um winkelabhängige Reflexionen (z.B. die Totalreflexion) zu unterbinden. Auf diese Weise reflektieren die schwarzen Bereiche im Farbmuster des Tiers zu allen Seiten nur schwach und wirken von jedem Winkel aus samtschwarz.

Ultraschwarz der Westafrikanischen Gabunviper und anderer Organismen

Der Begriff "samtschwarz" wird in vielen Bereichen verwendet, in wissenschaftlichen Publikationen ebenso wie in der Alltagssprache. Samt fasziniert in vielerlei Hinsicht. Sein spezifischer Glanz (Samtglanz) ist nur von einem bestimmten Blickwinkel aus sichtbar (Lu u. a., 1998). Von allen anderen Richtungen aus zeigt der nur schwach reflektierende Samt eine hohe Farbsättigung und wirkt dadurch dunkler (Samteffekt). Ähnliche Eigenschaften wurden auch bei Pflanzen entdeckt. Auf den Petalen von *Viola tricolor hortensis* (Stiefmütterchen) und *Primula sinensis* befinden sich pigmentgefüllte papillöse Strukturen, die eine durchsichtige, reflektierende Kutikula besitzen. Dieser Aufbau führt zu einer tiefschwarzen Färbung, die in Abhängigkeit vom Beleuchtungs- oder Betrachtungswinkel samtartig glänzt (Knoll, 1938; Kugler, 1941).

Die schwarzen Schuppen der Gabunviper haben eine schwachreflektierende Wirkung für ein großes Spektrum von einfallenden Wellenlängen. In dieser Hinsicht haben die Schuppen einen Samteffekt. Ihre geringe Reflektivität wird jedoch für jeden Betrachtungswinkel beibehalten. Darin unterscheiden sich die Schlangenschuppen von glänzendem Samt. Im Tierreich ist eine hierarchisch strukturierte Oberfläche wie die Mikroornamentation auf den schwarzen Schuppen der Westafrikanischen Gabunviper, die Reflexion verringert, einzigartig und nur vergleichbar mit den ultraschwarzen Strukturen von Schmetterlingen. Bei *Papilio ulysses* unterstützt eine hierarchisch strukturierte Oberfläche die schwarze Farbe der Pigmente (Vukusic u. a., 2004). Ein mikroskopisches Netz aus Stegen und Wällen mit periodischen Rippen von 2-3 µm Abstand und ein stark verzweigtes Netz aus Kutikula unter diesen Strukturen streut einfallendes Licht auf die absorbierenden Pigmente. Zusätzliche, auf den Rippen angeordnete Nanorippen im Subwellenlängenbereich sichtbaren Lichts verringern er-

gänzend die Reflexionen, die eigentlich an der Grenzfläche zweier Materialien mit unterschiedlichem Brechungsindex entstehen würden (*impedance matching*) (Vukusic u. a., 2004). Im Gegensatz zum Schmetterling ist die Mikroornamentation der Gabunviper auf mikroskopischer und nanoskopischer Ebene isotrop und nicht in Schichten angeordnet, um Reflexion in alle Richtungen zu verringern. Das Grundprinzip aus Strukturen, die das Licht zu eingelagerten absorbierenden Pigmenten leiten, ist jedoch bei beiden Tierarten gleich und führt in beiden Fällen zu einer Verringerung der Reflexion und Erhöhung des Absorptionsgrads.

Die Vorteile von farbunterstützenden Strukturen bei Schlangen liegen auf der Hand. Jedoch sind biologische Oberflächen in der Regel multifunktional. Ökologie und Lebensweise einer Tierart können Hinweise auf die Funktionen ihrer Morphologie geben. Die westafrikanische Gabunviper kommt in Westafrika von Togo bis Guinea vor (Spezzano, 1986). Sie lebt in Sumpfgebieten und in Flussnähe innerhalb und am Rande des tropischen Regenwalds (Spezzano, 1986; Spawls u. Branch, 1995). Jedoch werden auch anthropogen überformte Gebiete, wie Plantagen und Sekundärwälder bewohnt. *B. rhinoceros* wird seit einigen Jahren als eigenständige Art behandelt (Lenk u. a., 1999, 2001; Broadley u. a., 2003), zuvor war diese Art Unterart von *Bitis gabonica*. Wie die mit ihr verwandte Art, *B. gabonica* (Angelici u. a., 2000), ist *B. rhinoceros* ein nachtaktiver terrestrisch lebender Lauerjäger, der stundenlang in der Vegetation versteckt auf Vögel und Säugetiere lauert, besonders in der Dämmerungszeit (Spezzano, 1986; Spawls u. Branch, 1995). Die Beute wird mit einem finalen Satz erbeutet und durch Giftinjektion aus den Fangzähnen getötet (Marsh u. Whaler, 1984). Wenn die Tiere gestört werden, produzieren sie puffende Atemgeräusche (Marsh u. Whaler, 1984; Spawls u. Branch, 1995). Auf dem Waldboden spielt die Tarnung für die Schlange eine entscheidende Rolle für ihren Jagderfolg und eigenen Schutz.

Bedenkt man die Biologie der Gabunviper, so ist die samtschwarze Färbung als Teil der Tarnung zu deuten. Durch die geometrische Zeichnung aus Pigmentfarben werden die Körperkonturen durchbrochen und auf diese Weise unsichtbar gemacht. Eine solche Färbung wird als allgemeines Tarnmuster großer wenig mobiler Schlangenarten angesehen (Brattstrom, 1955). Darüber hinaus ist die Gabunviper durch ihre alternierenden Flächen mit verschiedener Reflektivität getarnt (*obliterative shading*), welche durch die zwei unterschiedlichen Typen der Mikroornamentation erzeugt wird. Das Muster der alternierenden Flächen unterschiedlicher Reflektivität stimmt mit dem Muster der Färbung überein. Dadurch gibt es auf dem Rücken der Gabunviper schwarze Stellen mit schwacher Reflektivität, die eine räumliche Tiefe erzeugen, und

helle Bereiche, von denen einfallendes Licht stärker reflektiert wird. Dieses hochkontrastierende Muster ist die perfekte Tarnung auf dem strukturreichen Waldboden, auf dem sich durch das Blätterdach Licht- und Schattenbereiche abwechseln.

Neben den optischen Eigenschaften der Haut und dem visuellen System des Beobachters hängt die Farbwirkung eines Tieres auch vom Spektrum des umgebenden Lichts ab (Endler, 1981, 1990; Gomez u. Théry, 2004). Bei der Westafrikanischen Gabunviper ist der Kontrast in der Reflektivität heller und dunkler Bereiche für kurze Wellenlängen (was blauen und grünen Farbenanteilen entspricht) größer. In zahlreichen Studien wurden die Lichtverhältnisse verschiedener natürlicher Umgebungen untersucht. Unter freiem Himmel, unabhängig von dem Vorhandensein von Wolken, dominieren Wellenlängen, die länger als 500 nm sind, das Spektrum (Salisbury, 1981; Endler, 1993). Für diesen Spektralbereich sind die Unterschiede in der Reflektivität zwischen hellen und dunklen Bereichen der Schlangenhaut nur schwach ausgeprägt. Betrachtet man jedoch das natürliche Habitat der Gabunviper, ist das spektrale Reflexionsverhalten der Schlangenhaut sehr vorteilhaft. Durch die direkte Transmission und Reflexion am Blätterdach haben Lichtspektren von Wäldern vieler Kontinente ein Intensitätsmaximum bei Wellenlängen um 550 nm (grün) (Endler, 1993). Unter klarem Himmel verschieben Lücken im Blätterdach von Wäldern und Baumsavannen die Spektren zu kürzeren Wellenlängen (blau) (Endler, 1993). Ein niedriger Sonnenstand (in den Morgen- und Abendstunden) führt in Kombination mit wolkenlosem Himmel zu geringer Intensität des Wellenlängenbereichs von 630-750 nm und damit zu einer Überrepräsentation von blauen Anteilen und langen Wellenlängen (rot) (Endler, 1993). Obwohl diese Spektraldaten nicht im Habitat der Gabunviper erhoben wurden, erlauben die ähnlichen Messergebnisse aus Wäldern verschiedener Kontinente eine Annahme dieser Spektren auch für den afrikanischen Regenwald (Endler, 1993). Alle dargelegten Spektren zeichnen sich durch hohe Anteile kurzer Wellenlängen aus. Besonders für diesen Spektralbereich sind die Unterschiede in der Reflektivität zwischen hellen und schwarzen Schlangenschuppen besonders groß. Dies führt in der Dämmerungszeit, jedoch auch im grünen Licht des Blätterdaches oder dem bläulichen Licht der anthropogenen Vegetation, zu einem hochkontrastierenden Reflexionsmuster und tarnt die Schlange.

Die Messungen zeigten, dass helle und schwarze Dorsalschuppen für Strahlung im nahen UV Bereich durchlässig sind. Da dieser Spektralbereich auch nur gering reflektiert wird, ist anzunehmen, dass ein Großteil dieses Spektralanteils die unteren Hautschichten erreicht. Für eine Art, die am Waldboden lebt, an dem der Großteil

der destruktiven UV Strahlung schon durch die Vegetation reduziert wurde, könnten solche Eigenschaften die UV Versorgung zur Vitamin D₃ Synthese gewährleisten. Die Messergebnisse widersprechen darin den Transmissions- (Tercafs, 1963) und Reflexionsdaten (Norris, 1958; Hutchinson u. Larimer, 1960) der Epidermis von anderen Reptilienarten, nach denen Reptilienhaut die UV Anteile stark absorbiert, jedoch für den sichtbaren Anteil des Sonnenlichts durchlässig ist. Vergleiche mit Transmissionspektren anderer Schlangenarten (Colubridae, Boidae und Pythonidae) zeigten, dass sogar die Haut arboREALER Arten nicht annähernd so durchlässig für UV-Licht ist wie die der Gabunviper, dafür jedoch durchlässiger für das sichtbare Licht (Tercafs, 1963). Die unterschiedlichen Reflexionseigenschaften dorsaler und ventraler Haut verschiedener Echsen- und Schlangenarten belegen jedoch, dass die epidermalen Reflexionseigenschaften neben einer schützenden Funktion gegen UV-Licht auch von Faktoren wie der Thermoregulation und der Tarnung bestimmt werden (Norris, 1958; Hutchinson u. Larimer, 1960).

Vergleich mit technischen ultraschwarzen Oberflächen

Der geringe Reflexionsgrad der schwarzen Dorsalschuppen der Gabunviper bleibt auch bei metallbeschichteten schwarzen Schuppen erhalten. Dies zeigt, dass sich der strukturbasierte Samteffekt potentiell auch auf andere Materialien übertragen lässt. Hochabsorbierende, schwach reflektierende Oberflächen stehen im Interesse von Wissenschaft und Technik und können in vielen Produkten angewendet werden, wie z.B. in thermischen Sonnenkollektoren oder optischen Systemen. Das steigende Interesse an solchen Oberflächen spiegelt sich in der großen Anzahl von Publikationen über ultraschwarze Oberflächen wider, die jegliche Reflexion verhindern und nahezu das gesamte einfallende Licht absorbieren (Pughe, 2008). Die momentan dunkelste kommerziell herstellbare Oberfläche besteht aus einer Nickel-Phosphorlegierung (Brown u. a., 2002). Die ohnehin geringe Reflektivität dieses Materials kann durch Modifikation der Oberflächentopographie noch weiter verringert werden. Über den Phosphorgehalt kann in Ätzprozessen die Struktur der Oberfläche beeinflusst werden. Die Reflexionsgrad einer so behandelten Oberfläche beträgt 0,4 % (Brown u. a., 2002). Die derzeit dunkelste Oberfläche wurde aus vertikal angeordneten Kohlenstoffnanoröhren (vertically aligned carbon nanotubes, VACNT) hergestellt und reflektiert nur 0.045 % des einfallenden Lichts (Yang u. a., 2008).

In einer Vielzahl von Studien wurden die optischen Eigenschaften und die Opti-

mierungsmöglichkeiten in der Herstellung dieses Materials untersucht (Srinivasan, 2008; Mizuno u. a., 2009; Lehman u. Sanders, 2010). Generell sind die Strukturen aus diesem Material sehr fragil. Doch die Forschung bringt immer neue ultraschwarze, hochabsorbierende Materialien hervor, wie Silikon-Nanonadeln (*silicon nanowire arrays*, SiNWAs) (Dai u. a., 2010), laserbearbeitete Metalloberflächen (Iyengar u. a., 2010), mit nanoporösem Aluminiumoxyd eloxierte Polycarbonatoberflächen (*anodized aluminum oxide-coated polycarbonate surfaces*) (Saarikoski u. a., 2008) oder Mikrostrukturen aus Graphen (Ludwig u. Webb, 2011). All diese Studien demonstrieren den starken Einfluss der Oberflächenstrukturierung auf die Absorptions- und Reflexionseigenschaften des Materials.

Die Oberflächenstruktur auf den samtschwarzen Schuppen der Gabunviper ähnelt den schwach reflektierenden laserbearbeiteten Metalloberflächen von Saarikoski u. a. (2008). Beide Oberflächen bestehen aus blattartigen oder Säulenstrukturen in ähnlichem Maßstab mit einem durchschnittlichen Durchmesser von 20 μm und einer durchschnittlichen Höhe von 30 μm . Beide Materialien besitzen winkelunabhängige Reflexionseigenschaften. Darüber hinaus senkt eine Beschichtung mit einem absorbierenden Material bei beiden Oberflächen die Reflektivität.

Anwendungspotential für die Mikroornamentation der Gabunviper

Nichtsdestotrotz hat die Mikroornamentation der Gabunviper das Potential, dunkle Oberflächen weiter zu optimieren. Besonders die wechselnde Orientierung der Nanorippen könnte als Inspiration für technische ultraschwarze Oberflächen genutzt werden.

Die Mikroornamentation auf den samtschwarzen Schuppen der Gabunviper ist ein weiteres Beispiel dafür, dass die Gesetze der Physik sowohl auf die Natur als auch auf technologische Produkte wirken und zu ähnlichen Lösungen führen. Bedenkt man das Verhältnis von Haltbarkeit und Gewicht der Strukturen der Gabunviper, so steht die Schlange den technischen ultraschwarzen Oberflächen in nichts nach. Dies gilt besonders, wenn man bedenkt, dass die Westafrikanische Gabunviper mit ihren feinen Strukturen bis zur nächsten Häutung viele Monate durch das Unterholz schlängelt.

4.3.2 Die strukturunterstützte samtschwarze Färbung der Vipern (Viperidae)

Zusammenfassung

Die Westafrikanische Gabunviper (*Bitis rhinoceros*) besitzt auf ihren Rückenschuppen Oberflächenstrukturen (Mikroornamentation), welche die samtschwarze Färbung ihrer Zeichnung unterstützen. Die Mikroornamentation stimmt genau mit den Grenzen der dunklen Zeichnung des Rückens überein. Auf den schwarzen Schuppenbereichen wirkt die Oberflächengeometrie aus blattartigen Mikrostrukturen bedeckt von Nanorippen in Kombination mit absorbierenden Pigmenten anti-reflektiv und absorbierend und führt so zu einer tiefschwarzen samtartigen Färbung. In dieser Studie wurden die Dorsalschuppen von sieben weiteren Vertretern der Familie der Viperidae mit dem Rasterelektronenmikroskop auf farbunterstützende Mikroornamentation untersucht. Bei fünf der sechs untersuchten Arten der Gattung *Bitis* und zwei weiteren Arten aus Unterfamilien der Viperidae, den Viperinae und Crotalinae, wurden spezialisierte Mikro- und Nanostrukturen in den dunkel gefärbten Regionen entdeckt. Die Ausprägung dieser Strukturen korreliert bei den Arten mit der Farbtiefe der dunklen Zeichnung. Die Ergebnisse dieser Studie zeigen damit für die Gattung *Bitis*, dass die dorsale Mikroornamentation nicht nur durch die Phylogenie bestimmt wird, sondern auch von der Färbung abhängt, welche wiederum an die vorherrschenden Farben der Habitate angepasst ist. Zudem zeigt die Studie, dass insbesondere das hohe Aspektverhältnis (Höhe/Breite) der Nanostrukturen von entscheidender Bedeutung für den farbunterstützenden Effekt ist.

Einleitung

In der vorhergehenden Studie wurde an der Westafrikanischen Gabunviper (*Bitis rhinoceros*) der Beitrag von Oberflächenstrukturen (Mikroornamentation (Picado, 1931)) zur Färbung nachgewiesen (Kapitel 4.3.1). Der Rücken dieser großen Schlange ist von einem einzigartigen Muster aus geometrischen hellen und schwarzen Flecken bedeckt. Die schwarzen Hautregionen besitzen durch ihre samtige Textur eine ungewöhnliche räumliche Tiefe. Auf den Oberflächen der schwarzen Schuppen wurde ein einzigartiges hierarchisches Muster aus blattartigen Mikrostrukturen und Nanorippen entdeckt. Dagegen waren die Oberflächen heller Schuppen nur schwach strukturiert und hatten flache Erhebungen mit kleinen Höhlungen (engl. *pits*). Messungen

zeigten, dass die samtschwarzen Hautregionen ein breites Lichtspektrum (nahes UV - nahes IR) in alle Richtungen fünfmal schwächer reflektieren als helle Bereiche (siehe Abschnitt 4.3.1). Der Absorptionsgrad schwarzer Flächen war höher als der helleren Regionen. Diese Eigenschaften basieren auf der Kombination aus einer antireflektiven Oberflächengeometrie und absorbierenden Pigmenten.

Ein Blick auf die mit *B. rhinoceros* verwandten Arten der Gattung *Bitis* oder der Viperidae zeigt, dass Vertreter dieser Schlangenfamilie durch ihre dorsale Färbung gut an die vorherrschenden Farben in den jeweiligen Habitaten angepasst sind. Bei den Arten der Gattung *Bitis* hat der Körper eine helle Grundfarbe, auf der sich eine artspezifische Zeichnung aus mehr oder weniger dunklen geometrischen Flecken befindet (Spawls u. Branch, 1995). Bei Arten arider Habitate ist die dunkle Färbung in der Regel heller und schwächer ausgeprägt als bei Arten aus humiden Regionen (Spawls u. Branch, 1995). Auch Vertreter anderer Unterfamilien der Viperidae, die Krötenvipern (Casinae) und Grubenottern (Crotalinae) (Liem u. a., 1971; Knight u. Mindell, 1993; Lawson u. a., 2005), tragen auf ihrem Rücken eine Zeichnung aus geometrischen dunklen Flecken.

Obwohl die dorsale Mikroornamentation vieler Vertreter der Viperidae, und sogar bei der Gattung *Bitis*, untersucht wurde (Pockrandt, 1936; Price, 1982; Stille, 1987; Beyerlein, 1998; Joger u. Courage, 1999), wurden zwei unterschiedliche Mikroornamentationsmuster, die mit den Grenzen der dunklen Zeichnung übereinstimmen und die Färbung unterstützen, erst in dieser Arbeit an *B. rhinoceros* beschrieben (Kapitel 4.3.1).

In dieser Studie wurde die Mikroornamentation der hellen und dunklen Bereiche der Dorsalschuppen von *B. rhinoceros*, fünf weiteren Arten der Gattung *Bitis* und zwei weiteren Arten der Viperidae untersucht und miteinander verglichen. Die Mikroornamentationsmuster wurden in Hinblick auf ihre optischen Eigenschaften und ihren Beitrag zur schwarzen Färbung diskutiert. In der Diskussion wurden auch phylogenetische und ökologische Aspekte berücksichtigt.

Material and Methoden

In dieser Studie wurde die Mikroornamentation anhand von Exuvien von neun Vipernarten (Viperidae) untersucht. Dafür wurden sechs Arten der Gattung *Bitis* (*B. arietans* (MÉRREM, 1820), *B. caudalis* (SMITH, 1839), *B. cornuta* (DAUDIN, 1803), *B. rhinoceros* (SCHLEGEL, 1855), *B. schneideri* (BOETTGER, 1886), *B. worthingtoni*,

PARKER, 1932), *Daboia russelii* (SHAW & NODDER, 1797) aus der Unterfamilie der Echten Vipern (Viperinae) und eine Art (*Porthidium ophryomegas* (BOCOURT, 1868) aus der Unterfamilie der Grubenottern (Crotalinae) betrachtet. Das Material stammte von Tieren aus dem Tierpark Hagenbeck (Tierpark Hagenbeck gGmbH, Hamburg, Deutschland) und von privaten Züchtern.

Rasterelektronenmikroskopie (REM)

Für die Rasterelektronenmikroskopie wurden 2 cm² große Stücke aus dem dorsalen Teil der Exuvie je eines Individuums pro Art ausgeschnitten. Die Exuvienstücke wurden auf Aluminiumhaltern mit doppelseitigen Leitpads aus Kohle befestigt (Plano, Wetzlar, Deutschland) und in einem Sputtercoater (SCD040, Balzers Union, Liechtenstein) mit einer 20 nm dicken Goldschicht beschichtet. Die Proben wurden mit einem Cambridge Stereoscan S200 Mikroskop (Cambridge Instruments, Cambridge, UK) bei 25 kV untersucht.

Ergebnisse

Die dorsalen Teilstücke der Exuvien hatten bei allen untersuchten Arten eine helle Grundfärbung. Bei allen Tieren blieb jedoch auch die artspezifische Zeichnung aus dunklen geometrischen Flecken auf den Exuvien in Form eines dunklen Musters erhalten.

Die Dorsalschuppen aller untersuchten Arten hatten eine hierarchisch strukturierte Oberfläche aus Grob- und Feinstrukturen. Der Durchmesser der Grobstrukturen betrug zwischen 10 und 30 µm (Mikrostrukturen). Die Feinstrukturen waren kleiner als ein Mikrometer (Nanostrukturen). Mit Ausnahme von *B. schneideri* unterschieden sich die dunkel gefärbten Dorsalschuppen in ihrer Oberflächenstrukturierung bei allen Arten von den restlichen hell gefärbten Bereichen der Exuvie (Tab. 4.1).

Abgesehen von *B. schneideri* hatten untersuchten Arten der Gattung *Bitis* (*B. arietans*, *B. caudalis*, *B. cornuta*, *B. rhinoceros* und *B. worthingtoni*) auf den Oberflächen der dunklen Bereiche der Schuppen blattartigen Mikrostrukturen (Abb. 4.22 A, 4.23 A, 4.24 A, 4.25 A, 4.26 A, 4.27 A). Diese waren wiederum von netz- oder rippenförmigen Nanostrukturen bedeckt (Abb. 4.22 C, 4.23 C, 4.24 C, 4.25 C, 4.27 C). Am stärksten ausgeformt waren die Nanostrukturen bei *B. rhinoceros*, doch auch *B. worthingtoni* hatte deutlich ausgeprägte Rippenstrukturen (Abb. 4.22 C und 4.27 C). Bei *B. arietans*

war die Nanostrukturierung am schwächsten ausgeprägt (Abb. 4.23 C). Sie bestand lediglich aus kleinen Höhlungen (engl. *pits*).

Auf den hell gefärbten Bereichen der Dorsalschuppen waren die Mikrostrukturen bei allen Arten schwächer ausgeprägt (Abb. 4.22 B, 4.23 B, 4.24 B, 4.25 B, 4.27 B). Die Oberfläche war von kleinen Hügeln bedeckt, deren Dichte ungefähr der der Blattstrukturen entsprach (Abb. 4.22 B, 4.23 B, 4.24 B, 4.25 B, 4.27 B). Die Oberflächen dieser Hügel hatten bei allen Arten in regelmäßigen Abständen *Pits* wie die Nanostrukturen der dunklen Bereiche von *B. arietans* (Abb. 4.22 D, 4.23 D, 4.24 D, 4.25 D, 4.27 D). Die Schuppen von *B. schneideri* waren dagegen unabhängig von ihrer Färbung von einem einförmigen Muster aus hügelartigen Mikrostrukturen bedeckt (4.26 A, B). Diese wiesen sowohl in den hellen als auch in den dunkel gefärbten Regionen *Pits* auf ihrer Oberfläche auf wie die hellen Schuppenbereiche der anderen Arten der Gattung *Bitis* (4.26 C, D).

Bei *Daboia russellii* und *Porthidium ophryomegas* unterschieden sich dunkle von hellen Schuppenoberflächen nur in ihrer Nanostrukturierung. Helle und dunkle Schuppenbereiche von *Daboia russellii* waren auf der mikroskopischen Ebene von hügelartigen Strukturen bedeckt (Abb. 4.28 A, B). Die Nanostrukturierung bestand in den dunklen Bereichen aus gewundenen, schmalen, hohen Rippen (Abb. 4.28 C), in den hellen Bereichen aus breiteren, weniger hohen parallelen Rippen (Abb. 4.28 D).

Die Dorsalschuppen von *Porthidium ophryomegas* waren in den hellen und dunklen Bereichen von runden, hügelartigen Mikrostrukturen bedeckt (Abb. 4.29 A, B). Während die hellen Schuppenoberflächen wie bei den untersuchten Arten der Gattung *Bitis* eine Nanostrukturierung aus *Pits* aufwiesen (Abb. 4.29 C), waren auf den dunklen Flächen die Stege zwischen den *Pits* zu einem netzförmigen Muster aufgewölbt (Abb. 4.29 D). An den Knotenpunkten des Netzes befanden sich noppenförmige Strukturen (Abb. 4.29 D).

Insbesondere bei *B. rhinoceros*, *B. worthingtoni* und *D. russellii* hatte die Nanostrukturierung der dunklen Bereiche der Dorsalschuppen ein deutlich höheres Aspektverhältnis (Höhe/Breite) als die Nanostrukturen der hell gefärbten Bereiche (Abb. 4.22, 4.27, 4.28).

Tabelle 4.1: Übersicht der Mikroornamentation der schwarz gefärbten Bereiche von Dorsalschuppen verschiedener Arten der Viperidae und ihre Unterschiede zur Mikroornamentation hell gefärbter Bereiche.

	blattartige Mikrostruktur	Nanostruktur	Unterschied zu den hell gefärbten Flächen
Viperinae:			
<i>Bitis arietans</i>	ja	nein, nur <i>Pits</i>	Mikrostruktur
<i>Bitis caudalis</i>	ja	netzförmig	Mikro- u. Nanostruktur (schwach)
<i>Bitis cornuta</i>	ja	netzförmig	Mikro- u. Nanostruktur (schwach)
<i>Bitis rhinoceros</i>	ja	parallele Rippen	Mikro- u. Nanostruktur
<i>Bitis schneideri</i>	nein	nein, nur <i>Pits</i>	keine
<i>Bitis worthingtoni</i>	ja	parallele Rippen	Mikro- u. Nanostruktur
<i>Daboia russelii</i>	nein	gewundene Rippen	Nanostruktur
Crotalinae:			
<i>Porthidium ophrymegas</i>	nein	netzförmige Rippen mit Noppen	Nanostruktur

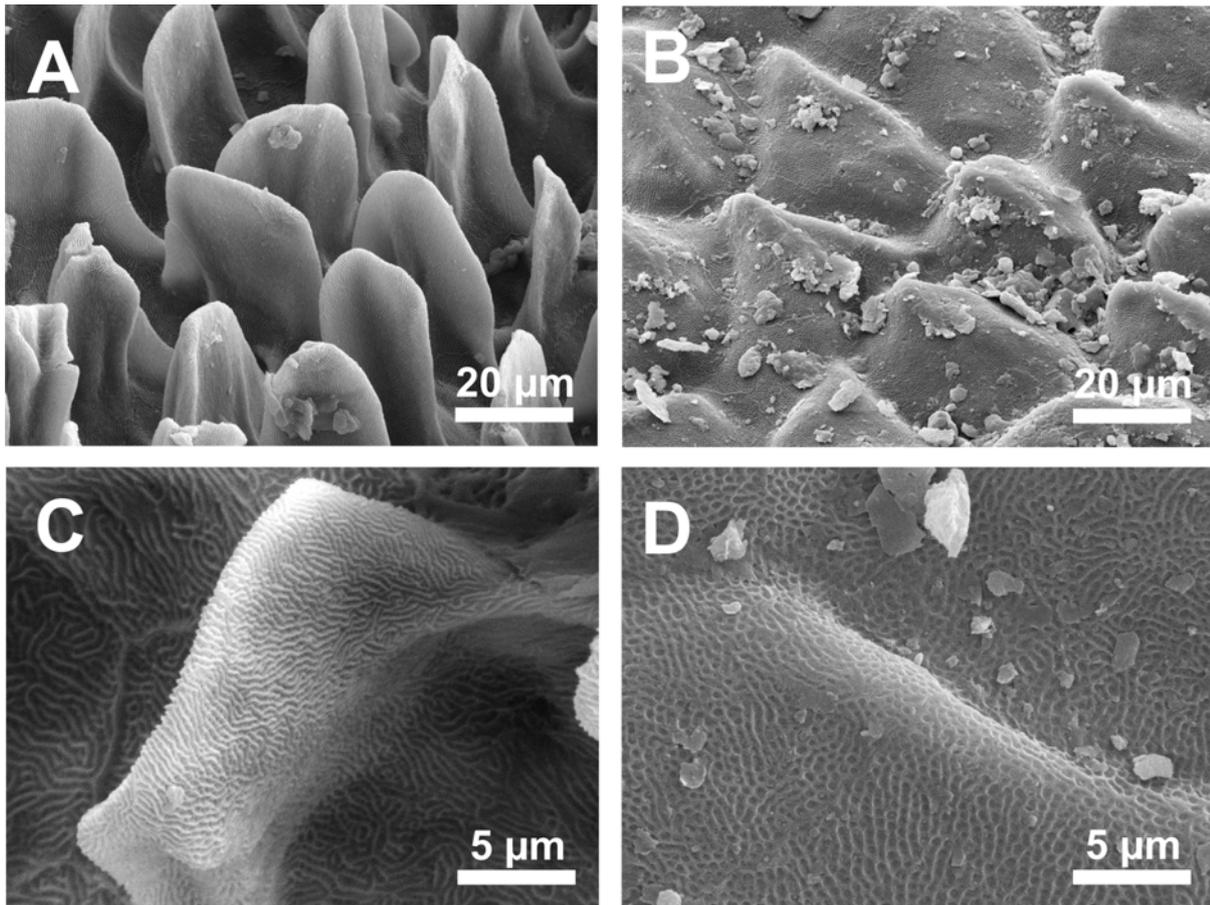


Abbildung 4.22: Mikroornamentation von *Bitis rhinoceros* (Viperinae). **(A)** Blattartige Mikrostrukturen auf einer schwarz gefärbten Dorsalschuppe. **(B)** Hügelartige Mikrostrukturen auf einer hell gefärbten Dorsalschuppe. **(C)** Nanorippen auf einer blattartigen Mikrostruktur auf einer schwarz gefärbten Dorsalschuppe. **(D)** Höhlungen (engl. *pits*) auf einer hügelartigen Mikrostruktur auf einer hell gefärbten Dorsalschuppe.

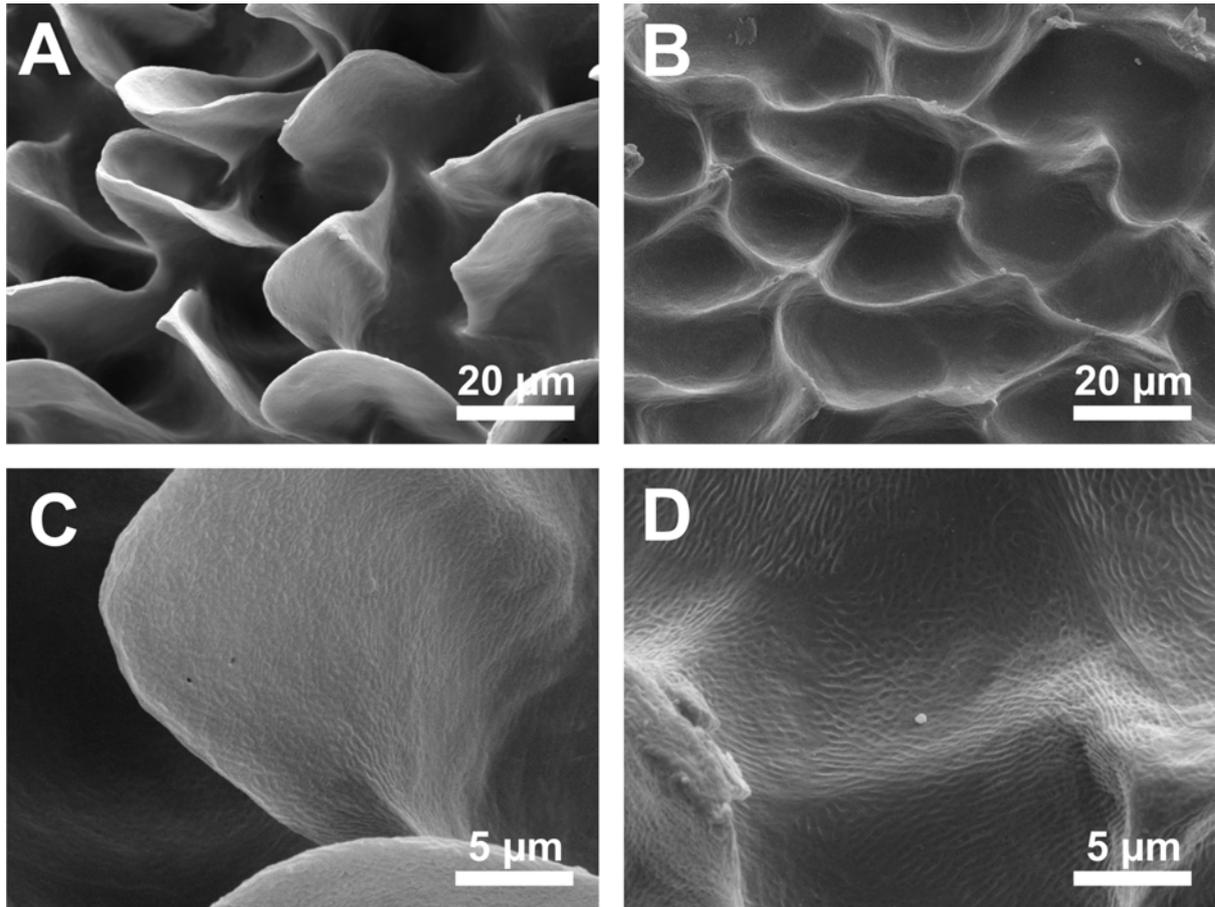


Abbildung 4.23: Mikroornamentation von *Bitis arietans* (Viperinae). **(A)** Blattartige Mikrostrukturen auf einer schwarz gefärbten Dorsalschuppe. **(B)** Hügelartige Mikrostrukturen auf einer hell gefärbten Dorsalschuppe. **(C)** Höhlungen (engl. *pits*) auf einer blattartigen Mikrostruktur auf einer schwarz gefärbten Dorsalschuppe. **(D)** Höhlungen auf einer hügelartigen Mikrostruktur auf einer hell gefärbten Dorsalschuppe.

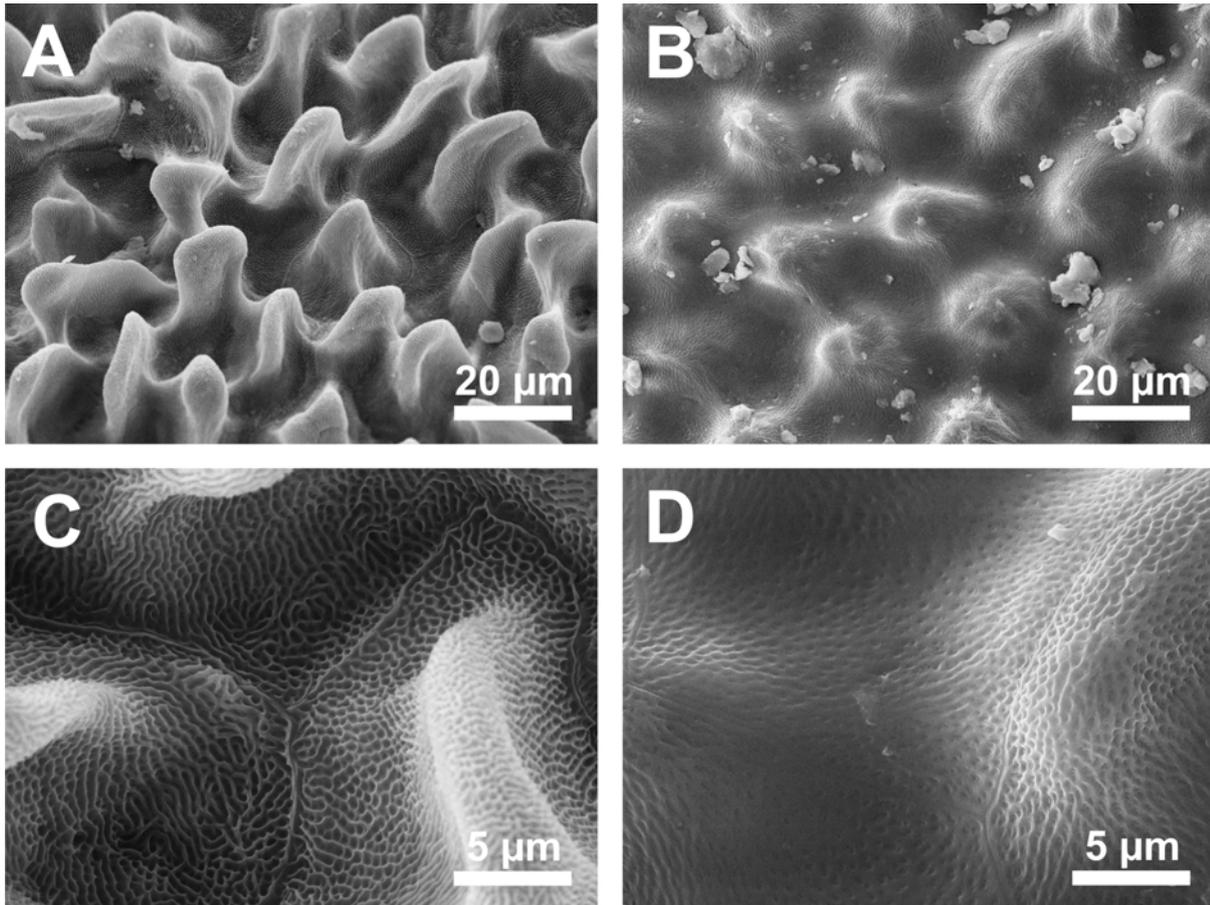


Abbildung 4.24: Mikroornamentation von *Bitis caudalis* (Viperinae). **(A)** Blattartige Mikrostrukturen auf einer schwarz gefärbten Dorsalschuppe. **(B)** Hügelartige Mikrostrukturen auf einer hell gefärbten Dorsalschuppe. **(C)** Netzartige Nanostrukturen auf einer blattartigen Mikrostruktur auf einer schwarz gefärbten Dorsalschuppe. **(D)** Höhlungen (engl. *pits*) auf einer hügelartigen Mikrostruktur auf einer hell gefärbten Dorsalschuppe.

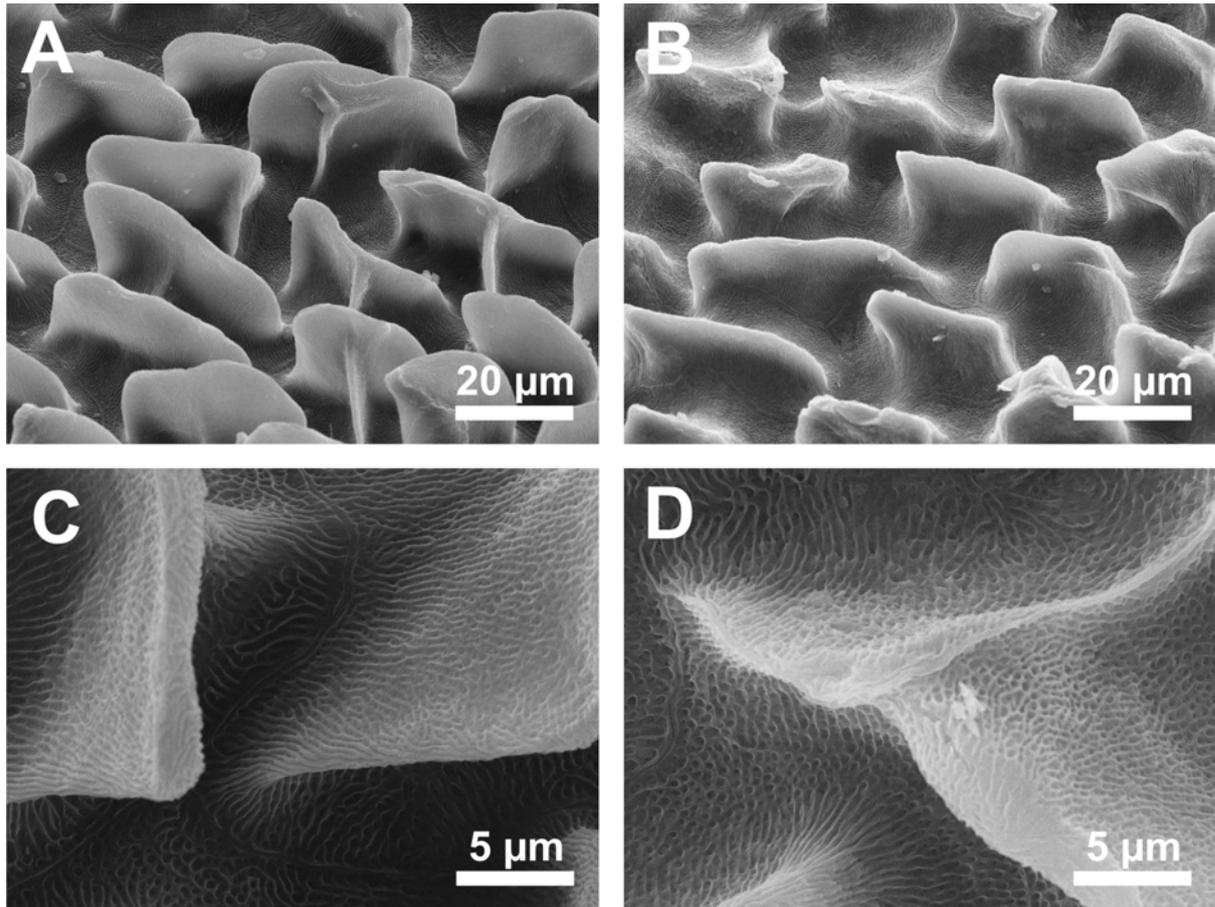


Abbildung 4.25: Mikroornamentation von *Bitis cornuta* (Viperinae). (A) Blattartige Mikrostrukturen auf einer schwarz gefärbten Dorsalschuppe. (B) Hügelartige Mikrostrukturen auf einer hell gefärbten Dorsalschuppe. (C) Netzförmige Nanostrukturen auf einer blattartigen Mikrostruktur auf einer schwarz gefärbten Dorsalschuppe. (D) Höhlungen (engl. *pits*) auf einer hügelartigen Mikrostruktur auf einer hell gefärbten Dorsalschuppe.

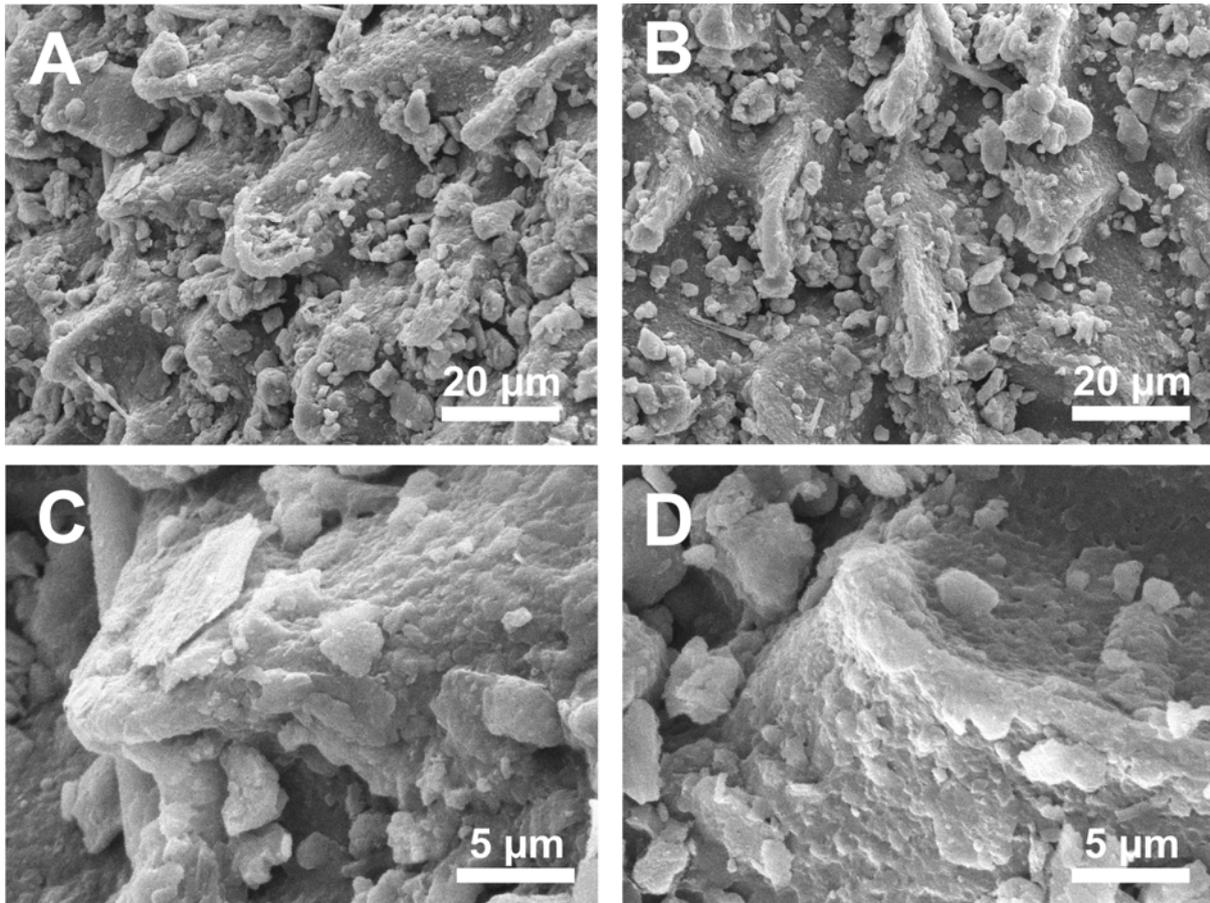


Abbildung 4.26: Mikroornamentation von *Bitis schneideri* (Viperinae). (A) Hügelartige Mikrostrukturen auf einer schwarz gefärbten Dorsalschuppe. (B) Hügelartige Mikrostrukturen auf einer hell gefärbten Dorsalschuppe. (C) Höhlungen (engl. *pits*) auf einer hügelartigen Mikrostruktur auf einer hell gefärbten Dorsalschuppe. (D) Höhlungen (engl. *pits*) auf einer hügelartigen Mikrostruktur auf einer hell gefärbten Dorsalschuppe.

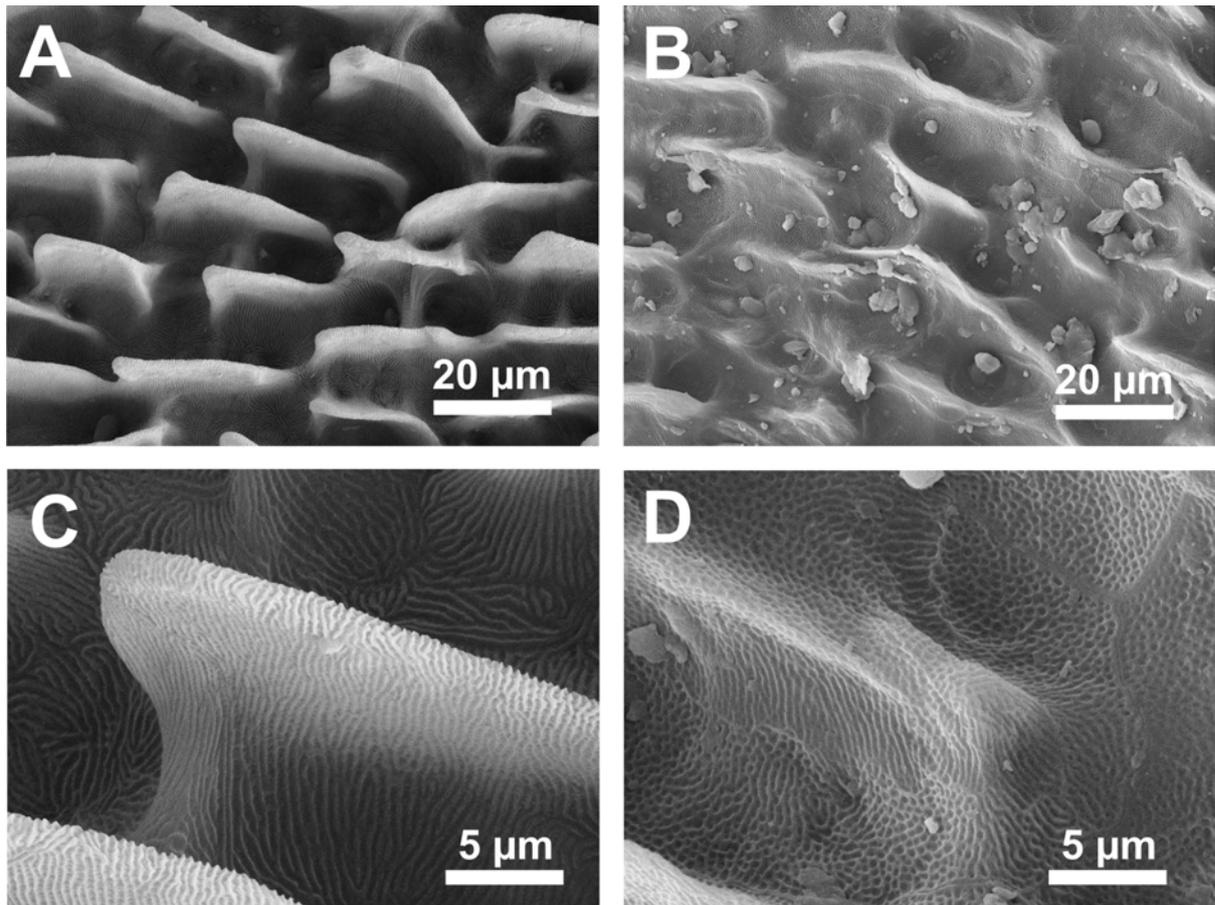


Abbildung 4.27: Mikroornamentation von *Bitis worthingtoni* (Viperinae). (A) Blattartige Mikrostrukturen auf einer schwarz gefärbten Dorsalschuppe. (B) Hügelartige Mikrostrukturen auf einer hell gefärbten Dorsalschuppe. (C) Nanorippen auf einer blattartigen Mikrostruktur auf einer schwarz gefärbten Dorsalschuppe. (D) Höhlungen (engl. *pits*) auf einer hell gefärbten Dorsalschuppe.

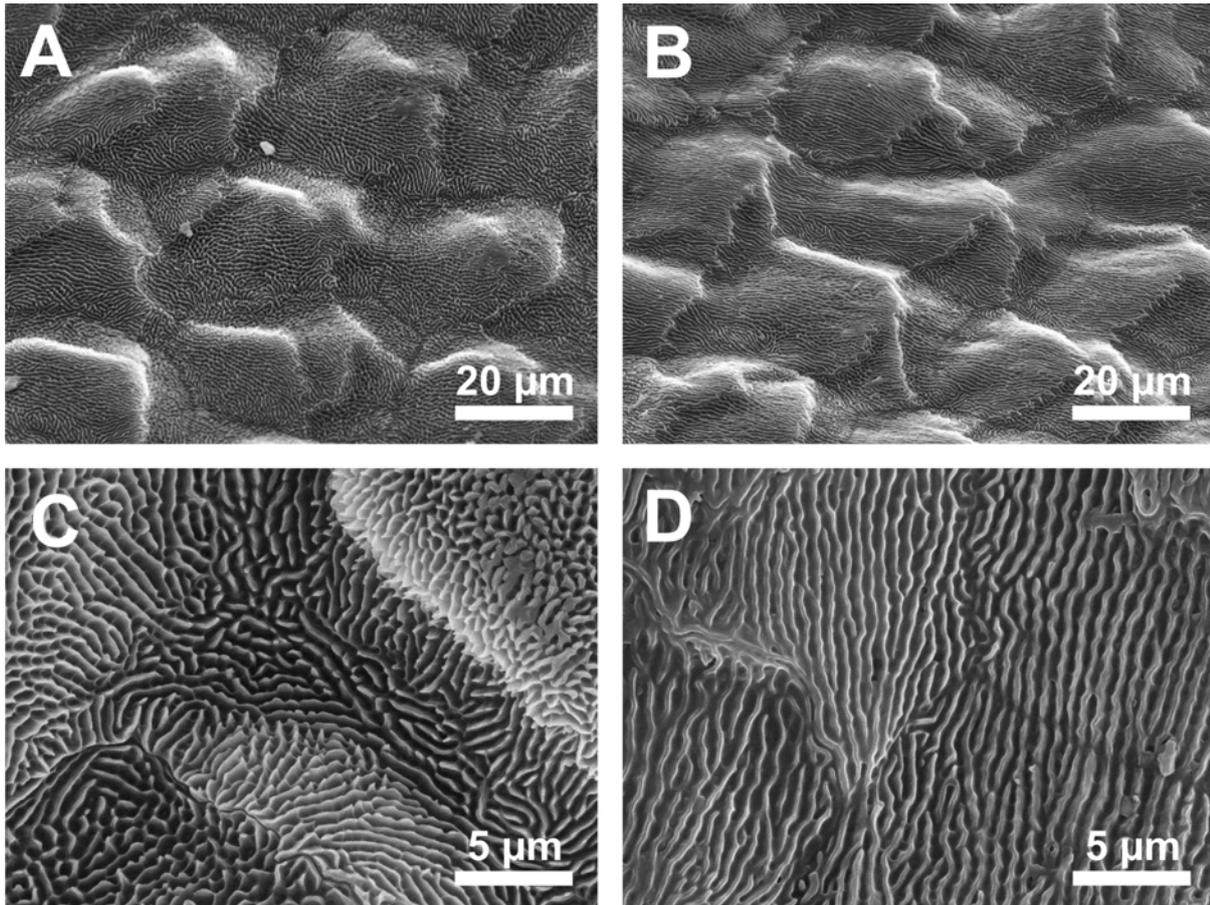


Abbildung 4.28: Mikroornamentation von *Daboia russelii* (Viperinae). (A) Hügelförmige Mikrostrukturen auf einer schwarz gefärbten Dorsalschuppe. (B) Hügelförmige Mikrostrukturen auf einer hell gefärbten Dorsalschuppe. (C) Gewundene schmale hohe Nanorippen auf einer hügelartigen Mikrostruktur auf einer schwarz gefärbten Dorsalschuppe. (D) Parallele flache Nanorippen auf einer hügelartigen Mikrostruktur auf einer hell gefärbten Dorsalschuppe.

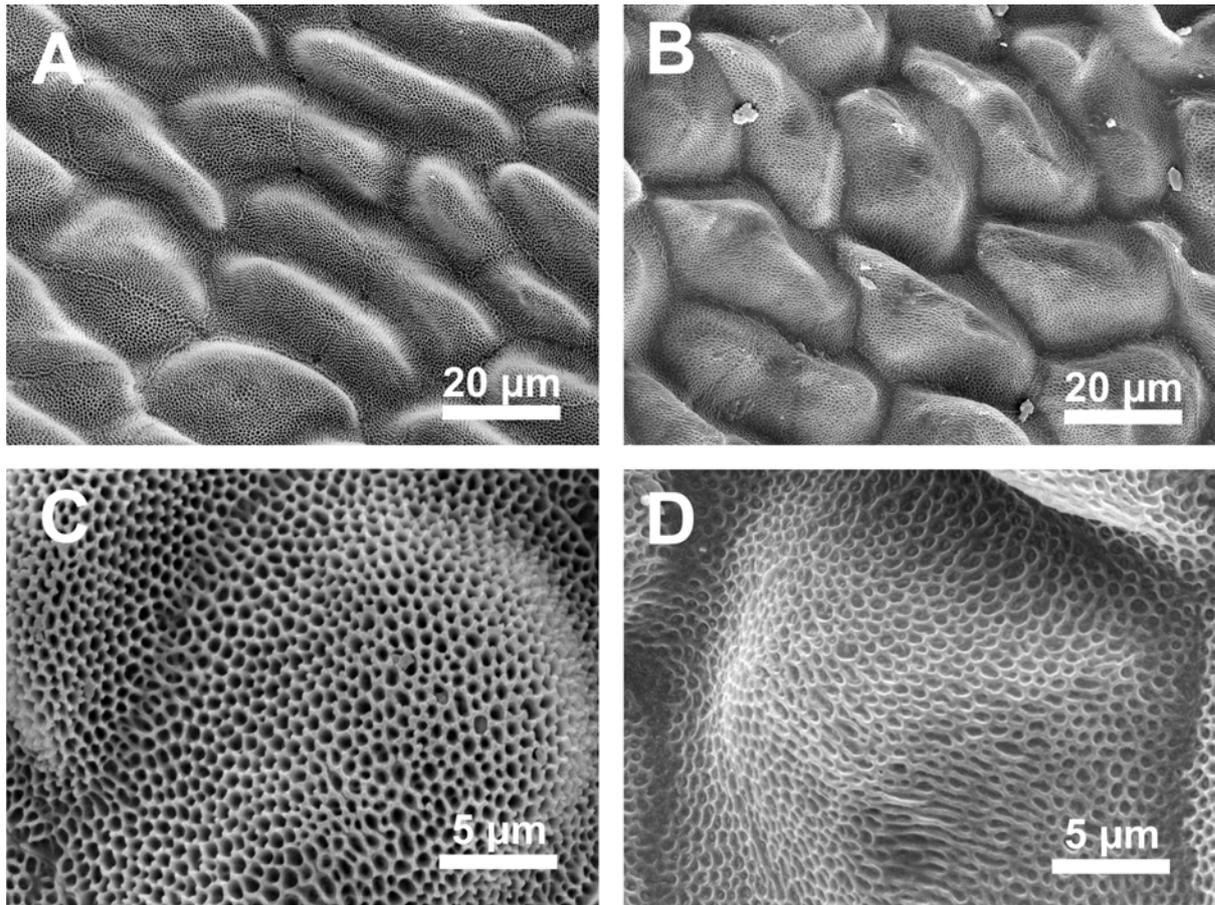


Abbildung 4.29: Mikroornamentation von *Porthidium ophryomegas* (Crotalinae). (A) Runde hügelartige Mikrostrukturen auf einer schwarz gefärbten Dorsalschuppe. (B) Runde hügelartige Mikrostrukturen auf einer hell gefärbten Dorsalschuppe. (C) Netzförmiges Muster aus Nanorippen auf einer runden hügelartigen Mikrostruktur auf einer schwarz gefärbten Dorsalschuppe. (D) Flache Nanorippen auf einer hügelartigen Mikrostruktur auf einer hell gefärbten Dorsalschuppe.

Diskussion

Optische Wirkung der Nano- und Mikrostrukturierung

Bei sechs der untersuchten Arten der Gattung *Bitis* (*B. arietans*, *B. caudalis*, *B. cornuta*, *B. rhinoceros*, *B. schneideri* und *B. worthingtoni*) und den zwei weiteren Arten der Viperidae (*Daboia russelii* und *Porthidium ophryomegas*) unterschied sich die Mikroornamentation der schwarz gefärbten Bereiche der Dorsalschuppen von der der hell gefärbten Flächen. Diese Unterschiede waren unterschiedlich stark ausgeprägt.

Betrachtet man die Farbtiefe der dunklen Zeichnung und die gesamte Färbung der Arten, deckt sich insbesondere der Grad der Ausformung der Nanostrukturen auf den schwarzen Regionen mit der Intensität der Färbung. Eine tiefschwarze samtig wirkende Zeichnung kommt insbesondere bei *B. rhinoceros* und *Daboia russelii* vor. Genau bei diesen Arten haben auch die Nanostrukturen auf den dunkel gefärbten Schuppenbereichen das höchste Aspektverhältnis (Höhe/Breite). Die Größenordnung der Nanostrukturen liegt dabei in der Größenordnung der Wellenlängen von sichtbarem Licht ($< 1 \mu\text{m}$). In der vorhergehenden Studie (Kapitel 4.3.1) wurde an der Westafrikanischen Gabunviper (*B. rhinoceros*) ausführlich das Funktionsprinzip dieser Strukturen dargelegt. Durch ihr hohes Aspektverhältnis wirken die Nanorippen wie Lichtfallen, da das Licht zwischen ihnen gleich mehrfach hin- und her reflektiert wird und bei jedem Ereignis absorbiert werden kann (*light-trapping*). Die Absorption wird durch dunkle Pigmentfarben in den Schuppen verstärkt.

Die Vorkommen der blattförmigen Strukturen auf den dunklen Hautregionen bei den untersuchten Arten der Gattung *Bitis* spricht auch für eine optische Funktion dieser Mikrostrukturen. Auch diese Strukturen wirken wie Lichtfallen in größerem Maßstab. Zudem verändern sie auch bei Arten mit hellerer Färbung, die weniger absorbierende Pigmente besitzen, wie bei *B. caudalis*, die optischen Eigenschaften der Epidermis. So haben die Oberflächen mit Blattstrukturen auch ohne absorbierende Pigmente andere Reflexionseigenschaften als die weniger strukturierten hellen Flächen. Im Gegensatz zur Totalreflektion ebener Oberflächen wird das Licht nach dem Lambertschen-Strahlungsgesetz an den Blattstrukturen diffus in alle Richtungen reflektiert, wodurch die Flächen matt und nicht glänzend wirken.

Ökologische Aspekte der dorsalen Mikroornamentation

In der vorhergehenden Studie (Kapitel 4.3.1) wurde für die Westafrikanische Gabunviper (*B. rhinoceros*) diskutiert, inwiefern die alternierenden hellen und dunklen Hautbereiche mit ihren verschiedenen Reflexionseigenschaften der Tarnung dienen. Durch die Imitation des Lichtspiels verschieden reflektierender Oberflächen aus der Umgebung (*obliterative shading*) und die geometrische Form der dunklen Zeichnung wird die Körperform der Tiere vor einer strukturreichen Umgebung aufgelöst (*disruptive coloration*) (Stevens u. Merilaita, 2009). Dieses Prinzip ist besonders in Habitaten mit stark kontrastierenden Farben und Lichtintensitäten effektiv. Diese finden sich auf dem Boden von Buschlandschaften und Wäldern. Dies liegt zum einen an dem Lichtspiel der Baumkronen. Zum anderen ist der Waldboden von verschiedenstem Pflanzenmaterial bedeckt. In ariden Zonen, wie Steppen und Wüsten ist die Umgebung weit weniger kontrastreich.

Tatsächlich tragen in der Gattung *Bitis* Arten arider Habitate nur eine schwach ausgeprägte dunkle Zeichnung auf dem Rücken. So ist die Haut der Wüstenarten *B. caudalis*, *B. peringueyi*, *B. schneideri* und *B. xeropaga* fast komplett sandfarben gefärbt (Spawls u. Branch, 1995; Shine u. a., 1992). Und auch Arten aus felsigen Gebieten wie *B. arietans*, *B. atropus*, *B. cornuta*, *B. inornata*, *B. rubidia* und *B. worthingtoni* sind zwar generell dunkler gefärbt, haben jedoch eine wenig kontrastierende Zeichnung (Spawls u. Branch, 1995). Die waldbewohnenden Arten *B. gabonica*, *B. nasicornis* und *B. rhinoceros* haben dagegen eine sehr markante dunkle Rückenzeichnung, die stark zu den übrigen hellen Flächen kontrastiert. Und die kontrastreich gefärbte Art, *B. parviocula*, kommt im Hochland zumindest in Waldnähe vor (Böhme, 1977).

Bei diesen Arten würde eine Unterstützung der Pigmentfarben also besonders zur Tarnung beitragen. Tatsächlich wurden in dieser Studie bei der Waldart *B. rhinoceros* die am stärksten ausgeprägten Nanostrukturen entdeckt. Bei der Wüstenart *B. schneideri* unterschied sich die Oberfläche dunkler Schuppen dagegen nicht von der heller Schuppen. Es sind jedoch morphologische Untersuchungen an weiteren Arten der Gattung *Bitis* notwendig, um die Korrelation zwischen färbungsunterstützenden Oberflächenstrukturen und Habitat zu bestätigen. Zudem ist besonders in den ariden und kühleren Habitaten zu bedenken, dass der Anteil der dunklen Pigmente und die Reflexions- und Transmissionseigenschaften der Haut von Reptilien auch durch thermoregulatorische Faktoren determiniert wird (Hutchinson u. Larimer, 1960; Cloudsley-Thompson, 1999; Trullas u. a., 2007).

Dennoch ergänzt die in dieser Studie herausgearbeitete ökologische Bedeutung der Mikroornamentation innerhalb der Viperidae mit Schwerpunkt auf der Gattung *Bitis* frühere ökologische Interpretationen der Mikroornamentation dieser Schlangenfamilie. Bereits Beyerlein (1998) wies in ihren vergleichenden Studien zur Mikroornamentation der Viperidae neben einer phylogenetischen Diskussion auch auf die ökologischen Aspekte der dorsalen Mikroornamentation hin. Dabei interpretierte Beyerlein (1998) die hügelartigen Strukturen der sandlebenden Wüstenarten der Gattungen *Cerastes*, *Crotalus*, *Echis* und *Pseudocerastes*, die in Form und Dimension den in dieser Studie beschriebenen Strukturen der hellen Hautregionen entsprechen, als Anpassung an dieses Habitat. Auch die hügelartigen Strukturen von *B. peringueyi* wurden von Beyerlein (1998) dementsprechend bewertet. In der vorliegenden Arbeit konnte nun gezeigt werden, dass die hügelartigen Mikrostrukturen bei allen untersuchten Vertretern der Viperidae einschließlich der Arten humider Regionen vorhanden sind, jedoch auf dunkel gefärbten Hautpartien als Anpassung an die Ökologie zu antireflektiven Strukturen weiter spezialisiert wurden.

Phylogenetische Interpretation der Mikroornamentation

Obwohl die Unterschiede zwischen der Mikroornamentation auf hell und dunkel gefärbten Regionen auf eine optische Funktion der dorsalen Mikroornamentation hinweisen, zeigt sich in dieser Studie auch ein enger Zusammenhang zwischen Phylogenie und Mikroornamentation. Gattungsspezifische Mikroornamentation wurde bereits von einigen Autoren beschrieben. Einige der Studien behandeln auch die Mikroornamentation von Gattungen der Viperidae (Stille, 1987; Price, 1982; Price u. Kelly, 1989; Beyerlein, 1998; Joger u. Courage, 1999). Leider wurde in keiner dieser Studien die Mikroornamentation von hellen und dunklen Hautregionen differenziert betrachtet. In dieser Studie wurden auf den dunkel gefärbten Regionen nur bei den Arten der Gattung *Bitis* blattförmige Strukturen gefunden. Auch in vorhergehenden breiten vergleichenden Studien zur dorsalen Mikroornamentation wurden diese Strukturen nur in der Gattung *Bitis* in den Arten *B. caudalis*, *B. atropis* und *B. peringueyi* beschrieben (Price, 1982; Joger u. Courage, 1999). Die Gattung *Bitis* gilt auch nach molekularen Daten als monophyletisch (Lenk u. a., 2001). Die blattförmigen Strukturen stellen somit ein taxonomisches Merkmal dieser Gattung dar. In weiteren Studien wäre eine Korrelation der Gestaltung der Nanostrukturen und mit den von Lenk u. a. (2001) und Calvete u. a. (2007) etablierten Untergruppen der Gattung

Bitis zu überprüfen.

Auch bei *Daboia russelii* und *Porthidium ophryomegas* wurden in dieser Studie auf den dunkel gefärbten Regionen der Haut spezialisierte Strukturen gefunden. Die Unterschiede der Mikroornamentation von hellen und dunklen Schuppen bestanden jedoch nur auf Ebene der Nanostrukturen. Mit Ausnahme von *B. arietans* wiesen Nanostrukturen auf dunklen Regionen bei allen untersuchten Schlangenarten ein höheres Aspektverhältnis auf als auf hellen Regionen, wobei das Aspektverhältnis bei Arten mit sehr dunkler Zeichnung am höchsten war. Dennoch war die Geometrie der Nanostrukturen sowohl bei den drei untersuchten Gattungen als auch innerhalb der Gattung *Bitis* verschieden. So waren die dunklen Dorsalschuppen von *D. russelii* von gewundenen Nanorippen und die Schuppen von *P. ophryomegas* von einem netzförmigen Muster aus Nanorippen mit noppenförmigen Strukturen an den Knotenpunkten bedeckt. *B. rhinoceros* und *B. worthingtoni* hatten parallele Nanorippen und *B. caudalis* ein einfaches netzförmiges Muster aus Nanorippen.

Nach Gensequenzdaten, immunologischen (Cadle, 1988; Heise u. a., 1995; Kelly u. a., 2003; Lawson u. a., 2005) und morphologischen Studien (Underwood u. Kochva, 1993; Jackson u. Fritts, 1995; Zaher, 1999) ist die Familie der Viperidae monophyletisch. Die Nanostrukturierung der hier untersuchten Vertreter der Crotalinae und Viperinae zeigt, dass in mindestens diesen beiden Linien ein Trend zur Optimierung der optischen Eigenschaften durch Nanostrukturen mit einem hohen Aspektverhältnis besteht. Dies geschieht bei allen Arten über Modifikation der Stege zwischen den Nanohöhlungen. Die Art der Modifikation (parallele, gewundene oder netzförmige Nanostrukturen) ist jedoch sehr variabel. Eine REM-Aufnahme der Dorsalschuppen von *Crotalus horridus* in einer Studie von Stille (1987) zeigt, dass diese Art der Crotalinae, welche eine samtschwarze Zeichnung trägt, ebenfalls papillöse Nanostrukturen mit hohem Aspektverhältnis besitzt, auch wenn die Studie leider keine Auskunft gibt, welche Farbe die untersuchte Hautpartie hatte. Dies kann als weiterer Beweis für den Trend zur farbunterstützenden Mikroornamentation innerhalb der Viperidae interpretiert werden. Jedoch fehlen neben einer breiteren Anzahl an Arten für allgemeine Aussagen auch Studien an den zwei weiteren basalen Linien der Viperidae (Liem u. a., 1971; Cadle, 1988; Knight u. Mindell, 1993; Heise u. a., 1995), den Feavipern (Azemiopinae) und den Krötenvipern (Causinae). Die tiefschwarze Rückenzeichnung von Vertretern der Gattung *Causus* weist zumindest auf eine farbunterstützende Mikro- und Nanostrukturierung hin. Bei der einzigen Art, der monotypischen Unterfamilie Azemiopinae, *Azemiops feae*, ist fast der gesamte Körper dunkel gefärbt. Da die

dunklen Schuppen jedoch glänzen und teilweise sogar irisierend wirken, ist bei dieser Unterfamilie kein durch Nanorippen hervorgerufener Samteffekt zu erwarten.

Ausblick

Diese Studie konnte einen Trend zur optischen Funktion der Mikroornamentation bei der Familie der Vipern belegen. Die äußere Erscheinung der Schlangen scheint nicht nur durch Pigmente, sondern durch das komplexe Zusammenwirken von Pigmenten, Mikro- und Nanostrukturen bestimmt zu werden. Die Färbung hängt sowohl von der Art der Mikrostrukturen als auch von dem Gehalt der absorbierenden Pigmente ab.

Weitere quantitative Messungen der Reflexion der verschiedenen Strukturmuster könnten zum besseren Verständnis der Zusammenhänge von Struktur und Absorptionseigenschaften beitragen.

4.3.3 Multifunktionale Mikroornamentation der Westafrikanischen Gabunviper (*Bitis rhinoceros*)

Zusammenfassung

Die Westafrikanische Gabunviper, *Bitis rhinoceros*, besitzt auf dem Rücken eine ungewöhnliche Zeichnung aus alternierenden geometrischen hellen und samtschwarzen Bereichen. In Kapitel 4.3.1 wurde gezeigt, dass die samtschwarze Färbung der Gabunviper durch einzigartige Mikrostrukturen auf den Schuppenoberflächen verstärkt wird. Schwarze Bereiche besitzen blattartige Makrostrukturen, welche von Nanorippen bedeckt sind. In Kombination mit absorbierenden Pigmenten sorgen diese Strukturen für sehr geringe Lichtreflexion in alle Richtungen. Die Dimension und das Aspektverhältnis der Strukturen auf den schwarzen Schuppenbereichen weisen jedoch auch auf wasserabweisende und selbstreinigende Eigenschaften der Oberfläche hin. In dieser Studie wurden die Benetzungs- und Reinigungseigenschaften von hellen und dunklen Schuppen der Westafrikanischen Gabunviper untersucht. Während helle Dorsalschuppen keine herausragenden Benetzungs- und Selbstreinigungseigenschaften zeigten, zeigten Wassertropfen auf den samtschwarzen Schuppen statische Kontaktwinkel von 160° und Abrollwinkel von weniger als 20° , was als Superhydrophobie angesehen wird. Die Selbstreinigungseigenschaft der Schuppen wurde durch Kontamination mit Partikeln und anschließendes Bedampfen mit Wasser nachgewiesen. Die schwarzen Schuppen waren nach dem Bedampfen wieder partikelfrei, während die hellen Schuppen weiterhin kontaminiert blieben. Bei der Oberflächengeometrie der samtschwarzen Schuppen der Gabunviper handelt es sich somit um eine multifunktionale Strukturierung, die nicht nur eine farbunterstützende Wirkung für die Tarnung hat, sondern auch wasserabweisende und selbstreinigende Eigenschaften. Das außergewöhnliche Design der Nanorippen kann auch als biologisches Vorbild für multifunktionale technische Oberflächen dienen.

Einleitung

In den Kapiteln 4.3.1 und 4.3.2 wurde der unterstützende Effekt von epidermaler Mikrostrukturierung auf die Färbung der Viperidae nachgewiesen. Die Dorsalschuppen der Westafrikanischen Gabunviper (*Bitis rhinoceros*) besitzen zwei verschiedene Typen von Oberflächenstrukturierung (Mikroornamentation), deren Grenzen mit der auffälligen, aus schwarzen und hellen Flächen bestehenden Zeichnung der Schlan-

ge übereinstimmen. Die schwarz gefärbten Schuppenbereiche haben eine einzigartige, hierarchische Strukturierung aus mikroskopischen blattartigen Erhebungen und Nanorippen (Abb. 4.30). Vergleichende optische Messungen an schwarzen und hellen Schuppenbereichen belegten die winkelunabhängige reflexionsminimierende und absorptionsmaximierende Funktion der Oberflächengeometrie der schwarzen Bereiche, insbesondere für die sichtbaren Anteile des Lichts. Es konnte gezeigt werden, dass der geringe Reflexionsgrad und das höhere Absorptionsvermögen der schwarzen Schuppenregionen durch die Kombination aus antireflektiver hierarchischer Strukturierung und absorbierenden Pigmenten hervorgerufen wird. Der hohe Kontrast zwischen stark reflektierenden hellen Hautbereichen und stärker absorbierenden, schwach reflektierenden schwarzen Bereichen trägt zur Tarnung der großen Schlange im kontrastierenden Spiel aus Licht und Schatten auf dem afrikanischen Regenwaldboden bei. Studien über die Zusammenhänge zwischen Oberflächenrauheit, Benetzungs- und Selbstreinigungseigenschaften und die Oberflächengeometrie der samtschwarzen Schuppenbereiche der Gabunviper lassen jedoch auch auf wasserabweisende und selbstreinigende Effekte der Mikroornamentation schließen (Extrand, 2002, 2004; Krupenkin u. a., 2004; Patankar, 2004a,b; Marmur, 2004; Lafuma u. Quéré, 2003; Nosonovsky u. Bhushan, 2005; Nosonovsky, 2007; Barbieri u. a., 2007; Li u. Amirfazli, 2008). Besonders die hierarchische Strukturierung, die Größenordnung und das hohe Aspektverhältnis der Nanostrukturen der Oberfläche (Länge/Breite) lassen solche Eigenschaften vermuten.

In dieser Studie wurden die Benetzungs- und Selbstreinigungseigenschaften der samtschwarzen Bereiche am Rücken der Westafrikanischen Gabunviper (*Bitis rhinoceros*) untersucht und mit den Eigenschaften der hellen Hautpartien verglichen. Dafür wurden die statischen Kontaktwinkel von Wassertropfen auf beiden Hautregionen bestimmt und die freie Oberflächenenergie berechnet. Um die Selbstreinigungsfähigkeit nachzuweisen, wurden helle und schwarze Bereiche der dorsalen Haut mit fluoreszierenden Mikropartikeln bestäubt, anschließend mit Wasser bedampft und auf ihren Reinigungsgrad quantitativ verglichen.

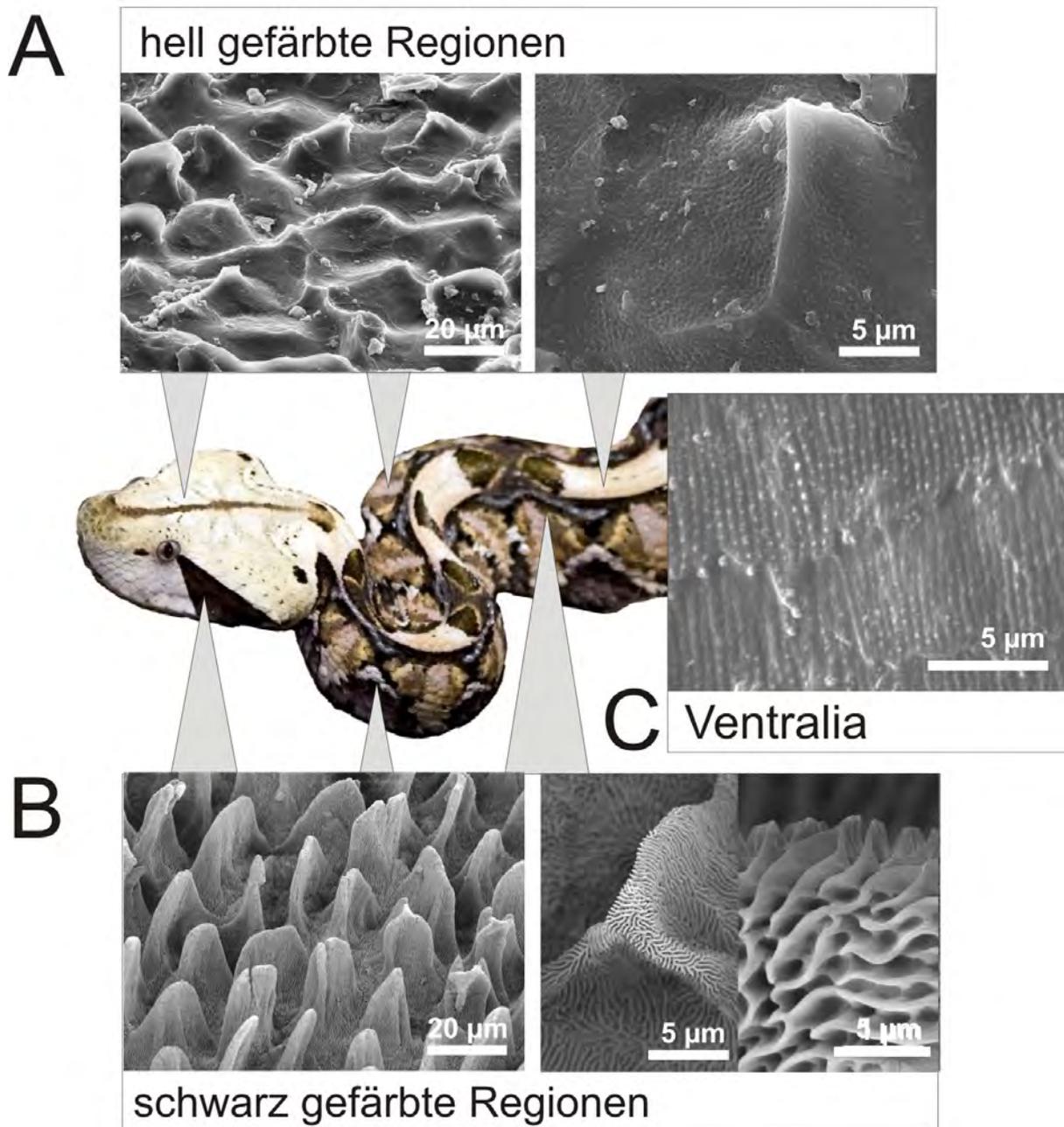


Abbildung 4.30: REM-Aufnahmen der Mikroornamentation der westafrikanischen Gabunvipere (*Bitis rhinoceros*). Die Grenzen und die Verteilung der dorsalen Mikroornamentationstypen stimmen mit der Verteilung der schwarzen und hellen Färbung überein. (Foto G. Westhoff) **(A)** Schwarze dorsale Regionen besitzen eine hierarchische Mikroornamentation aus mikroskopischen blattartigen Strukturen, die von Nanorippen bedeckt sind. **(B)** Helle dorsale Regionen weisen ein Muster aus mikroskopischen Erhebungen auf, bedeckt von kleinen Höhlungen im Nanometerbereich. **(C)** Ventralia sind von Nanorippen mit kleinen noppenförmigen Auswüchsen bedeckt.

Material und Methoden

Versuchstiere

Die Kontaktwinkelmessungen und Selbstreinigungversuche wurden an dorsalen und ventralen Teilen einer frisch gehäuteten Exuvie von *Bitis rhinoceros* durchgeführt. Das Tier wurde von einem privaten Halter gehalten.

Kontaktwinkelmessung

Um die Benetzbarkeit und freie Oberflächenenergie der verschiedenen Mikroornamentationstypen auf den Schuppen von *B. rhinoceros* zu bestimmen, wurden die Kontaktwinkel zwischen Tropfen aus Wasser, Diiodomethan und Ethylenglykol und verschiedenen Schuppentypen der Schlange gemessen. Dafür wurden ebene rechteckige Stücke mit einer Fläche von 25 mm² aus Ventralschuppen und hellen oder schwarzen Dorsalschuppen aus einer Exuvie von *B. rhinoceros* (Tierpark Hagenbeck gGmbH, Hamburg, Deutschland) ausgeschnitten. Mit der Applikatornadel eines Kontaktwinkelmessgeräts (OCA 20, Data Physics Instruments GmbH, Filderstadt, Deutschland) wurden jeweils 1 µl-Tropfen der Flüssigkeiten unter Innenraumbedingungen (T = 20 - 24 °C, Rel. Luftfeuchte = 45-55 %) auf den Schuppenstücken platziert. Auf diese Weise wurden Kontaktwinkel zwischen den verschiedenen Schuppentypen (ventral, dorsal schwarz, dorsal hell) und den drei Flüssigkeiten jeweils zehnmal gemessen. Durch die starke Hydrophobie der schwarzen Schuppen konnten Wassertropfen bei diesem Schuppentyp nicht von der Applikatornadel gelöst und auf die Schuppen gesetzt werden. Messungen auf diesen Flächen wurden mit der *needle-in*-Methode durchgeführt.

Berechnung der freien Oberflächenenergie der Schuppen

Die Youngsche Gleichung beschreibt das Verhältnis zwischen dem Kontaktwinkel der Flüssigkeit (θ), der Oberflächenenergie der Flüssigkeit (γ_l), des Festkörpers (γ_s) und der Grenzflächenenergie der Grenzfläche zwischen Flüssigkeit und Festkörper (γ_{sl}), im Drei-Phasen-Punkt, indem sich Gasphase (v), Flüssigkeit (l), und feste Phase (s) treffen (Young, 1805).

Im Falle von Oberflächen mit niedriger freier Oberflächenenergie kann der Spreit-

druck, welcher durch die Moleküle der Gasphase entsteht, die an der Oberfläche des Festkörpers adsorbiert werden, vernachlässigt werden (Kaelble, 1970). Damit erhält man folgende Gleichung:

$$\gamma_{sl} = \gamma_s - \gamma_l \cos(\theta).$$

Um mit dieser Gleichung die freie Oberflächenenergie (γ_s) zu ermitteln, werden die übrigen Variablen benötigt. Der statische Kontaktwinkel (θ) wurde in der Kontaktwinkelmessung bestimmt. Wendet man diese Daten und die Owens–Wendt–Rabel–Kaelble-Methode (OWKR-Methode, (Owens u. Wendt, 1969; Kaelble, 1970; Rabel, 1977)) für Oberflächen mit hoher Oberflächenenergie (Ventralschuppen, helle Dorsalschuppen) oder die Wu-Methode (Wu, 1971) für Oberflächen mit niedriger Oberflächenenergie an (schwarze Dorsalschuppen), kann die freie Oberflächenenergie aller drei Schuppentypen berechnet werden. Die dafür benötigten Werte der Oberflächenspannung (SFT, γ_l) der von Fowkes (1964) eingeführten polaren und dispersen Anteile der drei Flüssigkeiten können von anderen Autoren übernommen werden (Wasser, Diiodomethan: Busscher u. a. (1984), Ethylenglykol: Erbil u. a. (1997)). Eine detaillierte Beschreibung der hier verwendeten Modelle und Berechnungen sind in Zenkiewicz (2007) und Kapitel 3.1.2 beschrieben.

Kontamination und Bedampfung der Schuppen

Drei 5 x 5 cm große Stücke beider Typen von Dorsalschuppen (hell und schwarz) wurden aus der Exuvie von *B. rhinoceros* geschnitten und auf Plastikplatten geklebt. Der Zustand der unbehandelten Schuppenoberflächen wurde vor dem Experiment mit einer digitalen Spiegelreflexkamera (Olympus E-335, Olympus Deutschland GmbH, Hamburg, Deutschland) dokumentiert. Die Plastikplatten mit der Epidermis wurden horizontal auf den Boden einer Box gelegt und mit einer dünnen Schicht aus Redwop-Puder (Red-wop™, Lightning Powder Company Inc, Jacksonville, USA) bestäubt. Redwop ist ein fluoreszierendes, hydrophobes und leicht adhäsives Pulver auf der Basis von Lycopodium-Sporen. Die bestäubten Proben wurden erneut fotografiert. Dabei wurden die Proben zur Anregung der Fluoreszenz mit Schwarzlicht beleuchtet (Omnilux Schwarzlicht, energy saving, 25 W). Die bestäubten Proben wurden darauf vorsichtig in eine Glaskammer eingebracht, welche an einen Ultraschallverdampfer angeschlossen war (Maxi fogger, Terra Exotica, Terra Exotica, Alfeld, Deutschland). Dort wurden die Proben um 20° geneigt und 30 Minuten lang

mit Wasser bedampft. Im Anschluss wurden die Proben luftgetrocknet und erneut unter Schwarzlicht photographiert.

Rasterelektronenmikroskopie

Einzelne Schuppen der kontaminierten und bedampften Proben wurden ausgeschnitten, mit Kohlepad (Plano, Wetzlar, Deutschland) auf Probenhaltern aus Aluminium befestigt und mit einem Sputtercoater (SCD-040, Balzers Union, Liechtenstein) mit einer 10 nm dicken Goldschicht beschichtet. Die Rasterelektronenmikroskopischen Aufnahmen (REM-Aufnahmen) wurden mit einem Oxford-Rasterelektronenmikroskop erstellt (Cambridge Stereoscan S200 microscope, Cambridge Instruments, Cambridge, GB).

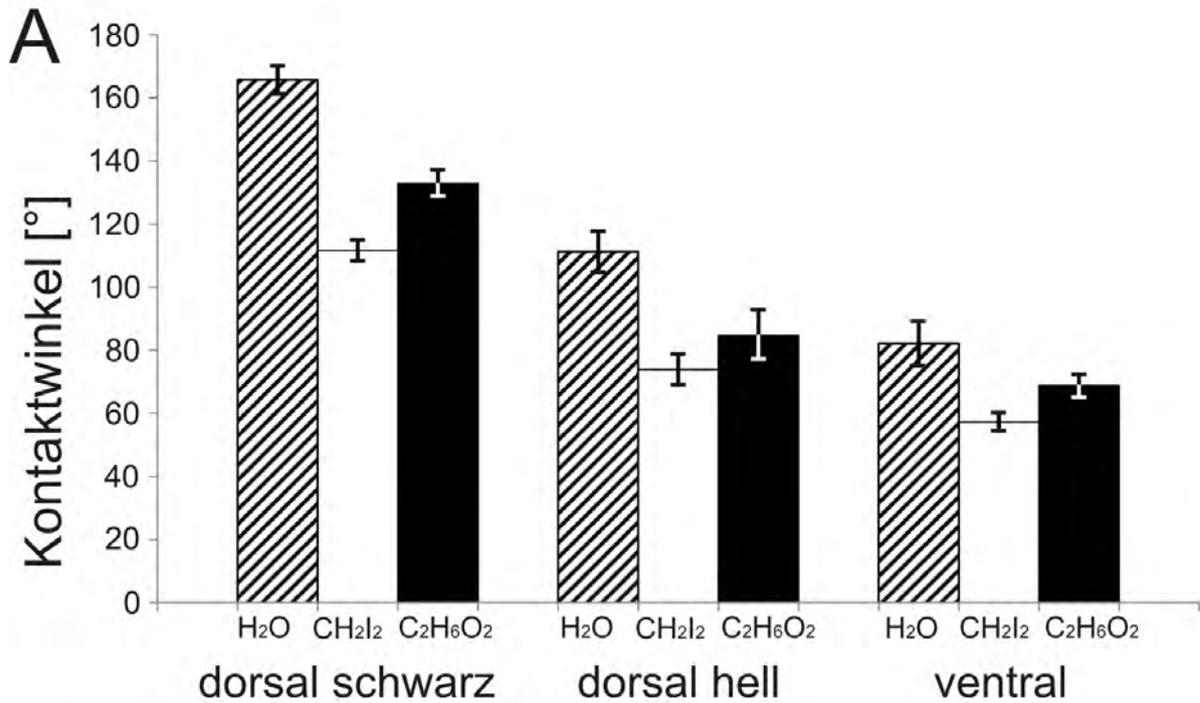
Ergebnisse

Kontaktwinkelmessungen

Die drei verschiedenen Schuppentypen der westafrikanischen Gabunviper zeigten verschiedene Benetzungseigenschaften für die drei Flüssigkeiten (Abb. 4.31 A, B). Alle drei Flüssigkeiten zeigten auf den schwarzen Dorsalschuppen die signifikant höchsten statischen Kontaktwinkel (One-way ANOVA, $P \leq 0,001$, Holm-Sidak Methode, $P \leq 0,05$). Auf den Ventralia zeigten allen drei Flüssigkeiten die signifikant höchsten statischen Kontaktwinkel (One-way ANOVA, $P \leq 0,001$, Holm-Sidak Methode, $P \leq 0,05$). Die statischen Kontaktwinkel von Wasser betragen auf schwarzen Dorsalschuppen $166^\circ \pm 4,4^\circ$, auf hellen Dorsalschuppen $111^\circ \pm 6,5^\circ$ und auf Ventralia $82^\circ \pm 7,0^\circ$ (Abb. 4.31 A, B). Auch in ihrer freien Oberflächenenergie unterschieden sich die Schuppentypen. Die freie Oberflächenenergie betrug bei den schwarzen Dorsalschuppen 5,5 mN/m (Wu-Methode), bei den hellen Dorsalschuppen 23,0 mN/m (OWRK-Methode) und bei den Ventralia 26,5 mN/m (OWRK-Methode).

Kontamination und Bedampfung der Schuppen

Nach dem Bestäuben in der Kontaminationskammer waren die hellen und schwarzen Oberflächen gleichmäßig mit Red-wop-Partikeln bedeckt (Abb. 4.32 A, B). Nach der 30-minütigen Bedampfung waren die schwarzen Bereiche der Proben weitgehend frei



B



Abbildung 4.31: (A) Statische Kontaktwinkel von 1 µl-Tropfen von Wasser (H₂O, schraffierte Balken), Diiodomethan (CH₂I₂, weiße Balken) und Ethylenglykol (C₂H₆O₂, schwarze Balken) schwarzen und hellen Dorsalschuppen und Ventralschuppen einer Exuvie von *Bitis rhinoceros*. Die Fehlerbalken geben die Standardabweichungen der Kontaktwinkel aus je zehn Messungen an. (B) Das Verhalten von Wassertropfen auf einer schwarz und hell gefärbten Dorsalschuppe *B. rhinoceros*. Auf der schwarzen Fläche verbleibt der Tropfen durch die superhydrophoben Eigenschaften der Mikroornamentation in seiner runden Form. Die helle Fläche ist von dem Tropfen benetzt. Die Mikroornamentation auf dieser Fläche erzeugt keine superhydrophoben Eigenschaften.

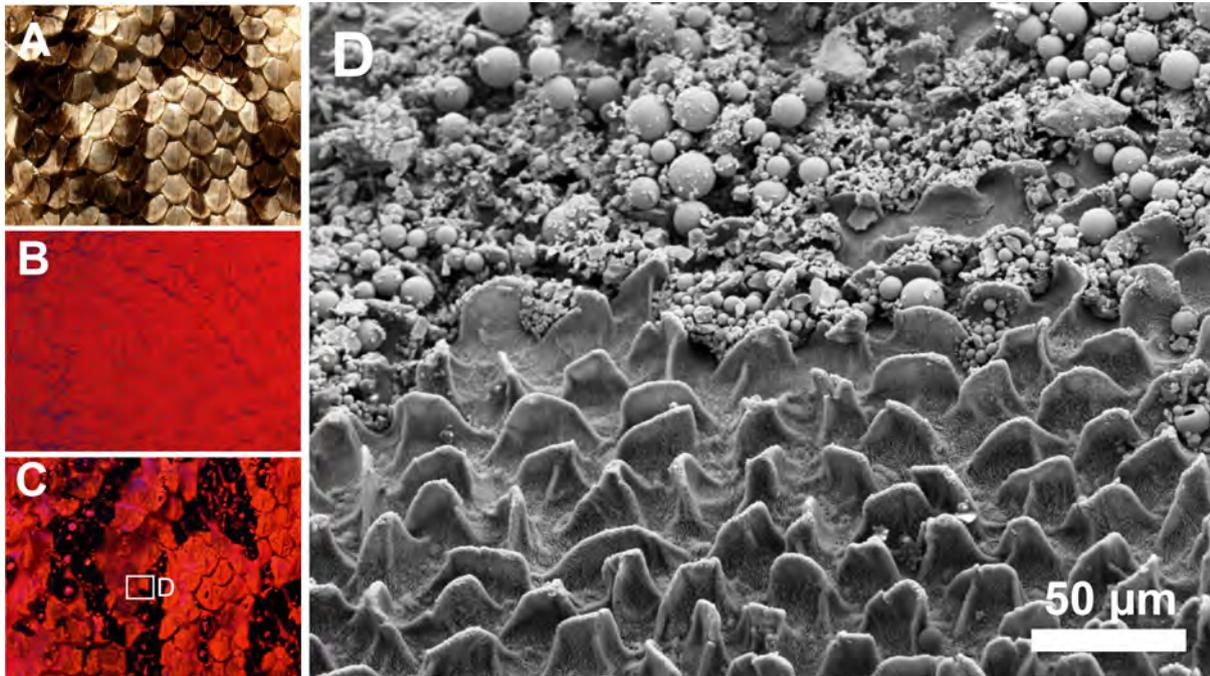


Abbildung 4.32: (A-C) Photographische Aufnahmen einer Exuvie von *Bitis rhinoceros*. A) Die unbehandelte Exuvie bei Tageslicht vor der Bestäubung mit Redwop. (B) Die Exuvie nach dem Bestäuben mit Redwop unter ultravioletter Beleuchtung. (C) Dieselbe Exuvie unter ultravioletter Beleuchtung nach 30-minütiger Bedampfung mit Wasser bei einem Neigungswinkel von 20°. (D) REM-Aufnahmen einer Schuppe von *B. rhinoceros* mit schwarzen und hellen Bereichen nach der Bestäubung mit Redwop und der Bedampfung. Die (schwarzen) von Mikro- und Nanostrukturen bedeckten Flächen sind frei von Redwop-Partikeln (unten im Bild). Die (hellen) Flächen ohne ausgeprägte Oberflächenstrukturierung sind von einer dichten Schicht aus Redwop-Partikeln bedeckt (oben im Bild).

von Redwop. Lediglich auf den Kielen der Schuppen verblieben Reste des Pulvers (Abb. 4.32 C). Die hellen Flächen waren auch nach der Bedampfung vollständig von Redwop bedeckt (Abb. 4.32 C).

Rasterelektronenmikroskopie

REM-Aufnahmen zeigten, dass die Redwop-Partikel auf den flachen Strukturen der hellen Flächen eine dichte Decke bildeten. Die blattartigen von Nanorippen bedeckten Mikrostrukturen der schwarzen Bereiche waren dagegen komplett partikelfrei (Abb. 4.32 D).

Diskussion

Die schwarzen Bereiche der dorsalen Epidermis der Westafrikanischen Gabunvipere, *B. rhinoceros*, sind von einer komplexen Mikro- und Nanostrukturierung bedeckt (siehe Kapitel 4.3.1). Die Messungen in der vorliegenden Studie zeigten, dass Wasser auf diesen schwarzen Bereichen statische Kontaktwinkel von über 160° bildet. Damit entsprechen die schwarzen Schuppenbereiche einer superhydrophoben Oberfläche (Bhushan u. Jung, 2007). Weiterhin hatten die schwarzen Schuppen eine niedrige freie Oberflächenenergie. Dagegen waren die statischen Kontaktwinkel von Wasser auf den angrenzenden hellen Dorsalschuppen niedriger ($< 115^\circ$) und die freie Oberflächenenergie dieser Oberflächen war höher.

Wodurch wird die Superhydrophobie der schwarzen Flächen erzeugt?

Die spezifischen Benetzungseigenschaften eines Festkörpers sind die Grundbedingung für verstärkte Hydrophobie (Li u. Amirfazli, 2007). Der spezifische statische Kontaktwinkel eines Materials kann auf einer ebenen, unstrukturierten Fläche des Materials gemessen werden. Da keine der epidermalen Oberflächen der Schlange komplett eben war, kann der spezifische Kontaktwinkel dieses Materials nur geschätzt werden. Messungen an Ventralschuppen und hellen Dorsalschuppen, welche weniger strukturiert waren als die dunklen Dorsalschuppen, lassen vermuten dass das Oberflächenmaterial der Exuvie einen spezifischen Kontaktwinkel von etwa 80° aufweist. Damit ist das Material der Gabunviperschuppen tendenziell als hydrophob einzuordnen. Da Oberflächenstruktur und Färbung innerhalb einer Dorsalschuppe wechseln, kann angenommen werden, dass die Materialeigenschaften und chemische Komposition der äußersten Schicht der hellen und schwarzen Bereiche sehr ähnlich sind. Deshalb ist zu vermuten, dass die superhydrophoben Eigenschaften der schwarzen Flächen aus der ausgeprägten Mikro- und Nanostrukturierung resultiert, die auf den hellen Schuppen fehlt.

Der Einfluss von Oberflächenstrukturen auf die Benetzbarkeit ist in der Physik bereits seit langem bekannt (Wenzel, 1936; Cassie u. Baxter, 1944; De Gennes, 1985). Wenzel (1936) zeigte, dass im Falle von homogener Benetzung (also wenn das Wasser auch in die Höhlungen der Oberfläche dringt) Rauheit die Benetzbarkeit einer Oberfläche erhöht. Der Einfluss von Rauheit auf den Kontaktwinkel für inhomogene Benetzung, bei der Luft in den Höhlungen zwischen Festkörper und Flüssigkeit

eingeschlossen ist (Kompositstadien), wurde von Cassie u. Baxter (1944) beschrieben.

Erfüllt die Geometrie der Strukturierung der schwarzen Schuppen die Kriterien für Superhydrophobie?

In verschiedenen theoretischen Studien wurden Kriterien für Oberflächen etabliert, die Superhydrophobie bewirken (Extrand, 2002, 2004; Patankar, 2004a,b; Lafuma u. Quéré, 2003; Nosonovsky u. Bhushan, 2005; Nosonovsky, 2007; Barbieri u. a., 2007; Li u. Amirfazli, 2008). Diese Kriterien werden auch durch experimentelle Daten gestützt (Oener u. McCarthy, 2000; He u. a., 2004). Der Transfer dieser Kriterien auf biologische Oberflächen ist jedoch nicht ohne weiteres möglich, da die meisten Modelle und experimentellen Daten zur Superhydrophobie auf vereinfachten Modellen der Oberflächenrauheit basieren. Als Oberflächenstruktur werden in den Modellen einfache geometrische Formen wie Säulenstrukturen vollkommen homogener Anordnung zugrunde gelegt. Die superhydrophobe Oberfläche der Gabunviper ist durch ihre runden Formen und ihre Inhomogenität viel komplexer. Dennoch entsprechen auch die Strukturen der Schlange in etwa den Kriterien für Superhydrophobie. So wurde die hierarchische Anordnung von Mikro- und Nanostrukturen wie bei der Gabunviper auch in verschiedenen Studien als vorteilhaft für die Superhydrophobie angesehen (Patankar, 2004a; Li u. Amirfazli, 2008). Auch die Dimensionen der Nanorippen stimmen mit den etablierten Modellen der Thermodynamik von Kompositstadien überein: Extrand (2002, 2004) benutzte ein Modell aus rechteckigen Säulen. In diesem Modell führte er die Kontaktflächeninteraktionen zwischen der Flüssigkeit und den Unebenheiten (*contact line density criterion*) und die minimale Säulenhöhe (*pillar height criterion*) als Kriterien für Superhydrophobie ein. Li u. Amirfazli (2008) stellten in Säulenmodellen eine große relative Höhe (Höhe/Säulenabstand) und eine geringe relative Säulenbreite (Breite/Säulenabstand), wie etwa Nadelstrukturen, als Kriterien für hohe Kontaktwinkel heraus. Die blattartigen Strukturen der Westafrikanischen Gabunviper sind von 600 nm hohen und 60 nm breiten Nanorippen bedeckt, die mit einem Abstand von 330 nm parallel zueinander verlaufen. Die große relative Höhe (Höhe/Rippenabstand = 1,8), die geringe relative Dicke (Dicke/Rippenabstand = 0,18) und das hohe Aspektverhältnis zwischen Länge und Dicke (10) dieser Nanostrukturen stimmen damit mit den Modellen von Extrand (2002, 2004) und Li u. Amirfazli (2008) überein.

Selbstreinigende Eigenschaften der Schlangenschuppen

Das Bestäubungs- und Bedampfungsexperiment zeigte, dass Wassertropfen auf den schwarzen Schuppenregionen bei einem Neigungswinkel von 20° abrollten und die hydrophoben Redwop-Partikel mit sich trugen. Damit belegen die schwarz gefärbten Schuppenbereiche der Gabunviper die theoretischen Überlegungen von Marmur (2004) überein, wonach die Kombination aus einem niedrigen Abrollwinkel und Superhydrophobie selbstreinigende Eigenschaften bedingt. Der Versuch zeigte, dass die freie Oberflächenenergie der Gabunviperschuppen so gering sein muss, dass die hydrophoben Sporen eher den Wassertropfen anhafteten als den schwarzen Oberflächen. Die Anordnung der Nanorippen lässt vermuten, dass die Abrolleigenschaften der Gabunviperschuppen in alle Richtungen gleich (isotrop) ist. Die Nanorippen sind auf den blattartigen Mikrostrukturen in alle Richtungen orientiert.

Vergleich der Strukturierung der Schlange mit anderen technischen und biologischen superhydrophoben und selbstreinigenden Oberflächen

Die meisten technischen und biologischen superhydrophoben Oberflächen bestehen aus Säulen, haarförmigen Strukturen oder feinen Auswölbungen (Holdgate, 1955; Wagner u. a., 1996; Barthlott u. Neinhuis, 1997; Gao u. Jiang, 2004; Bush u. Hu, 2006; Goodwyn u. a., 2009; Balmert u. a., 2010; Hu u. a., 2011; Watson u. a., 2011; Voigt u. a., 2011). Im Gegensatz dazu sind die schwarzen Schuppenbereiche der Gabunviper von Nanorippen bedeckt, die parallel zueinander angeordnet sind. Mikroskopische, parallele Rippen sind zwar auch von den Petalen einiger Pflanzen (Kutikularfalten: Fürstner u. a. (2005); Bhushan u. a. (2005); Schweikart u. a. (2010)) und von Schmetterlingsflügeln bekannt (Wagner u. a., 1996; Fang u. a., 2007, 2008; Goodwyn u. a., 2009; Sun u. a., 2009), jedoch unterscheiden sich die Rippen der Schlange in ihrer Geometrie von diesen Modellen:

Die Nanorippen der Gabunviper haben ein viel höheres Aspektverhältnis, einen geringeren Abstand zueinander und ihre Anordnung auf den mikroskopischen blattartigen Strukturen ist multidirektional. Diese multidirektionale Anordnung führt zu isotropen Abrolleigenschaften, während die Rippen der Schmetterlinge anisotrope Abrolleigenschaften haben (Sun u. a., 2009). Die Kutikularfalten auf den Petalen der Pflanzen weisen im Vergleich zur Gabunviper deutlich höhere Abrollwinkel auf, die bewirken das Wasser als Tropfen an den Oberflächen haftet (Petaleffekt) (Feng u. a.,

2008).

Funktionelle Aspekte für die Schlange

Die Westafrikanische Gabunviper ist ein Bewohner des afrikanischen Regenwalds und Buschlands (Spawls u. Branch, 1995). In vorangegangenen Studie (Kapitel 4.3.1) konnte gezeigt werden, dass die alternierende Zeichnung aus hellen und schwarzen Bereichen die Schlange in ihrer Umgebung optimal tarnt. Es wurde gezeigt, dass dieser Camouflage-Effekt durch die Mikro- und Nanostrukturierung der schwarzen Schuppenregionen verstärkt wird. Vermutlich besteht die Hauptfunktion der einzigartigen Strukturierung auch in der Verstärkung dieses Camouflage-Effekts.

Nichtsdestotrotz können auch Unbenetzbarkeit und Selbstreinigung für die Schlange von Vorteil sein. Die schwarzen Schuppenbereiche der Gabunviper bleiben während des Regens trocken und frei von Schmutz. Ein dorsales Muster aus unterschiedlichen Benetzungseigenschaften, mit wasserabweisenden, schwach reflektierenden, schwarzen Regionen und hellen Bereichen mit höherer Reflektivität, welche zusätzlich von reflektierenden Wassertropfen bedeckt sind, sorgt dafür, dass das kontrastierende Erscheinungsbild der Gabunviper auch bei Regen erhalten bleibt. So eine benetzungsbasierte Tarnung, die auch in nasser Umgebung optimierte optische Eigenschaften aufweist, ist auch von arboreal lebenden Wanzen (Pentatomidae) und Käfern (Aradidae) bekannt (Silberglied u. Aiello, 1980). Zusätzlich unterstützt das dorsale Muster von *B. rhinoceros* durch die Bereiche mit verschiedenen Reinigungseigenschaften die kontrastierende Wirkung der Haut und verbessert damit die Tarnung.

Technische Anwendungsmöglichkeiten

Die Säulenstrukturen der superhydrophoben, selbstreinigenden Strukturierung in der Technik und Biologie sind empfindlich für mechanische Belastung. Es ist zu vermuten, dass die Rippenstrukturen der Westafrikanischen Gabunviper durch ihre Geometrie robuster gegen mechanische Einflüsse sind, überdies, da die Oberflächen der Schlange permanenter mechanischer Belastung ausgesetzt sind. Obgleich das hohe Aspektverhältnis der Nanorippen eine große Herausforderung in der Nachbildung dieser biologischen Struktur darstellt, könnte die Geometrie deshalb das Design technischer Oberflächen inspirieren. Besonders die multifunktionale Strukturierung

rung mit antireflektiven, absorbierenden, wasserabweisenden und selbstreinigenden Eigenschaften könnte als Modell für technische Oberflächen für zahlreiche Anwendungen dienen, etwa in thermischen Solaranlagen oder optischen Geräten.

4.4 Erklärung zur Urheberschaft

Fünf der sechs vorangegangenen Studien dieser Arbeit (Kapitel 4.1.1, 4.2.1, 4.2.2, 4.3.1, 4.3.1, 4.3.3) stellen Übersetzungen von geplanten, als Manuskript vorliegenden oder bereits eingereichten Fachartikeln dar, an denen weitere Autoren beteiligt sind. Darüber hinaus wurden einige der in den Studien enthaltenen Daten im Rahmen von durch mich betreute Projektarbeiten und Praktika erhoben. Im Folgenden wird deshalb mein Anteil an den einzelnen Studien abgegrenzt.

Spinner M, Kovalev A, Gorb SN, Westhoff G (submitted) Snake velvet black: Hierarchical micro- and nanostructure enhances dark colouration in the West African Gaboon Viper, *Bitis rhinoceros*.

Die Idee und das Konzept dieser Studie stammen von mir. Alle Versuche und die Auswertung und Aufbereitung der Daten wurden von mir selbstständig durchgeführt. Dr. Alexander Kovalev und Prof. Stanislav N. Gorb waren an den optischen Messungen durch Diskussionen beteiligt. Dr. Guido Westhoff gab wertvolle Anregungen bei der Erstellung des zoologischen Teils. Sowohl Dr. Guido Westhoff als auch Prof. Stanislav N. Gorb und Dr. Alexander Kovalev haben den englischsprachigen Artikel maßgeblich sprachlich verbessert. Der Inhalt dieses Artikels ist in Kapitel 4.3.1 dargestellt.

Spinner M, Westhoff G, Balmert AS, Gorb SN (in prep.) Multifunctional microornamentation of the West African Gaboon viper, *Bitis rhinoceros*.

Die Idee und das Konzept für diese Studie stammen von mir. Die Benetzungsversuche und ihre Auswertung wurden von mir selbstständig durchgeführt. Den Versuchsaufbau für die Reinigungsversuche habe ich zusammen mit Alexander Balmert konzipiert und durchgeführt. Prof. Stanislav N. Gorb und Dr. Guido Westhoff waren durch intensive Diskussionen an dieser Studie beteiligt. Sowohl Dr. Guido Westhoff als auch Prof. Stanislav N. Gorb und Alexander Balmert gaben wertvolle Hinweise bei der Erstellung des Manuskripts und haben den englischen Artikel sprachlich überarbeitet. Der Inhalt dieses Artikels ist in Kapitel 4.3.3 dargestellt.

Spinner M, Westhoff G, Gorb SN (in prep.) The chameleon grip – Frictional properties of chamaeleonid subdigital pads and their contribution for locomotion.

Sowohl die Idee, als auch das Konzept dieser Studie stammen von mir. Die Reibungsmessungen an anästhesierten Tieren wurden von mir durchgeführt. Die Rohdaten der Reibungsmessungen an toten Tieren stammen aus meiner Diplomarbeit (Spinner, 2008). Die Kletterversuche mit den lebenden Tieren wurden von Kilian Poten im Rahmen einer von mir betreuten Projektarbeit durchgeführt. Die Auswertung und Aufbereitung aller Daten wurde von mir selbstständig ausgeführt. Sowohl Prof. Stanislav N. Gorb als auch Dr. Guido Westhoff waren durch Diskussionen an dieser Studie beteiligt. Der Inhalt dieses Artikels ist in Kapitel 4.1.1 dargestellt.

Spinner M, Gorb SN, Westhoff G (in prep.) Functional microornamentation of *Lialis* (Pygopodidae) – What happens with gekkotan epidermal spines when a gecko starts slithering on the ground?

Sowohl die Idee, als auch das Konzept dieser Studie stammen von mir. Auch die Durchführung der Versuche und Auswertung sämtlicher Daten wurden von mir selbstständig ausgeführt. Sowohl Dr. Guido Westhoff als auch Prof. Stanislav N. Gorb waren durch intensive Diskussionen bei der Erstellung des Manuskripts an dieser Studie beteiligt und haben den englischen Artikel sprachlich überarbeitet. Der Inhalt dieses Artikels ist in Kapitel 4.2.1 dargestellt.

Spinner M, Balmert AS, Gorb SN, Westhoff G (in prep) Macrostructural enhanced slide-pushing locomotion in *Pseudopus apodus* (Anguidae, Reptilia).

Idee und Konzept dieser Studie stammen von mir. Die REM-Studien wurden von mir durchgeführt. Ein Teil der Reibungsmessungen und Oberflächencharakterisierung wurde von Christin Moser im Rahmen eines Laborpraktikums am Institut für Zoologie durchgeführt. Dabei wurde sie sowohl von mir als auch von Alexander Balmert betreut. Alexander Balmert hat die Oberflächenprofile ausgewertet. Sämtliche Auswertung und Aufbereitung aller anderen Daten wurde von mir selbstständig ausgeführt. Prof. Stanislav N. Gorb und Dr. Guido Westhoff waren durch intensive Diskussionen an dieser Studie beteiligt. Alexander Balmert, Dr. Guido Westhoff und Prof. Stanislav N. Gorb haben den englischsprachigen Artikel zudem sprachlich überarbeitet. Der Inhalt dieses Artikels ist in Kapitel 4.2.2 dargestellt.

Übergreifende Diskussion

5.1 Funktionelle Morphologie

Bereits seit der Entdeckung der Mikroornamentation auf den Schuppen der Schuppenkriechtiere (Squamata) (Leydig, 1873) wurde über die Funktion der mikroskopischen Strukturen spekuliert. Seitdem wurde funktionelle Mikroornamentation in den Bereichen der Reibung, Adhäsion, Benetzbarkeit und Optik für einzelne Arten nachgewiesen (Hiller, 1968, 2009; Monroe u. Monroe, 1968; Gans u. Baic, 1977; Hazel u. a., 1999; Autumn u. a., 2000; Autumn u. Peattie, 2002; Autumn u. a., 2002; Autumn u. Hansen, 2006; Berthé u. a., 2009; Hu u. a., 2009). In dieser Arbeit konnten neue Effekte der Mikroornamentation der Squamata in den Feldern Reibung und Optik nachgewiesen werden, die zur Lokomotion und Tarnung der Tiere beitragen.

5.1.1 Gradienten in der Gestalt der Mikroornamentation

Schon von früheren Autoren wurde funktionalisierte Mikroornamentation auf den exponierten Flächen einzelner Schuppen (Bea, 1978; Price u. Kelly, 1989) und den zu Lokomotion genutzten Hautarealen (Stewart u. Daniel, 1973; Renous u. a., 1985; Renous u. Gasc, 1989) diskutiert. In dieser Arbeit konnte eine solche Spezialisierung nachgewiesen werden. So zeigte die Epidermis von *Chamaeleo calyptrotus* und Vertretern der Gattung *Lialis* deutliche Spezialisierungen für die Lokomotion. In vergleichenden Messungen zeigten die während der Lokomotion in Substratkontakt stehenden Hautareale im Vergleich zu geringer exponierten epidermalen Regionen deutliche Unterschiede in ihren Reib- und Benetzungseigenschaften. Für viele Reptilienarten wurde auch ein dorso-ventraler Gradient in der Mikroornamentation als Anpassung an die unterschiedliche Intensität und Häufigkeit von Substratkontakt-

ten beschrieben (Stewart u. Daniel, 1973; Berthé u. a., 2009). In dieser Arbeit wurden dorso-ventrale Gradienten in der Gestalt der Mikroornamentation bei *Bitis rhinoceros* und der Gattung *Lialis* vorgefunden.

5.1.2 Mikroornamentation zur Optimierung der Reibeigenschaften für die Lokomotion

Der Beitrag von Mikroornamentation zur Optimierung der Reibeigenschaften für die Lokomotion wurde bei Schlangen bereits nachgewiesen. Die Ventralschuppen vieler Schlangenarten sind von Rippen und Zähnenstrukturen bedeckt, die anisotrope Reibeigenschaften erzeugen, welche für die Lokomotion ohne Gliedmaßen sehr vorteilhaft sind (Gray u. Lissmann, 1950; Hazel u. a., 1999; Berthé u. a., 2009; Hu u. a., 2009). In dieser Arbeit wurden auf den Ventralschuppen von Vertretern der Gekkota mit schlangenförmigen Körper, *Lialis burtonis* und *L. jicari*, ebenfalls Rippenstrukturen entdeckt. Das konvergente Auftreten von Rippenstrukturen in gleich zwei Linien der Squamata mit schlangenförmigem Körper (Serpentes und Pygopodidae) weist auf die positiven Eigenschaften dieser Strukturen für die gliedmaßenlose Lokomotion hin.

An *Pseudopus apodus* (Scheltopusik), einem Vertreter der Anguidae mit schlangenförmigen Körper, konnten in dieser Arbeit erstmals auch makroskopische Strukturen mit anisotropen Reibeigenschaften nachgewiesen werden (Kapitel 4.2.2). Bei den Strukturen handelte es sich um Längsrippen, die besonders stark auf der ventralen Seite des Schwanzes ausgeformt waren, auf den über 60 % der Körperlänge entfallen (Gans u. Gasc, 1990). Die anisotropen Reibeigenschaften dieser Strukturen haben einen positiven Einfluss auf die beiden am häufigsten genutzten Lokomotionsformen von *P. apodus*, die undulierende Lokomotion und das Gleitschieben (Gans u. Gasc, 1990). Die ventrale Mikroornamentation scheint bei *P. apodus* dagegen nur schwach ausgeprägt zu sein. Damit können die makroskopischen Längsrippen als alternatives System zu den bei Schlangen und in der Gattung *Lialis* vorgefundenen mikroskopischen Längsrippen angesehen werden.

Auf den Greiffüßen von *Ch. calyptratus* wurde in dieser Arbeit ein neuartiges reibungsmaximierendes System aus haarförmigen, an den Enden spitz zulaufenden Mikrostrukturen (Setae) nachgewiesen. In der Studie konnte erstmals der reibungsmaximierende Effekt dieser spezialisierten Strukturen im Vergleich zu den Strukturen der übrigen Haut experimentell nachgewiesen werden. Die 20 µm langen haarförmigen

gen Subdigitalstrukturen von *Ch. calyptratus* hatten im Vergleich zu den 1 µm langen dornförmigen Strukturen (*Spines*) des restlichen Körpers eine signifikant höhere Gleit- und Haftreibung (Kapitel 4.1.1).

Messungen auf Substraten unterschiedlicher Rauheit und unter Druckbedingungen belegten, dass sich dieses System deutlich von den Haftpolstern der Geckoartigen (Gekkota), Skinke (Scincidae) und Polychrotidae unterscheidet. In den Haftsystemen anderer arborealer Echsen sind die Setae in Richtung der Zehenspitzen geneigt und münden in dreieckigen Endplatten (Spatulae), welche in einer Ebene und Richtung orientiert sind (Hiller, 1968; Williams u. Peterson, 1982; Irschick u. a., 1996). Durch diese Anordnung wird besonders bei Schervorgängen zum Fuß hin hohe Reibung und Adhäsion erzeugt (Autumn u. a., 2006). Über die hohe Dichte an Einzelkontakten durch die mehrfache Verzeigung der Seta-Enden und die Stellung der Zehen wird eine Adhäsionskraft erzeugt, die selbst der Gewichtskraft großer Tiere wie dem Tokoh-Geckos (*Gekko gecko*) entgegenwirken kann (Autumn u. a., 2000; Autumn u. Peattie, 2002; Arzt u. a., 2003; Huber u. a., 2005a). Lediglich auf Oberflächen, deren Strukturen in der Größenordnung der Spatulae liegen (0,3 - 1 µm), zeigen die Systeme eine verringerte Adhäsionskraft. Die subdigitalen Mikrostrukturen von *Ch. calyptratus* zeigten auf diesen Profilen in den Reibungsmessungen dieser Arbeit dagegen ein Reibungsmaximum. Der Lokomotionsversuch und die Reibungsmessungen dieser Arbeit belegten, dass die durch die Setae generierte Reibung auf glatten Glasoberflächen deutlich geringer ist als auf strukturierten Oberflächen. Gegenüber Andruck und Scherkräften erwiesen sich die Subdigitalstrukturen von *Ch. calyptratus* als widerstandsfähig. Die gemessene Haft- und Gleitreibungskraft verhielt sich proportional zur Andruckkraft. Jedoch zeigte der Lokomotionsversuch auch, dass die Haftreibung der Mikrostrukturen auf Holz und Glas alleine nicht ausreicht, um eine sichere Lokomotion zu ermöglichen. Vielmehr scheint es sich bei den Subdigitalstrukturen von *Ch. calyptratus* um ein zusätzliches System zu den Krallen zu handeln.

5.1.3 Mikroornamentation zur Optimierung der optischen Eigenschaften

Bei den Viperidae (Vipern) konnte in dieser Arbeit eine neue Form von Mikroornamentation mit einer bis dahin unbekanntem Funktion nachgewiesen werden. Bislang wurde die Mikroornamentation auf den exponierten Flächen der Dorsalschuppen

entlang des Körpers der Schlangen als einheitlich in der Ausgestaltung angesehen (Hoge u. Santos, 1953; Stille, 1987; Chiasson u. Lowe, 1989; Chiasson u. a., 1989; Price, 1982, 1990; Price u. Kelly, 1989). Die meisten Mitglieder der Viperidae besitzen auf ihrem Rücken eine geometrische dunkle Zeichnung, die stark zu der hellen Färbung des restlichen Körpers kontrastiert. In dieser Arbeit konnte nun nachgewiesen werden, dass die dorsale Mikroornamentation zumindest bei einigen Vertretern der Viperidae über den Körper in Abhängigkeit von der Färbung variiert. Auf den Dorsalschuppen wurden übereinstimmend mit der Färbung zwei Oberflächengeometrien entdeckt.

Die stärkste färbungsabhängige Differenzierung der Mikroornamentation der in dieser Arbeit untersuchten Arten zeigte *Bitis rhinoceros*. Diese Art weist eine besonders samtige, dunkle Zeichnung auf. Auf den schwarz gefärbten Schuppenregionen der beiden eng verwandten Arten wurde eine einzigartige Oberflächenstrukturierung aus blattartigen Mikrostrukturen entdeckt, welche von Nanolamellen bedeckt waren.

Messungen der optischen Eigenschaften der schwarzen Schuppen von *B. rhinoceros* belegten, dass die Mikro- und Nanostrukturen im Zusammenspiel mit absorbierenden dunklen Pigmenten wie Lichtfallen wirken (*light trapping*). Für ein breites Spektrum einfallenden Lichts erzeugen sie somit eine stark absorbierende Oberfläche von geringer Reflektivität. Durch die Ungeordnetheit der Nanostrukturen kann die Reflektivität für jeden Blickwinkel auf die Fläche niedrig gehalten werden. In Kombination mit den stärker reflektierenden, hellen Hautregionen entsteht so ein stark kontrastierendes Muster aus schwachreflektierenden, samtschwarzen und stärker reflektierenden, hellen Bereichen. Durch diese Färbung werden die Tiere besonders im Licht-und-Schatten-Spiel der Vegetation effektiv getarnt.

Vergleichende Untersuchungen der Mikroornamentation weiterer Vipernarten zeigten, dass färbungsunterstützende Mikroornamentation innerhalb dieser Schlangenfamilie weit verbreitet ist. Allerdings wurden Blattstrukturen auf den dunklen Schuppenregionen nur bei Vertretern der Gattung *Bitis* entdeckt. Bei *russelii* (Viperinae) und *Porthidium ophryomegas* (Crotalinae) unterschieden sich die helle und dunkle Dorsalregion dagegen lediglich durch ihre Nanostrukturierung. Die Nanostrukturierung der dunklen Regionen variierte artspezifisch von Rippen zu netzförmigen Strukturen. Trotz der Unterschiedlichkeit der Strukturen scheint bei allen untersuchten Vertretern der Viperidae eine Korrelation zwischen dem Aspektverhältnis (Höhe / Breite) der Nanostrukturen und der Farbtiefe der dunklen Zeichnung zu bestehen. So zeigten kontrastarm gefärbte Arten arider Habitate lediglich schwach ausgeformte

Nanostrukturen und eine schwach dunkle Färbung.

Ein Strukturfarbe, die unabhängig vom Betrachtungswinkel aus jeder Richtung tiefschwarz erscheint, wird mit dieser Arbeit für Reptilien zum ersten Mal beschrieben. Eine derartige Funktion von Mikroornamentation wurde in der Literatur bislang nicht beschrieben, obgleich die Bedeutung der Mikroornamentation für die irisierende Färbung einiger Schlangenarten erkannt wurde (Leydig, 1873; Monroe u. Monroe, 1968; Gans u. Baic, 1977) und die Reflexionseigenschaften der Reptilienhaut bereits unter Gesichtspunkten der Thermoregulation diskutiert wurden (Norris, 1958; Hutchinson u. Larimer, 1960).

5.1.4 Benetzbarkeit und Selbstreinigung

Oberflächenstrukturen, die zu wasserabweisenden oder sogar selbstreinigenden Eigenschaften führen, sind in der Pflanzen- und Tierwelt bereits bekannt (Holdgate, 1955; Wagner u. a., 1996; Barthlott u. Neinhuis, 1997; Gao u. Jiang, 2004; Bush u. Hu, 2006; Goodwyn u. a., 2009; Balmert u. a., 2010; Hu u. a., 2011; Watson u. a., 2011; Voigt u. a., 2011). In dieser Arbeit wurden sowohl bei *L. jicari* als auch bei *B. rhinoceros* wasserabweisende und selbstreinigende Mikrostrukturen nachgewiesen. Die wasserabweisende Wirkung von *Spines* der Gekkota wurde bereits nachgewiesen (Hiller, 2009). In dieser Arbeit wurde an *L. jicari* jedoch nicht nur der Kontaktwinkel der von *Spines* bedeckten Kopfschuppen bestimmt, sondern auch vergleichende Messungen auf den für Lokomotion und Abrieb spezialisierten Oberflächen an Bauch und Rücken durchgeführt. Zudem wurde die Oberflächenenergie aller Strukturen bestimmt. Die Messergebnisse zur Benetzbarkeit der *Spines* stimmen mit denen von Hiller (2009) überein. Die in dieser Arbeit berechnete freie Oberflächenenergie dieser Strukturen ist sehr gering (5,5 mN/m). Der Vergleich zu den an der Lokomotion beteiligten Rippenstrukturen zeigt deutlich, dass die wasserabweisenden *Spines* zu Gunsten günstigerer Reibeigenschaften für die Lokomotion modifiziert wurden.

5.1.5 Multifunktionalität

Multifunktionalität optisch aktiver Mikroornamentation von Schlangen wurde bereits von Gans u. Baic (1977) postuliert. Die Autoren beschrieben den irisierenden Effekt der Nanorippen von Dorsalschuppen der Uropeltidae und vermuteten darüber hinaus auch eine schmutzabweisende Wirkung der Strukturen (Gans u. Baic,

1977). Allerdings führten sie zum Beleg dieser Multifunktionalität keine Experimente durch.

In dieser Arbeit ist es nun erstmalig gelungen, die Multifunktionalität optisch aktiver Mikroornamentation in Bezug auf Unbenetzbarkeit und Selbstreinigung für die Squamata experimentell zu belegen. So belegen Kontaktwinkelmessungen, Berechnung der freien Oberflächenenergie und Selbstreinigungsversuche an schwarz gefärbten Dorsalschuppen von *B. rhinoceros* die Multifunktionalität der Mikroornamentation dieser Flächen. Die blattartigen von Nanorippen bedeckten Mikrostrukturen zeigten in Kombination mit eingelagerten Pigmenten in den Versuchen nicht nur herausragende optische Eigenschaften, sondern auch ein hohes Maß an Unbenetzbarkeit und die Fähigkeit zur Selbstreinigung. Auch diese zusätzlichen Eigenschaften der Schlangenhaut verstärken jeweils den Kontrast zwischen den hell und dunkel gefärbten Körperstellen des Tiers und tragen somit zur Tarnung bei.

5.2 Technische Anwendungen

In dieser Arbeit wurden vier Typen funktioneller Mikroornamentation bei vier verschiedenen Arten der Schuppenkriechtiere (Squamata) nachgewiesen (siehe Tabelle 5.1).

5.2.1 Das Subdigitalsystem von *Ch. calyptratus*

Das Subdigitalsystem von *Ch. calyptratus* reiht sich durch seine Morphologie und sein Haftprinzip in die haarförmigen Haftsysteme der Gekkota, Polychrotidae und Scincidae ein (siehe Kapitel 4.1.1). Aufgrund des Vorhandenseins von Setae und des geringen Durchmessers der Setaspitzen scheinen auch bei diesen Strukturen Van-der-Waal-Kräfte zwischen den Spitzen und dem Substrat für die Haftung verantwortlich sein (Spolenak u. a., 2005; Autumn u. a., 2002). Auch in diesem Fall spielt dabei die Aufspaltung der Kontaktfläche zwischen dem Substrat und den epidermalen Oberflächen der Tiere in zahllose Einzelkontakte von unter $1 \mu\text{m}^2$ eine Rolle für die Haftwirkung (*contact splitting*) (Autumn u. a., 2002; Arzt u. a., 2003; Spolenak u. a., 2005). Ob zusätzlich zu den Van-der-Waal-Kräften wie bei den setalen Haftsystemen der Spinnen und *G. gecko* auch Kapillarkräfte die Haftkraft positiv beeinflussen (Huber u. a., 2005b; Wolff u. Gorb, 2012), muss in weiteren Messungen unter Variation der Luftfeuchte experimentell bestimmt werden.

Haftsysteme aus dem Tierreich dienten bereits als Vorlage für technische Produkte. Dabei wurde sowohl das Prinzip der Aufspaltung der Kontaktfläche in viele Einzelkontakte durch haar- oder säulenförmige Mikrostrukturen von den zoologischen Vorbildern erfolgreich übernommen wie auch die Form und Anordnung der Strukturen.

Die Strukturen werden aus harten (Elastizitätsmodul $> 1,5$ GPa) oder weichen (Elastizitätsmodul < 10 MPa) Polymeren wie Polydimethylsiloxan (PDMS), Polyuretanen (PU), Polyurethanacrylat (PUA), Polymethylmethacrylat (PMMA), Polyimid (PI), Polyethylen (PE) Parylene oder Polypropylen (PP) hergestellt (Sitti u. Fearing, 2003; Geim u. a., 2003; Glassmaker u. a., 2004; Crosby u. a., 2005; Jeong u. a., 2006; Majidi u. a., 2006; Yoon u. a., 2006; Aksak u. a., 2007; Greiner u. a., 2007; Kustandi u. a., 2007; Lamblet u. a., 2007; Murphy u. a., 2007; Santos u. a., 2007; Lee u. Fearing, 2008; Lee u. a., 2008; Kim u. a., 2009; Lee u. a., 2009; Murphy u. a., 2009b). Sie werden durch Prägeverfahren (Microembossing) oder Gussverfahren von Negativformen abgeformt. Die Negativformen hierfür werden in lithographischen Verfahren und Ätzprozessen hergestellt. Neben Silikon und SU-8 Photolack werden auch Polycarbonatmembranen (*track-etched polycarbonate*) und durch Selbstorganisation strukturierte Aluminiummembranen (AA) als kostengünstige Negativformen verwendet (Majidi u. a., 2006; Greiner u. a., 2007; Aksak u. a., 2007; Santos u. a., 2007; Lee u. a., 2008; Murphy u. a., 2009b; Kim u. a., 2009). Als weiteres Material für Strukturen mit hohem Aspektverhältnis und hoher mechanischer Festigkeit werden vertikal ausgerichtete, einwandige Kohlenstoff-Nanoröhren (*vertically aligned single-walled carbon nanotube* (VA-SWNT)) verwendet, die durch plasmaunterstützte chemische Gasphasenabscheidung hergestellt werden (*plasma enhanced chemical vapor deposition* (PACVD)) (Qu u. Dai, 2007; Ge u. a., 2007; Sethi u. a., 2008). Die Funktion der vielfältigen Strukturen wird wie bei den Vorbildern aus dem Tierreich durch Material, Dimension, Aspektverhältnis (Höhe zu Breite) und Ausrichtung der Strukturen sowie der Form ihrer Spitzen bestimmt (Spolenak u. a., 2005; Aksak u. a., 2007; Lamblet u. a., 2007; Santos u. a., 2007; Greiner u. a., 2007, 2009; Lee u. a., 2008; Murphy u. a., 2007, 2009b,a; Kim u. a., 2009).

Faserige Strukturen nach dem Vorbild der Setae von *Gekko*

Das Haftsystem von *Gekko gekko* war Vorbild für eine Vielzahl mikrostrukturierter Polymeroberflächen, deren Entwicklungsziel ein möglichst stark haftendes wiederverwendbares Produkt war. In der englischen Literatur werden derartige Produkte

Tabelle 5.1: Funktionelle Mikroornamentationsmuster der in dieser Arbeit untersuchten Tierarten

Tierart	Körperregion	Mikroornamentationsmuster		Funktion
		Mikrostrukturierung	Nanostrukturierung	
<i>Chamaeleo calyptratus</i>	Füße, subdigital	Setae mit haarförmigen Spitzen	-	Reibungsmaximierung
<i>Lialis burtonis</i>	Körper, ventral	-	Längsrippen	Reibungsanisotropie
<i>Lialis jicari</i>	Körper, ventral Kopf, dorsal	- <i>Spines</i>	Längsrippen -	Reibungsanisotropie Superhydrophobie
<i>Bitis rhinoceros</i>	Körper, dorsal (schwarze Bereiche)	Blattstrukturen	Rippen	Verringerung von Reflexion Superhydrophobie Selbstreinigung

als *gecko-inspired synthetic adhesives* (GSA) bezeichnet.

Das Adhäsionsprinzip von *G. gecko* durch Kontaktaufspaltung in viele Einzelkontakte wurde durch Faserstrukturen realisiert (Geim u. a., 2003; Sitti u. Fearing, 2003; Glassmaker u. a., 2004; Crosby u. a., 2005; Majidi u. a., 2006; Yoon u. a., 2006; Aksak u. a., 2007; Ge u. a., 2007; Greiner u. a., 2007; Kustandi u. a., 2007; Lamblet u. a., 2007; Murphy u. a., 2007; Santos u. a., 2007; Lee u. Fearing, 2008; Lee u. a., 2008; Sethi u. a., 2008; Kim u. a., 2009; Lee u. a., 2009; Murphy u. a., 2009b,a). Als weiterer Vorteil werden mit diesem Design die wasserabweisenden Eigenschaften der Geckostrukturen übernommen, welche mit günstigen Reinigungseigenschaften einhergehen (Autumn u. Hansen, 2006; Kustandi u. a., 2007; Lee u. Fearing, 2008).

Viele dieser Strukturen sind wie die Setae von *G. gecko* nicht senkrecht angeordnet, sondern in einem bestimmten Winkel zu einer Richtung geneigt (Aksak u. a., 2007; Murphy u. a., 2007, 2009b,a; Santos u. a., 2007; Lee u. a., 2008; Kim u. a., 2009). Damit werden die richtungsabhängigen Reibeigenschaften des Systems von *G. gecko* übernommen. So wirken diese Strukturen auch Zugkräften entgegen, die in Neigungsrichtung der Strukturen wirken (*gripping direction*) (Santos u. a., 2007; Lee u. a., 2008; Kim u. a., 2009). Damit erzeugt das System unter bestimmten Bedingungen auch unter Scherbelastung Haftung. Gleichzeitig ist jedoch die Haftkraft in antiparalleler Richtung zur Neigungsrichtung der Strukturen deutlich geringer als parallel zur Neigungsrichtung (*releasing direction*), wodurch ein Lösen des Kontakts mit geringem Kraftaufwand möglich ist (Santos u. a., 2007; Murphy u. a., 2009a; Kim u. a., 2009). Darüber hinaus lassen sich die Enden der Strukturen wie bei den biologischen Systemen über eine Auslenkung der Strukturen auch mit rauen Oberflächen in Kontakt bringen. Dieser Effekt kann durch eine Übertragung der setatragenden Lamellenschuppen von *G. gecko* noch verstärkt werden. So zeigen die auf Lamellen angeordneten, gerichteten Strukturen von Lee u. a. (2009) auch auf rauen Oberflächen gute Hafteigenschaften.

Pilzförmige Strukturen nach dem Vorbild der Haftstrukturen der Chrysomelidae

Mit ihren breiten konkaven spatulae stellen Setae der Käferfamilie Chrysomelidae ein weiteres Modell für Haftsysteme dar. Diese Strukturen wurden in 100 µm hohen pilzförmigen Mikrostrukturen mit 50 µm breiten Kontaktflächen aus Polyvinylsiloxan (PVS) realisiert (Gorb u. a., 2007). Ein Vorteil der Strukturen liegt in der Form ihrer runden Endplatten, die neben dem oben genannten, auf Van-der-Waals-Kräften ba-

sierenden Haftprinzip zusätzlich wie Saugnäpfe wirken, wodurch sich dieses System auch für Anwendungen im Wasser eignet (Varenberg u. Gorb, 2008a,b; Heepe u. a., 2011). Zudem bleiben die Strukturen auch unter senkrechter Belastung weitgehend formstabil und erhalten den Kontakt (Varenberg u. Gorb, 2008b). Allerdings sind diese Strukturen weniger für Anwendungen geeignet, in denen Scherkräfte wirken. Unter diesen Kräften kommt es aufgrund von Ablöseprozessen schnell zum Versagen der Strukturen (Varenberg u. Gorb, 2007, 2008b). Und wie beim natürlichen Vorbild der Chrysomeliden sind auch diese Strukturen aufgrund ihrer großen Endplatten eher für den Einsatz auf glatten Oberflächen geeignet.

Eine hierarchische Anordnung der Strukturen in Form von Pilzstrukturen, deren Endplatten wiederum von kleineren Pilzstrukturen bedeckt sind, und eine vertikale Ausrichtung der Strukturen stellen eine Verbesserung des Systems dar. So zeigten hierarchische Polyurethanstrukturen gegenüber einfachen Pilzstrukturen gleicher Größe eine stärkere Haftkraft (Murphy u. a., 2009b). Die vertikale Ausrichtung hat zu Folge, dass die Strukturen richtungsabhängig reagieren und Scherkräfte aus einer Richtung aufnehmen konnten, während bei Scherkräften der entgegengesetzten Richtung der Ablöseprozess erleichtert wird (Murphy u. a., 2009a).

Subdigitalstrukturen von *Ch. calyptratus* als Vorbild für technische Produkte

Durch die Dimension und Geometrie der Setaspitzen entfaltet das Subdigitalsystem von *Ch. calyptratus* vermutlich eine geringere Haftkraft als Strukturen mit runden Spatulae. Damit eignet sich das System weniger als Vorbild für Anwendungen, in denen es auf maximale Haftung ankommt (wie z. B. Klebestreifen). Ein Vorteil des Systems liegt in seinem Funktionieren unter Druckbedingungen. Über die Flexibilität der dünnen Spitzen handelt es sich zudem um ein System, dass in alle Richtungen gleichermaßen die Reibung erhöht. Damit eignet sich das subdigitale System von *Ch. calyptratus* für Anwendungen, bei denen das Rutschen unter Andruck in alle Richtungen verhindert werden soll, etwa einer Antirutschmatte.

Einen großen Vorteil stellt zudem die Auswahl der Oberflächen dar, auf denen die Chamäleonstrukturen die Reibung erhöhen. Insbesondere auf Profilen, auf denen die Strukturen anderer zoologischer Haftsysteme versagen (Strukturen von 0.3-1 μm), erhöhen die Chamäleonstrukturen die Reibung deutlich. Die Herstellung von Strukturen mit ähnlicher Dimension und Geometrie dürfte nach dem heutigen Stand der Technik zumindest auf kleinen Flächen möglich sein.

5.2.2 Antireflektive selbstreinigende Strukturen von *B. rhinoceros*

Durch ihre antireflektiven, wasserabweisenden und selbstreinigenden Eigenschaften sind die Oberflächenstrukturen der schwarzen Dorsalschuppen der Westafrikanischen Gabunviper ein interessantes Vorbild für technische Produkte. In den Kapiteln 4.3.1 und 4.3.3 wurde die Leistungsfähigkeit der Strukturen und die für eine Übertragung infrage kommenden Materialien und Herstellungsverfahren diskutiert. Im dortigen Vergleich mit den Kennwerten künstlicher Oberflächen wie der Reflektivität und dem Kontaktwinkel konnte sich die Haut der Schlange durchaus mit den technischen Oberflächen messen. Die für diese Eigenschaften verantwortliche Oberflächenstruktur ist jedoch neuartig. Nanoskopische Rippenstrukturen auf blattartigen Mikrostrukturen wurden bislang weder in superhydrophoben und selbstreinigenden noch in ultraschwarzen Oberflächen eingesetzt. Insofern präsentiert sich hier ein neues Oberflächendesign für derartige Oberflächen. Das besondere Potential der Schlangenschuppen liegt jedoch in ihrer Multifunktionalität, also in der Vereinigung von selbstreinigenden und antireflektiven Eigenschaften in einer Oberfläche. Diese könnten die Strukturen der Schlange für eine Vielzahl von Anwendungen (z.B. in thermischen Sonnenkollektoren oder optischen Systemen) interessant machen.

5.2.3 Reibungsanisotropie durch rippenförmige Strukturen

Die Ventralia von Schlangen sind sowohl durch ihre Materialeigenschaften als auch durch ihre Oberflächenstruktur an die Erfordernisse der beinlosen Lokomotion angepasst (Hazel u. a., 1999; Hu u. a., 2009; Berthé u. a., 2009; Klein u. a., 2010). In dieser Arbeit wurden bei Gekkota mit schlangenförmigem Körper der Gattung *Lialis* nanoskopischen Rippenstrukturen entdeckt, die sowohl in Gestalt als auch in Dimension denen der Schlangen ähneln. Diese Konvergenz ist ein weiterer Beleg für den hohen Optimierungsgrad dieser Strukturen für eine Lokomotionsform in der in Abhängigkeit von der Bewegrichtung starke und schwache Reibung in einer Oberfläche vereint werden sollen. Für Projekte, in denen durch Oberflächenstrukturen Reibungsanisotropie erzeugt werden soll, sind diese Ergebnisse als weitere Bestätigung für die Richtigkeit des Konzepts von Rippenstrukturen anzusehen. Ob auch die deutlich größeren Rippen von *P. apodus* als Vorbild für technische Anwendungen geeignet sind, bleibt abzuwarten. Zumindest der stetig wachsenden Zahl radloser schlangeninspirierter Roboter könnten die Strukturen als Inspiration dienen.

5.3 Ausblick

Mit dieser Arbeit wurden weitere Erkenntnisse über die Gestalt der Mikroornamentation der Squamata gewonnen. So wurde erstmals die Mikroornamentation von Vertretern der Flossenfüßer (Pygopodidae) umfassend untersucht. Und mit der Studie zu *P. apodus* liegen erstmals REM-Aufnahmen des Oberhäutchens eines Vertreters der Schleichen (Anguidae) mit reduzierten Gliedmaßen vor. Auch durch die Untersuchungen an Vertretern der Viperidae konnten weitere Details zu Mikroornamentation dieser Schlangenfamilie herausgearbeitet werden. Nichtsdestotrotz wurden in der vergangenen über 100-jährigen Forschung bislang nur die Oberflächenstrukturen eines Bruchteils der über 8200 rezenten Arten der Squamata beschrieben (Vidal u. Hedges, 2009). Die Erforschung der Mikroornamentation der Squamata stellt somit weiterhin eine große Herausforderung dar und dürfte noch Generationen von Wissenschaftlern beschäftigen.

In der Vergangenheit wurde insbesondere die Mikroornamentation der Schlangen (Serpentes) und den Leguanartigen (Iguania) in Hinblick auf die Phylogenie diskutiert (Stewart u. Daniel, 1975; Cole u. van Devender, 1976; Price, 1982; Price u. Kelly, 1989; Stille, 1987; Peterson, 1983a,b; Nicholson u. a., 2006). Mit steigendem Wissen über die Gestalt der Mikroornamentation weitere Linien der Squamata dürfte die Diskussion dieses morphologischen Merkmals vor dem Hintergrund der neusten Systematik auch in Zukunft ein Forschungsschwerpunkt sein.

Es ist in dieser Arbeit gelungen, die Funktion weiterer Strukturen herauszuarbeiten. Dennoch ist der Grund für die Gestalt der meisten Mikroornamentationsmuster noch ungeklärt. Auch hier sollten weitere funktionelle Studien folgen. Allerdings wird die bereits von Leydig (1873) gestellte Frage, ob die Gestalt der Mikroornamentation nun durch Phylogenie oder Funktion bestimmt sei und welche konkrete Funktion welches Mikroornamentationsmuster hat, vermutlich noch lange ein Rätsel bleiben.

In dieser Arbeit konnte funktionelle Mikroornamentation nachgewiesen werden, die bei genauerer Betrachtung und Vergleichen mit technischen Produkten durchaus Potential zur Inspiration technischer Oberflächen besitzt. Durch ihre Feinheit stellt die Übertragung dieser Strukturen in technische Werkstoffe eine große Herausforderung dar. Die große Menge an Publikationen über geckoinspirierte Haftstrukturen verdeutlicht, wie schwierig die Umsetzung eines biologischen Konzepts tatsächlich

ist. Ob auch eine der in dieser Arbeit beschriebenen funktionellen Oberflächen zu einem solchen Produkt beitragen wird, bleibt deshalb abzuwarten. Allerdings demonstrieren die zahlreichen Publikationen die Begeisterung weltweit aktiver Arbeitsgruppen für mikrostrukturierter biologisch inspirierte Oberflächen. Somit dürfte die Zukunft noch das eine oder andere bioinspirierte Produkt bereithalten.

Zusammenfassung

Die Schuppen der Schuppenkriechtiere (Squamata, Reptilia) weisen an ihren Oberflächen Mikrostrukturen auf, die sogenannte Mikroornamentation. In dieser Arbeit wurde die Mikroornamentation von Lokomotions- und Tarnungsspezialisten unter den Squamata morphologisch und funktionell untersucht und in Hinblick auf ihr Potential für technische Anwendungen diskutiert.

Jemenchamäleons (*Chamaeleo calypttratus*) besitzen an den Unterseiten ihrer Füße (subdigital) und Schwänze mikroskopische haarförmige Mikrostrukturen (Setae) mit flexiblen haarförmigen Spitzen. In dieser Arbeit wurde erstmals die reibungsmaximierende Funktion der subdigitalen Mikroornamentation von *Ch. calypttratus* nachgewiesen. Reibungsmessungen an der subdigitalen Epidermis lebender Tiere zeigten, dass die Subdigitalstrukturen von *Ch. calypttratus* die Haft- und Gleitreibungskraft gegenüber den dornförmigen Strukturen der übrigen Hautpartien des Körpers um bis zu 90 % erhöhen. Eine maximale Reibung wurde auf Oberflächen mit Strukturen von 1 μm gemessen. Auf Glasoberflächen wurde die Haft- und Gleitreibungskraft durch die Setae nur geringfügig maximiert. Die Subdigitalsysteme der Gekkonidae, Scincidae, und Polychrotidae erzeugen dagegen hohe Reibung auf glatten Oberflächen, jedoch nicht auf feinen Strukturen (0,3 und 1 μm). Es ist anzunehmen, dass die unterschiedlichen Reibeigenschaften der Subdigitalsysteme durch die Form der Mikrostrukturen bedingt werden. Die haarförmigen und flexiblen Setaspitzen der Chamäleons erlauben der subdigitalen Epidermis mit fein strukturierten Untergründen große Kontaktflächen zu bilden.

Bewegungsstudien mit *Ch. calypttratus* belegten, dass das Subdigitalsystem von Chamäleons nicht als ausschließliches Haftsystem eingesetzt wird, sondern vielmehr eine Ergänzung zu den Krallen und zum Andruck der Greifhände der Tiere darstellt. Damit handelt es sich bei dem Subdigitalsystem der Chamäleons um ein Alterna-

tivsystem zu den auf Scherkräften basierenden und für glatte Flächen konzipierten geckoinspirierten Adhäsiven.

Lokomotion ohne den Einsatz von Gliedmaßen erfordert besondere Anpassungen der ventralen Epidermis. Bauchschuppen (Ventralia) von Schlangen weisen auf den Oberflächen Mikrostrukturen auf, welche die Reibeigenschaften optimieren. In dieser Arbeit wurden die ventralen Oberflächenstrukturen von zwei weiteren Reptilienfamilien mit reduzierten Gliedmaßen untersucht. Die Flossenfüßer (Pygopodidae) stellen eine basale Gruppe der Geckoartigen (Gekkota) dar. Bei beiden untersuchten Flossenfußarten, *Lialis jicari* (Neuguinea-Flossenfuß) und *Lialis burtonis* (Burtons Spitzkopf-Flossenfuß), wurden mikroskopische Rippen auf den Ventralia entdeckt. Die konvergente Evolution dieser Strukturen in Schlangen und Pygopodiden belegt ihre Bedeutung für die Lokomotion ohne den Einsatz von Gliedmaßen. Durch die Rippen werden in Abhängigkeit von der Richtung unterschiedliche Reibeigenschaften erzeugt (Reibungsanisotropie), wodurch die optimalen Reibeigenschaften für Antrieb und Lokomotion miteinander vereinbart werden. Bei *L. jicari* wurden neben diesen Strukturen auf der dorsalen Region des Kopfes dornförmige Strukturen (*Spines*) entdeckt. Kontaktwinkelmessungen zeigten, dass die Haut durch diese Oberflächenstrukturen extrem wasserabweisende Eigenschaften erhält (Superhydrophobie). Bei *Pseudopus apodus*, dem Scheltopusik (Anguidae), wurde hingegen keine ausgeprägte Mikrostrukturierung auf den Ventralia entdeckt. Allerdings weisen die Ventralia am Schwanz dieser Art Kiele auf, welche Rippen entlang der Longitudinalachse des Körpers bilden. In Messungen konnten für diese Strukturen auf rauen Oberflächen anisotrope Reibeigenschaften nachgewiesen werden. Eine solche Reibungsanisotropie ist besonders für die zwei am häufigsten genutzten Lokomotionsformen von *P. apodus*, die undulierende Lokomotion und das Gleitschieben, vorteilhaft.

B. rhinoceros (die Westafrikanische Gabunvipiper) und viele andere Vipernarten besitzen auf dem Rücken eine auffällige geometrische schwarze Zeichnung. In dieser Arbeit wurde die dorsale Mikroornamentation und die optischen Eigenschaften der dunklen Hautpartien untersucht. Die dunklen Schuppenoberflächen von *Bitis rhinoceros* besitzen hierarchische Oberflächenstrukturen, die aus blattförmigen Mikrostrukturen bestehen, welche von Nanorippen bedeckt sind. In Kombination mit ihren lichtabsorbierenden Materialeigenschaften weisen diese Strukturen in alle Richtungen antireflektive Eigenschaften auf. In Vergleichen zu antireflektiven technischen Oberflächen sind die Strukturen der Schlange im Bereich ultraschwarzer Oberflächen einzuordnen. Die hierarchischen Strukturen besitzen darüberhinaus wasserabweisende

und selbstreinigende Eigenschaften.

Ähnliche Mikrostrukturen wurden auch auf den schwarzgefärbten Hautregionen weiterer Vipernarten der Gattung *Bitis*, *Porthidium* und *Daboia* entdeckt. In der Gattung *Bitis* scheint der Ausprägungsgrad dieser Strukturen mit der Intensität der dunklen Färbung zu korrelieren.

Summary

The scale surfaces of squamate reptiles are covered by microstructures, the so-called microornamentation. In this thesis, microornamentation of locomotion and camouflage specialists among the squamates were examined in morphological and functional studies. Further the potential of functional microornamentation was discussed for technical application.

Veiled chameleons (*Chamaeleo calypttratus*) feature hair-like microstructures with fibrous flexible tips (setae) on the ventral sides of their feet (subdigital) and tail. In this thesis, the friction maximizing function of subdigital microornamentation of *Ch. calypttratus* was demonstrated for the first time. Friction measurements of the subdigital epidermis showed that the subdigital structures increase the sliding and static friction forces by more than 90 % in comparison to the spiny epidermal surfaces of the rest of the body. The maximum of friction was measured on surfaces with structures of 1 μm . On glass surfaces sliding and static friction forces were only slightly increased by setae. In contrast, the subdigital systems of gekkonid, scincid, and polychrotid lizards generate high friction on smooth surface, but not on surfaces with fine grain size (0.3 to 1 μm). It can be assumed that the different frictional properties of the subdigital systems originate from the shape of the setae: The fibrous and flexible setal tips of chameleons enable the subdigital epidermis to build large contact areas on fine structured surfaces. Behavioral experiments showed that the subdigital system is not exclusively used as an adhesive system, but rather to support the grip of the claws and the pressure of the grasping feet of *Ch. calypttratus*. Therefore, the chamaeleonid subdigital system might be an alternative concept to the gecko-inspired technical adhesives, which are based on shear forces and are adapted to smooth surfaces.

Limbless locomotion requires adaptations of the ventral epidermis. Snakes have developed microstructures on the surface of their ventral scales (ventralia) that op-

optimize the frictional properties. In this thesis, the ventral surface structures of two other limbless reptile families, the Pygopodidae and Aguidae, have been examined. The Pygopodidae (Flap-footed lizards) belong to a basal lineage of the Gekkota. In both examined species, *Lialis jicari* and *L. burtonis*, microscopic ridges were found on the ventralia. The convergent evolution of such structures in snakes and pygopodid lizards demonstrates their importance for limbless locomotion. Depending on the direction of movement, the ridges generate varying degrees of frictional forces (=anisotropic frictional properties) that provide optimal friction for both propulsion and motion. Beside the ventral microornamentation, the dorsal region on the head of *L. jicari* is densely covered with micrometer sized spines. Contact angle measurements showed that these surface structures provide extreme water repellency (superhydrophobicity). In *Pseudopus apodus* (Anguidae), the ventralia feature no pronounced microstructuring. However, the ventral scales of the lizard's tail feature keels, that form ridges along the longitudinal axis of the body. Measurements showed that these structures feature anisotropic frictional properties on rough surfaces. Such a frictional anisotropy is advantageous for the frequently used locomotion modes of *P. apodus* (serpentine locomotion and slide-pushing).

Bitis rhinoceros, the West African Gaboon viper, and many other viperid snakes feature conspicuous geometrical black markings on their back. The morphology of dorsal microornamentation and the optical properties of the dark colored skin regions were examined. The black colored scale surfaces of *B. rhinoceros* feature hierarchical surface structures that consist of leaf-like microstructures which are covered by nanoridges. In combination with light absorbing material properties these structures have anti-reflective properties to all directions. The hierarchical structuring also provides water repellency and self-cleaning properties. Comparison to technical anti-reflective surfaces classifies the snake skin as an ultrablack surface. Similar microstructures could also be found on the dark colored skin regions of other viperid species of the genus *Bitis*, *Porthidium*, and *Daboia*. In the genus *Bitis*, the degree of specialization of the microornamentation depends on the intensity of the dark coloration of the species.

Ehrenwörtliche Erklärung

8

Hiermit erkläre ich ehrenwörtlich, dass ich die vorliegende Arbeit selbständig angefertigt und keine anderen als die von mir angegebenen Quellen und Hilfsmittel benutzt habe.

Ich habe diese Dissertation weder in gleicher noch in ähnlicher Form in einem anderen Prüfungsverfahren vorgelegt.

Ich erkläre ferner, dass ich bisher noch keine weiteren akademischen Grade erworben oder zu erwerben versucht habe.

Bonn 10. Dezember 2012

Danksagung

9

An dieser Stelle möchte ich mich bei allen bedanken, die zur Entstehung dieser Arbeit beigetragen haben.

Ich danke Dr. Guido Westhoff, Prof. Dr. Stanislav N. Gorb und Prof. Dr. Horst Bleckmann für die Möglichkeit, an einem Thema zu arbeiten, in dem ich mich voll entfalten konnte. Alle drei haben meiner kreativen, freien Arbeitsweise zwischen Bonn und Kiel stets Vertrauen entgegengebracht und mich bei all meinen Projekten unterstützt. Prof. Dr. Stanislav N. Gorb und Dr. Guido Westhoff haben diese Arbeit von der ersten Idee bis zum fertigen Manuskript auf hervorragende Weise begleitet.

Mit Herrn Dr. Westhoff hatte ich während der ganzen Zeit einen fachkundigen Herpetologen an meiner Seite, mit dem meine Forschung diskutieren konnte. Ohne seine langjährige Erfahrung mit exotischen Reptilien und die Etablierung der Reptilienhaltung an unserem Institut wäre das breite Artenspektrum dieser Arbeit sicher geringer ausgefallen. Und auch die enge Arbeit direkt „am Tier“ wäre ohne seine Hilfe bei Anträgen und medizinischer Betreuung deutlich schwerer zu bewerkstelligen gewesen.

In Herrn Prof. Dr. Gorb habe ich in jeder Hinsicht einen hervorragenden Betreuer gefunden. Durch seine Expertise und Erfahrung war er mir in allen Studien ein guter Berater. Ich habe während der ganzen Zeit seine Kreativität und unsere produktiven Diskussionen geschätzt.

Herrn Prof. Dr. Bleckmann danke ich für die gute Betreuung und die kontinuierliche Unterstützung, mit der er das Projekt über alle Hürden geführt hat.

Alexander Balmert danke ich zum einen für seine unermüdliche Unterstützung als Partner an meiner Seite. Zum anderen hat er diese Arbeit jedoch auch von wis-

senschaftlicher Seite unterstützt. So hat er manchen meiner Versuche optimiert und mir durch unsere Diskussionen, sein Korrekturlesen und seine LaTeX-Beratung sehr geholfen.

Ich danke meinen fleißigen Tierpflegern, Susanne Schwarze, Stephanie Gierszewski und Jendrian Riedel, die meinen Reptilienzoo im Südturm sehr gut betreut haben. An dieser Stelle möchte ich mich auch bei Slawa Braun für die Unterstützung meiner Tierhaltung und dem Aufbau meiner Versuche danken. Für die Bereitstellung von Versuchstieren und Exuvien und den Austausch über die Tierhaltung danke ich dem Tierpark Hagenbeck, Tobias Kohl, Frank Weinsheimer und Maik Dobiay.

Ich danke den Mitarbeitern des Instituts für Spezielle Zoologie der Abteilung Functional Morphology and Biomechanics der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel, die mich in Kiel herzlich aufgenommen haben. Martina Benz, Marie C. Klein, Dr. Alexander Kovalev, Dr. Elena Gorb, und Joachim Oesert haben mich während meiner Arbeit an den Geräten ihrer Arbeitsgruppe stets unterstützt. Besonders Dr. Alexander Kovalev war mir bei meinen Messungen eine große Hilfe und hat sich viel Zeit für mich genommen.

Zudem möchte ich mich bei meinen Kollegen, André Steiner, Maren Frings, David Klocke, Jens Hellinger, Jendrian Riedel, Adrian Klein, Annika Ottersbach und Ruben Andres Berthé für die schöne Zeit am Poppelsdorfer Schloss herzlich bedanken. Auch danke ich ihnen für ihren sportlichen Einsatz beim Transport meiner Terrarien. Dem Komma-König André Steiner und Maren Frings gebührt zudem mein Dank für das ergiebige Korrekturlesen meines Manuskripts. An dieser Stelle sei auch Stephanie Rabus erwähnt, die sich unermüdlich um meine Rechnungen, Anträge und Formulare gekümmert hat.

Prof. Helmut Schmitz und Dr. Anke Schmitz danke ich für die Benutzung des Infrarot-Equipments und die vielen hilfreichen Vorschläge zu meiner Arbeit. Zudem danke ich Prof. Dr. Wilhelm Barthlott und seiner Arbeitsgruppe am NEES-Institut für Biodiversität der Pflanzen für die gute Kooperation. Besonders Hans-Jürgen Ensikat danke ich für die freundliche und kompetente Betreuung am Rasterelektronenmikroskop.

Ich danke Prof. Dr. Wolfgang Böhme und Prof. Dr. Wolfgang Alt für die freundliche Unterstützung dieser Arbeit über den Austausch von Ideen und die Bereitstellung

von Versuchstieren.

Ich danke Prof. Dr. Erwin A. Galinski und PD Dr. Bodo M. Möselers für ihren Einsatz in meiner Promotionskommission.

Und nicht zuletzt bedanke ich mich bei der Deutschen Forschungsgemeinschaft, die diese Arbeit über ein Doktorandenstipendium im Graduiertenkolleg Bionik erst möglich gemacht hat.

10.1 Kennwerte der in dieser Arbeit verwendeten Substrate

Tabelle 10.1: Oberflächen-Kennwerte der verwendeten Polierpapiere FibrMet® Discs mit den Korngrößen 0,3 µm, 1 µm, 3 µm und 12 µm der Firma Buehler (Lake Bluff, USA) und ihrer Epoxidrepliken. Die Kenngrößen wurden mit einem Weißlichtprofilometer der Firma FRT (Fries Research & Technology GmbH, Bergisch-Gladbach) bestimmt.

Kenngröße	0,3 µm		1 µm		3 µm		12 µm	
	Original	Replik	Original	Replik	Original	Replik	Original	Replik
Ra (µm)	0,03	0,01	0,07	0,07	0,31	0,30	0,90	0,91
Rq (µm)	0,03	0,02	0,08	0,09	0,39	0,38	1,12	1,18
Rz (DIN) (µm)	0,21	0,13	0,54	0,52	2,35	2,31	6,18	7,03
Rmax (µm)	0,29	0,26	0,57	0,56	2,52	2,48	6,78	7,62

Tabelle 10.2: Oberflächen-Kenngrößen der verwendeten Schleifpapiere p 1000, p 400 und p 240 Nass/Trocken der Firma Wolcraft (Wolcraft GmbH, Kempenich, Deutschland) und ihrer Epoxidrepliken. Die Kenngrößen wurden mit einem Weißlichtprofilometer der Firma FRT (Fries Research & Technology GmbH, Bergisch-Gladbach) bestimmt.

Kenngröße	p 1000		p 400		p 240	
	Original	Replik	Original	Replik	Original	Replik
Ra (µm)	1,29	1,49	2,13	2,79	6,02	5,86
Rq (µm)	1,66	1,91	2,70	3,54	7,91	7,68
Rz (DIN) (µm)	10,67	11,46	16,45	21,82	51,59	47,35
Rmax (µm)	13,56	13,05	20,61	24,94	56,59	59,32

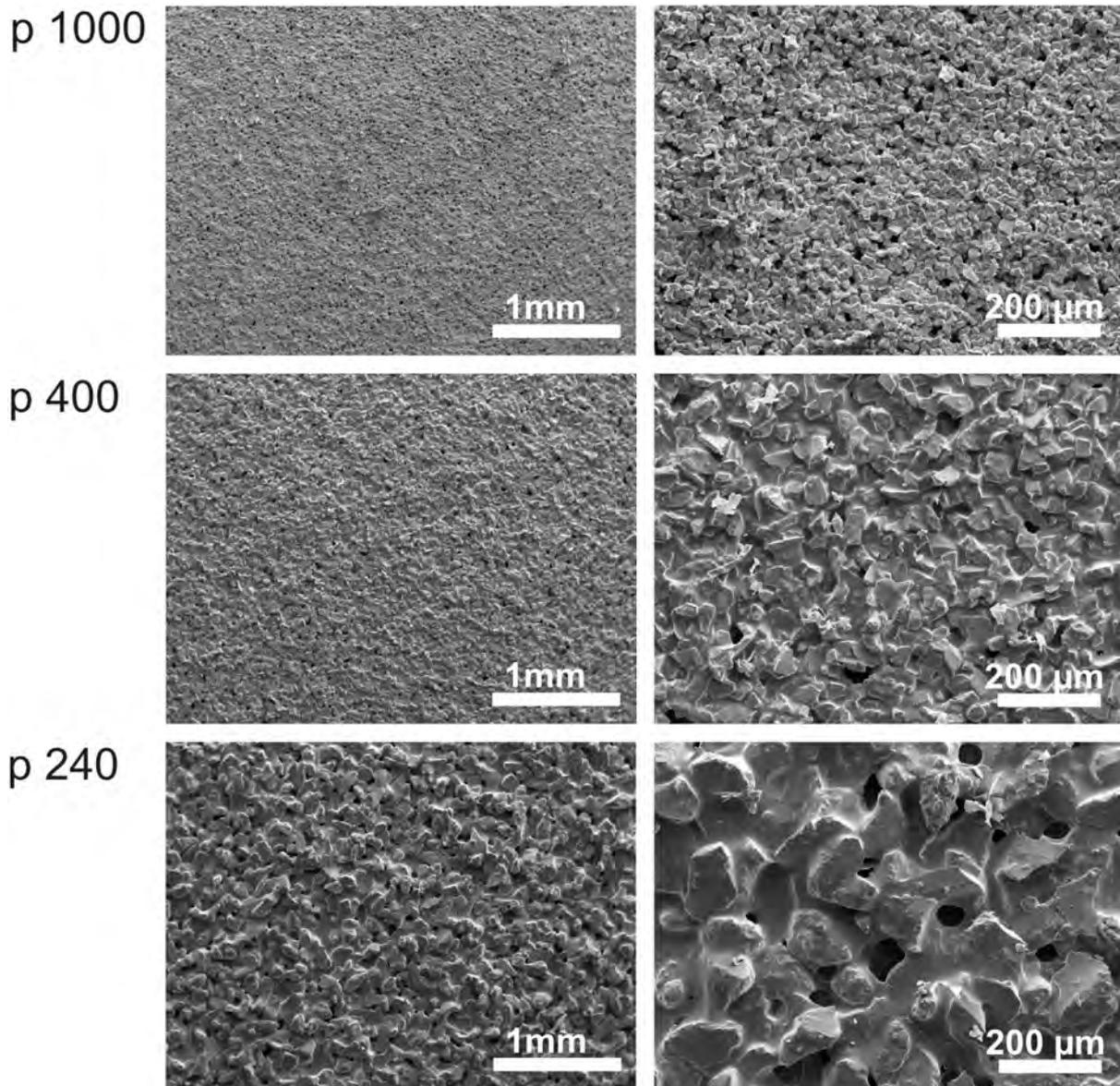


Abbildung 10.2: REM-Aufnahmen der Schleifpapiere p1000, p400 und p240 Nass/Trocken der Marke Wolcraft (Kempenich, Deutschland) in der Aufsicht.

10.3 Terminologie der Mikroornamentationsmuster

Formen und Anordnung der Oberhäutchenzellen (Price, 1989)

Zellform

lamellate – sehr breite, kurze Zellen, deren Breite über das Zehnfache ihrer Länge beträgt

brachylamellate – breite kurze Zellen, deren Breite das Vier- bis Zehnfache der Länge beträgt

polygonal – vieleckige Zellen, deren Seiten gleichlang sind

subpolygonal – vieleckige Zellen, die länglich sind

Zellanordnung

imbricate – dachziegelartig angeordnet

juxtaposed – nebeneinander angeordnet

Hauptstrukturierung und Substrukturierung der Schuppenoberflächen (Price, 1982)

Hauptstrukturierung (major pattern type)

acrochordate – mit kegelförmigen bis haarförmigen Auswüchsen

canaliculated – durch Längsrippen geriffelt

cristate – mit kammartigen Rippen

echinate – mit ausgeprägten spitzen dornförmigen Strukturen

fimbriate – mit feinen haarförmigen Strukturen

foveate – mit runden Höhlungen, die deutlich durch Wälle voneinander getrennt sind

lophate – mit ebenen Längsrippen

papillate – mit noppenartigen Auswüchsen

plicate – gefaltet

reticulate – mit einem Netz aus miteinander verbundenen Rippen

verrucate – mit ausgeprägten warzenförmigen Auswüchsen

Substrukturierung (subtype)

crosshatched – von parallelen Rippen gekreuzte Längsrippen

echinoreticulate – unregelmäßige dornförmige Strukturen auf einem Netz

echinulate – mit kleinen dornförmigen Auswüchsen

secondarily punctate – sekundär mit Höhlungen (entspricht „porous“ in Stille (1976))

secondarily reticulate – sekundär mit einem Netz aus Rippen

striocristate – mit parallelen Längslinien und kammartigen Rippen

strioreticulate – mit parallelen Längsrippen die ein Netzwerk bilden

subechinate – mit stumpfen dornförmigen Auswüchsen

vermicular – mit deutlichen, gewundenen Rippen

Literaturverzeichnis

- [Aksak u. a. 2007] AKSAK, B ; MURPHY, MP ; SITTI, M: Adhesion of biologically inspired vertical and angled polymer microfiber arrays. In: *Langmuir* 23 (2007), S. 3322–3332
- [Angelici u. a. 2000] ANGELICI, FM ; EFFAH, C ; INYANG, MA ; LUISELLI, L: A preliminary radiotracking study of movements, activity patterns and habitat use of free-ranging Gaboon vipers, *Bitis gabonica*. In: *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)* 55 (2000), S. 45–55
- [Arzt u. a. 2003] ARZT, E ; GORB, R ; SPOLENAK, R: From micro to nano contacts in biological attachment devices. In: *PNAS* 100 (19) (2003), S. 10603–10606
- [Autumn u. a. 2006] AUTUMN, K ; DITTMORE, A ; SANTOS, D ; SPENKO, M ; CUTKOSKY, M: Frictional adhesion: a new angle on gecko attachment. In: *The Journal of Experimental Biology* 209 (2006), S. 3569–3579
- [Autumn u. Hansen 2006] AUTUMN, K ; HANSEN, W: Ultrahydrophobicity indicates a non-adhesive default state in gecko setae. In: *Journal of Comparative Physiology A* 192 (2006), S. 1205–1212
- [Autumn u. a. 2000] AUTUMN, K ; LIANG, YA ; HSIEH, ST ; ZESCH, W ; CHAN, WP ; KENNY, TW ; FEARING, R ; FULL, RJ: Adhesive force of a single gecko foot-hair. In: *Nature* 405 (2000), S. 681–685
- [Autumn u. Peattie 2002] AUTUMN, K ; PEATTIE, AM: Mechanisms of adhesion in geckos. In: *Integrative and Comparative Biology* 42 (2002), S. 1081–1090
- [Autumn u. a. 2002] AUTUMN, K ; SITTI, M ; LIANG, YA ; PEATTIE, AM ; HANSEN, WR ; SPONBERG, S ; KENNY, TW ; FEARING, R ; ISRAELACHVILI, JN ; FULL, RJ: Evidence for van der Waals adhesion in gecko setae. In: *PNAS* 99 (2002), S. 12252–12256

- [Bagnara u. a. 2007] BAGNARA, JT ; FERNANDEZ, PJ ; R, Fujii: On the blue coloration of vertebrates. In: *Pigment Cell Research* 20 (2007), S. 14–26
- [Balmert u. a. 2010] BALMERT, A ; BOHN, HF ; DITSCHKE-KURU, P ; BARTHLOTT, W: Dry under water: comparative morphology and functional aspects of air-retaining insect surfaces. In: *Journal of Morphology* 272 (2010), S. 442–451
- [Barbieri u. a. 2007] BARBIERI, L ; WAGNER, E ; P, Hoffmann: Water wetting transition parameters of perfluorinated substrates with periodically distributed flat-top microscale obstacles. In: *Langmuir* 23 (2007), S. 1723–1734
- [Barthlott u. Neinhuis 1997] BARTHLOTT, W ; NEINHUIS, C: Purity of the sacred lotus, or escape from contamination in biological surfaces. In: *Planta* 202 (1997), S. 1–8
- [Bauer 1998] BAUER, Aaron M.: Morphology of the adhesive tail tips of carphodactylid geckos (Reptilia: Diplodactylidae). In: *Journal of Morphology* 235 (1998), S. 41–58
- [Bauer u. Good 1986] BAUER, AM ; GOOD, DA ; ROCEK, Z (Hrsg.): *Studies in Herpetology*. Bd. Scaling of scansorial area in the genus *Gekko*. Karls-Universität Prag, 1986. – 363–366 S.
- [Bauer u. Russell 1988] BAUER, AM ; RUSSELL, AP: Morphology of gekkonid cutaneous sensilla, with comments on function and phylogeny in the Carphodactylini (Reptilia: Gekkonidae). In: *Canadian Journal of Zoology* 66 (1988), S. 1583–1588
- [Bea 1978] BEA, A: Contribució a la sistemática de vipera seoanei lataste, 1879 (reptilia, viperidae) 1. Ultraestructura de la cutícula de las escamas. In: *Butlletí de la Institució Catalana d'Història Natural* 42 (1978), S. 107–118
- [Bechtel 1978] BECHTEL, HB: Color and pattern in snakes (Reptilia, Serpentes). In: *Journal of Herpetology* 12 (1978), S. 521–532
- [Beißwenger 2008] BEISSWENGER, Christine: *Comparative study of snake scale microstructure*, Eberhard Karls Universität Tübingen, Diplomarbeit, 2008
- [Bellairs u. Boyd 1947] BELLAIRS, A d. ; BOYD, JD: The lachrymal apparatus in lizards and snakes. I. The brille, the orbital glands, lachrymal canaliculi and origin of the lachrymal duct. In: *Proceedings of the Zoological Society of London* 117 (1947), S. 81–108

- [Berthé u. a. 2009] BERTHÉ, RA ; WESTHOFF, G ; BLECKMANN, H ; GORB, SN: Surface structure and frictional properties of the skin of the Amazon tree boa *Corallus hortulanus* (Squamata, Boidae). In: *Journal of Comparative Physiology A* 195 (2009), S. 311–318
- [Betz 2010] BETZ, O ; BYERN, J (Hrsg.) ; GRUNWALD, I (Hrsg.): *In Biological adhesive systems. From nature to technical and medical application*. Bd. Adhesive exocrine glands in insects: morphology, ultrastructure, and adhesive secretion. New York: Springer, 2010. – 111–152 S.
- [Beutel u. Gorb 2001] BEUTEL, RG ; GORB, SN: Ultrastructure of attachment specializations of hexapods (Arthropoda): evolutionary patterns inferred from a revised ordinal phylogeny. In: *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 39 (2001), S. 177–207.
- [Beyerlein 1998] BEYERLEIN, P: Studies on the significance of microdermatoglyphics in viperid systematics. I. The microdermatoglyphics of desert vipers (Squamata: Serpentes: Viperidae). In: *Herpetozoa* 11 (1998), S. 79–86
- [Böhme 1977] BÖHME, W: Eine neue Art der Gattung *Bitis* (Serpentes Viperidae) aus Äthiopien. In: *Monitore Zoologico Italiano* 9 (1977), S. 59–68
- [Bhushan u. Jung 2007] BHUSHAN, B ; JUNG, YC: Wetting study of patterned surfaces for superhydrophobicity. In: *Ultramicroscopy* 107 (2007), S. 1033–1041
- [Bhushan u. a. 2005] BHUSHAN, B ; JUNG, YC ; KOCH, K: Self-cleaning efficiency of artificial superhydrophobic surfaces. In: *Langmuir* 25 (2005), S. 3240–3248
- [Birkby u. a. 1982] BIRKBY, CS ; WERTZ, PW ; DOWNING, DT: The polar lipids from keratinized tissues of some vertebrates. In: *Comparative Biochemistry and Physiology* 73B (1982), S. 239–242
- [Böker 1935] BÖKER, Hans: *Einführung in die vergleichende biologische Anatomie der Wirbeltiere*. Jena: Verlag von Gustav Fischer, 1935
- [Blair u. Graham 1954] BLAIR, JA ; GRAHAM, J: The pigments of snake skins. In: *Biochemical Journal* 56 (1954), S. 286–287

- [Brandley u. a. 2008] BRANDLEY, MC ; HUELSENBECK, JP ; WIENS, JJ: Rates and patterns in the evolution of snake-like body form in squamate reptiles: evidence for repeated re-evolution of lost digits and long term persistence of intermediate body forms. In: *Evolution: International Journal of Organic Evolution* 62 (2008), S. 2042–2064
- [Brattstrom 1955] BRATTSTROM, BH: The coral snake mimic problem and protective coloration. In: *Evolution* 9 (1955), S. 217–219
- [Broadley u. a. 2003] BROADLEY, DG ; DORIA, C ; WIGGE, J ; BROADLEY, DG (Hrsg.) ; DORIA, C (Hrsg.) ; WIGGE, J (Hrsg.): *Snakes of Zambia: an atlas and field guide*. Edition Chimaira, Frankfurt am Main, 2003
- [Brown u. a. 2002] BROWN, RJC ; BREWER, PJ ; MILTON, MJT: The physical and chemical properties of electroless nickel phosphorus alloys and low reflectance nickel-phosphorus black surfaces. In: *Journal of Materials Chemistry* 12 (2002), S. 2749–2754
- [Buffrénil u. a. 2010] BUFFRÉNIL, V ; SIRE, JY ; RAGE, JC: The histological structure of glyptosaurine osteoderms (Squamata: Anguidae), and the problem of osteoderm development in squamates. In: *Journal of Morphology* 271 (2010), S. 729–737.
- [Burken u. a. 1985] BURKEN, RR ; WERTZ, PW ; DOWNING, DT: The effect of lipids on transepidermal water permeation in snakes. In: *Comparative Biochemistry and Physiology* 81A (1985), S. 213–216
- [Bush u. Hu 2006] BUSH, JWM ; HU, DL: Walking on water:biolocomotion at the interface. In: *Annual Review of Fluid Mechanics* 38 (2006), S. 339–369
- [Busscher u. a. 1984] BUSSCHER, HJ ; VAN PELT, AWJ ; DE BOER, P ; DE JONG, HP ; ARENDS, J: The effect of surface roughening of polymers on measured contact angles of liquids. In: *Colloids and Surfaces* 9 (1984), S. 319–331
- [Cadle 1988] CADLE, JE: Phylogenetic relationships among advanced snakes: a molecular perspective. In: *University of California, Publication in Zoology* 119 (1988), S. 1–70
- [Calvete u. a. 2007] CALVETE, JJ ; ESCOLANO, J ; SANZ, L: Snake venomics of Bitis species reveals large intragenus venom toxin composition variation: application to taxonomy of congeneric taxa. In: *Journal of Proteome Research* 6 (2007), S. 2732–2745

- [Cassie u. Baxter 1944] CASSIE, ABD ; BAXTER, S: Wettability of porous surfaces. In: *Transactions of the Faraday Society* 40 (1944), S. 546–551
- [Chen u. a. 2005] CHEN, Y ; HE, B ; LEE, J ; PATANKAR, NA: Anisotropy in the wetting of rough surfaces. In: *Journal of Colloid and Interface Science* 281 (2005), S. 458–464
- [Chiasson u. a. 1989] CHIASSON, RB ; BENTLEY, DL ; LOWE, CH: Scale morphology in *Agkistrodon* and closely related crotaline genera. *Herpetologica* 45:430–438. In: *Herpetologica* 45 (1989), S. 430–438
- [Chiasson u. Lowe 1989] CHIASSON, Robert B. ; LOWE, Charles H.: Ultrastructural scale patterns in *Nerodia* and *Thamnophis*. In: *Journal of Herpetology* 23 (1989), Nr. 2, S. 109–118
- [Choi u. a. 2009] CHOI, W ; TUTEJA, A ; MABRY, JM ; COHEN, RE ; MCKINLEY, GH: A modified Cassie-Baxter relationship to explain contact angle hysteresis and anisotropy on non-wetting textured surfaces. In: *Journal of Colloid and Interface Science* 339 (2009), S. 208–216
- [Cloudsley-Thompson 1999] CLOUDSLEY-THOMPSON, JL: Multiple factors in the evolution of animal coloration. In: *Naturwissenschaften* 86 (1999), S. 123–132
- [Coddington u. Levi 1991] CODDINGTON, JA ; LEVI, HW: Systematics and evolution of spiders (Araneae). In: *Annual Review of Ecology and Systematics* 22 (1991), S. 565–592.
- [Cohn u. Tickle 1999] COHN, MJ ; TICKLE, C: Developmental basis of limblessness and axial patterning in snakes. In: *Nature* 399 (1999), S. 474–479
- [Cole u. van Devender 1976] COLE, CJ ; DEVENDER, TR van: Surface structure of fossil and recent epidermal scales from north american lizards of the genus *Sceloporus* (Reptilia, Iguanidae). In: *Bulletin American Museum of Natural History* 156 (1976), S. 451–514,
- [Cole 1943] COLE, LC: Experiments on toleration of high temperature in lizards with reference to adaptive coloration. In: *Ecology* 24 (1943), S. 94–108
- [Conrad 2008] CONRAD, JL: Phylogeny and systematics of squamata (Reptilia) based on morphology. In: *Bulletin of the American Museum of Natural History* 310 (2008), S. 1–182

- [Crosby u. a. 2005] CROSBY, AJ ; HAGEMAN, M ; DUNCAN, A: Controlling polymer adhesion with "pancakes". In: *Langmuir* 21 (2005), S. 11738–11743
- [Da Vinci 1505] DA VINCI, L: Codice sul volo degli uccelli, Kodex über den Vogelflug. (1505)
- [Dai u. a. 2010] DAI, YA ; CHANG, HC ; LAI, KY ; LIN, CA ; CHUNG, RJ ; LINA, GR ; HE, JH: Subwavelength Si nanowire arrays for self-cleaning antireflection coatings. In: *Journal of Materials Chemistry* 20 (2010), S. 10924–10930
- [D'Alba u. a. 2011] D'ALBA, L ; SARANATHAN, V ; CLARKE, JA ; VINTHER, JA ; PRUM, RO ; SHAWKEY, MD: Colour-producing beta-keratin nanofibres in blue penguin (*Eudyptula minor*) feathers. In: *Biology Letters* 7 (2011), S. 543–546
- [Darwin 1859] DARWIN, Charles: *On the origin of species by means of natural selection. Or the preservation of favoured races in the struggle for life.* 1. edition. London: John Murray, 1859
- [De Gennes 1985] DE GENNES, PG: Wetting: statics and dynamics. In: *Reviews of Modern Physics* 57 (1985), S. 827–863
- [De Mestral 1954] DE MESTRAL, G: *Patent des Klettverschluss.* 1954
- [Dellit 1934] DELLIT, WD: Zur Anatomie und Physiologie der Geckozehe. In: *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft* 68 (1934), S. 613–656
- [Donnellan u. a. 1999] DONNELLAN, SC ; HUTCHINSON, MN ; SAINT, KM: Molecular evidence for the phylogeny of Australian gekkonoid lizards. In: *Biological Journal of the Linnean Society* 67 (1999), S. 97–118
- [Doucet u. Meadows 2009] DOUCET, SM ; MEADOWS, MG: Iridescence: a functional perspective. In: *Journal of the Royal Society Interface* 6 (2009), S. 115–132
- [Endler 1981] ENDLER, JA: An overview of relationships between mimicry and crypsis. In: *Biological Journal of the Linnean Society* 16 (1981), S. 25–31
- [Endler 1990] ENDLER, JA: On the measurement and classification of colour in studies of animal colour patterns. In: *Biological Journal of the Linnean Society* 41 (1990), S. 315–352

- [Ender 1993] ENDLER, JA: The color of light in forests and its implications. In: *Ecological Monographs* 63 (1993), S. 1–27
- [Erbil u. a. 1997] ERBIL, HY ; YASAR, B ; SÜZER, S ; BAYSAL, BM: Surface characterization of the hydroxy-terminated poly(E-caprolactone)/poly(dimethylsiloxane) triblock copolymers by electron spectroscopy for chemical analysis and contact angle measurements. In: *Langmuir* 13 (1997), S. 5484–5493
- [Estes u. a. 1988] ESTES, R ; QUEIROZ, K de ; GAUTHIER, J ; ESTES, R (Hrsg.) ; PREGILL, GK (Hrsg.): *Phylogenetic relationships of the lizard families*. Bd. Phylogenetic relationships within Squamata. Stanford, CA: Stanford University Press, 1988. – 119–281 S.
- [Extrand 2002] EXTRAND, CW: Model for contact angles and hysteresis on rough and ultraphobic surfaces. In: *Langmuir* 18 (2002), S. 7991–7999
- [Extrand 2004] EXTRAND, CW: Criteria for ultralyophobic surfaces. In: *Langmuir* 20 (2004), S. 5013–5018
- [Fang u. a. 2008] FANG, Y ; SUN, G ; CONG, Q ; CHEN, GH ; REN, LQ: Effects of methanol on wettability of the non-smooth surface on butterfly wing. In: *Journal of Bionic Engineering* 5 (2008), S. 127–133
- [Fang u. a. 2007] FANG, Y ; SUN, G ; WANG, TQ ; CONG, Q ; REN, LQ: Hydrophobicity mechanism of non-smooth pattern on surface of butterfly wing. In: *Chinese Science Bulletin* 52 (2007), S. 711–716
- [Federle u. a. 2002] FEDERLE, W ; RIEHLE, M ; CURTIS, ASG ; RJ, Full: An integrative study of insect adhesion: mechanics and wet adhesion of pretarsal pads in ants. In: *Integrative and Comparative Biology* 42 (2002), S. 1100–1106
- [Feng u. a. 2008] FENG, L ; ZHANG, Y ; XI, J ; ZHU, Y ; WANG, N ; XIA, F ; JIANG, L: Petal effect: a superhydrophobic state with high adhesive force. In: *Langmuir* 24 (2008), S. 4114–4119
- [Filippov u. a. 2011] FILIPPOV, A ; POPOV, VL ; GORB, SN: Shear induced adhesion: contact mechanics of biological spatula-like attachment devices. In: *Journal of Theoretical Biology* 276 (2011), S. 126–131

- [Flaxman u. Maderson 1973] FLAXMAN, BA ; MADERSON, PFA: Relationship between pattern of cell migration from the germinal layer and changing patterns of differentiation in the lizard epidermis. In: *Journal of Experimental Zoology* 183 (1973), S. 209–216
- [Fontarnau u. Bea 1987] FONTARNAU, R ; BEA, A: A quick, simple method of replication for scanning electron microscopy, applied to the oberhautchen microornamentation study. In: *Journal of Herpetology* 21 (1987), Nr. 4, S. 366–369
- [Fowkes 1964] FOWKES, FM: Attractive forces at interfaces. In: *Industrial and Engineering Chemistry* 56 (1964), S. 44–52
- [Fox 1976] FOX, DL: *Animal biochromes and structural colors*. Berkeley: University of California Press., 1976
- [Freudig 2004] FREUDIG, Doris ; FREUDIG, Doris (Hrsg.): *Lexikon der Biologie, 15 Bd.* Spektrum, Akademischer Verlag, 2004
- [Frost u. Etheridge 1989] FROST, DR ; ETHERIDGE, R: *A phylogenetic analysis and taxonomy of iguanian lizards (Reptilia:Squamata)*. University of Kansas, Museum of Natural History, 1989
- [Fürstner u. a. 2005] FÜRSTNER, R ; BARTHLOTT, W ; NEINHUIS, C ; WALZEL, P: Wetting and self-cleaning properties of artificial superhydrophobic surfaces. In: *Langmuir* 21 (2005), S. 956–961
- [Gans 1967] GANS, C: The chameleon. In: *Natural History*. 76 (1967), S. 52–59
- [Gans 1984] GANS, C: Slide-pushing: a transitional locomotor method of elongate squamates. In: *Symposia of the Zoological Society of London* 52 (1984), S. 12–26
- [Gans u. Gasc 1990] GANS, C ; GASC, JP: Tests on the locomotion of the elongate and limbless reptile *Ophisaurus apodus* (Sauria: Anguillidae). In: *Journal of Zoology* 220 (1990), S. 517–536.
- [Gans 1975] GANS, Carl: Tetrapod limblessness: evolution und functional corollaries. In: *American Zoologist* 15 (1975), S. 455–467

- [Gans u. Baic 1977] GANS, Carl ; BAIC, Dusan: Regional specialization of reptilian scale surface: relation of texture and biologic role. In: *Science* 195 (1977), Nr. 4284, S. 1348–1350
- [Gao u. Jiang 2004] GAO, X ; JIANG, L: Water-repellent legs of water striders. In: *Nature* 432 (2004), S. 36
- [Garland 1983] GARLAND, T: The relation between maximal running speed and body mass in terrestrial mammals. In: *Journal of Zoology* 199 (1983), S. 157–170
- [Gasc u. a. 1989] GASC, JP ; CATTART, D ; CHASSERAT, C ; CLARAC, F: Propulsive action of a snake pushing against a single site: its combined analysis. In: *Journal of Morphology* 201 (1989), S. 315–329
- [Gasc u. Gans 1990] GASC, JP ; GANS, C: Tests on the locomotion of the elongate and limbless reptile *Anguis fragilis*. In: *Copeia* 4 (1990), S. 1055–1067
- [Ge u. a. 2007] GE, L ; SETHI, S ; CI, L ; AJAYAN, PM ; DHINOJWALA, A: Carbon nanotube-based synthetic gecko tapes. In: *PNAS* 104 (2007), S. 10792–10795
- [Geim u. a. 2003] GEIM, AK ; DUBONOS, SV ; GRIGORIEVA, IV ; NOVOSELOV, KS ; ZHUKOV, AA ; SHAPOVAL, SY: Microfabricated adhesive mimicking gecko foot-hair. In: *Nature Materials* 2 (2003), S. 461–463
- [Girifalco u. Good 1957] GIRIFALCO, LA ; GOOD, RJ: A theory for the estimation of surface and interfacial energies, Part I: Derivation and Application to interfacial tension. In: *The Journal of Physical Chemistry* 61 (1957), S. 904–909
- [Glassmaker u. a. 2004] GLASSMAKER, NJ ; JAGOTA, A ; HUI, CY ; KIM, J: Design of biomimetic fibrillar interfaces: 1. Making contact. In: *Journal of the Royal Society Interface* 1 (2004), S. 23–33
- [Gomez u. Théry 2004] GOMEZ, D ; THÉRY, M: Influence of ambient light on the evolution of colour signals: comparative analysis of a Neotropical rainforest bird community. In: *Ecology Letters* 7 (2004), S. 279–284
- [Goodwyn u. a. 2009] GOODWYN, PP ; MAEZONO, Y ; HOSODA, N ; FUJISAKI, K: Waterproof and translucent wings at the same time: problems and solutions in butterflies. In: *Naturwissenschaften* 96 (2009), S. 781–787

- [Gorb u. a. 2007] GORB, S ; VARENBERG, M ; PERESSADKO, A ; TUMA, J: Biomimetic mushroom-shaped fibrillar adhesive microstructure. In: *Journal of the Royal Society Interface* 4 (2007), S. 271–275
- [Gorb 1998] GORB, SN: The design of the fly adhesive pad: Distal tenent setae are adapted to the delivery of an adhesive secretion. In: *Proceedings of the Royal Society B* 265 (1998), S. 747–752
- [Gower 2003] GOWER, David J.: Scale microornamentation of uropeltid snakes. In: *Journal of Morphology* 258 (2003), S. 249–268
- [Gray 1946] GRAY, J: The mechanism of locomotion in snakes. In: *Journal of Experimental Biology* 23 (1946), S. 101–120
- [Gray 1953] GRAY, J: Undulatory propulsion. In: *Quarterly Journal of Microscopical Science* s3 (1953), Nr. 94, S. 551–578
- [Gray u. Lissmann 1950] GRAY, J ; LISSMANN, HW: The kinetics of locomotion of the grass-snake. In: *Journal of Experimental Biology* 26 (1950), S. 354–367
- [Greiner u. a. 2007] GREINER, C ; CAMPO, A del ; ARZT, E: Adhesion of bioinspired micropatterned surfaces: effects of pillar radius, aspect ratio, and preload. In: *Langmuir* 23 (2007), S. 3495–3502
- [Greiner u. a. 2009] GREINER, C ; SPOLENAK, R ; ARZT, E: Adhesion design maps for fibrillar adhesives: The effect of shape. In: *Acta Biomaterialia* 5 (2009), S. 597–606
- [Han u. a. 2004] HAN, D ; ZHOU, K ; BAUER, AM: Phylogenetic relationships among gekkotan lizards inferred from C-mosnuclear DNA sequences and a new classification of the Gekkota. In: *Biological Journal of the Linnean Society* 83 (2004), S. 353–368
- [Hazel u. a. 1999] HAZEL, J ; STONE, M ; GRACE, MS ; TSUKRUK, VV: Nanoscale design of snake skin for reptation locomotions via friction anisotropy. In: *Journal of Biomechanics* 32 (1999), S. 477–484.
- [He u. a. 2004] HE, B ; LEE, J ; PATANKAR, NA: Contact angle hysteresis on rough hydrophobic surfaces. In: *Colloids and Surfaces A* 248 (2004), S. 101–104
- [Hecht 2002] HECHT, E: *Optics*. Fourth edition. Addison Wesley, 2002

- [Hedges u. Vidal 2010] HEDGES, SB ; VIDAL, N ; HEDGES, SB (Hrsg.) ; KUMAR, S (Hrsg.): *The timetree of life*. Bd. Lizard, snakes and amphisbaenians (Squamata). Oxford biology, 2010. – 383–389 S.
- [Heepe u. a. 2011] HEEPE, L ; VARENBERG, M ; ITOVICH, Y ; GORB, SN: Suction component in adhesion of mushroom-shaped microstructure. In: *Journal of the Royal Society Interface* 8 (2011), S. 585–589
- [Heise u. a. 1995] HEISE, PJ ; MAXSON, LR ; DOWLING, HG ; HEDGES, SB: Higher level snake phylogeny inferred from mitochondrial DNA sequences of 12S rRNA and 16S rRNA genes. In: *Molecular Biology and Evolution* 12 (1995), S. 259–265
- [Hill 1990] HILL, GE: Female house finches prefer colourful males: sexual selection for a condition-dependent trait. In: *Animal Behaviour* 40 (1990), S. 563–572
- [Hill 2006] HILL, GE ; HILL, GE (Hrsg.) ; MCGRAW, KJ (Hrsg.): *Bird coloration: Vol. 2, Function and evolution*. Bd. Female mate choice for ornamental coloration. Harvard University Press, Chambridge, 2006. – 137–200 S.
- [Hiller 2009] HILLER, U ; GORB, SN (Hrsg.): *Functional surfaces in Biology*. Bd. Water repellence in gecko skin: how do geckos keep clean? Springer Netherlands, 2009. – 47–53 S.
- [Hiller 1968] HILLER, Uwe: Untersuchungen zum Feinbau und zur Funktion der Haftborsten von Reptilien. In: *Zeitschrift für Morphologie die Tiere* 62 (1968), S. 307–362
- [Hoge u. Santos 1953] HOGE, AR ; SANTOS, PS: Submicroscopic structure of stratum corneum of snakes. In: *Science* 118 (1953), S. 410–411
- [Holdgate 1955] HOLDGATE, MW: The wetting of insect cuticles by water. In: *Journal of Experimental Biology* 32 (1955), S. 591–617
- [Hu u. a. 2009] HU, David L. ; NIRODYA, Jasmine ; SCOTTA, Terri ; SHELLEYA, Michael J.: The mechanics of slithering locomotion. In: *PNAS* 106 (2009), Nr. 25, S. 10081–10085
- [Hu u. a. 2011] HU, HS ; WATSON, GS ; CRIBB, BW ; WATSON, JA: Non-wetting wings and legs of the crane fly aided by fine structures of the cuticle. In: *Journal of Experimental Biology* 214 (2011), S. 915–920

- [Huber u. a. 2007] HUBER, G ; GORB, SN ; HOSODA, N ; SPOLENAK, R ; ARZT, E: Influence of surface roughness on gecko adhesion. In: *Acta Biomaterialia* 3 (2007), S. 607–610
- [Huber u. a. 2005a] HUBER, Gerrit ; GORB, Stanislav N. ; SPOLENAK, Ralph ; ARZT, Eduard: Resolving the nanoscale adhesion of individual gecko spatulae by atomic force microscopy. In: *Biol. Lett.* 1 (2005), S. 2–4
- [Huber u. a. 2005b] HUBER, Gerrit ; MANTZ, Hubert ; SPOLENAK, Ralph ; MECKE, Klaus ; JACOBS, Karin ; GORB, Stanislav N. ; ARZT, Eduard *: Evidence for capillarity contributions to gecko adhesion from single spatula nanomechanical measurements. In: *PNAS* 102 (2005), Nr. 45, S. 16293–16296
- [Hutchinson u. Larimer 1960] HUTCHINSON, VH ; LARIMER, JL: Reflectivity of the integuments of some lizards from different habitats. In: *Ecology* 41 (1960), S. 199–209.
- [Ingram u. a. 2008] INGRAM, AL ; LOUSSE, V ; PARKER, AR ; VIGNERON, JP: Dual gratings interspersed on a single butterfly scale. *J R Soc Interface* 5,. In: *Journal of the Royal Society Interface* 5 (2008), S. 1387–1390
- [Ingram u. Parker 2008] INGRAM, AL ; PARKER, AR: A review of the diversity and evolution of photonic structures in butterflies, incorporating the work of John Huxley (The Natural History Museum, London from 1961 to 1990). In: *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 363 (2008), S. 2465–2480
- [Irish u. a. 1988] IRISH, FJ ; WILLIAMS, EE ; F, Seeling: Scanning electron microscopy of changes in epidermal structure occurring during the shedding cycle in squamate reptiles. In: *Journal of Morphology* 197 (1988), S. 105–126
- [Irschick u. a. 1996] IRSCHICK, Duncan J. ; AUSTIN, Christopher C. ; PETREN, Ken ; FISHER, Robert N. ; LOSOS, Jonathan B. ; ELLERS, Olaf: A comparative analysis of clinging ability among pad-bearing lizards. In: *Biological Journal of the Linnean Society* 59 (1996), S. 21–35
- [Irschick u. a. 2006] IRSCHICK, Duncan J. ; HERREL, Anthony ; VANHOODYDONCK, Bieke: Whole-organism studies of adhesion in pad-bearing lizards: creative evolutionary solutions to functional problems. In: *J Comp Physiol* 192 (2006), S. 1169–1177

- [Iyengar u. a. 2010] IYENGAR, VV ; NAYAK, BK ; GUPTA, MC: Ultralow reflectance metal surfaces by ultrafast laser texturing. In: *Applied Optics* 49 (2010), S. 5983–5988
- [Jackson u. Fritts 1995] JACKSON, K ; FRITTS, TH: Evidence from tooth surface morphology for a posterior maxillary origin of the proteroglyph fang. In: *Amphibia-Reptilia* 16 (1995), S. 273–288
- [Jayne u. Davis 1991] JAYNE, BC ; DAVIS, JD: Kinematics and performance capacity for the concertina locomotion of a snake (*Coluber constrictor*). In: *Journal of Experimental Biology* 156 (1991), S. 539–556
- [Jayne 1988] JAYNE, Bruce C.: Mechanical behaviour of snake skin. In: *Journal of Zoology* 214 (1988), S. 125–140
- [Jeong u. a. 2006] JEONG, HE ; LEE, SH ; KIM, JK ; SUH, KY: Nanoengineered multiscale hierarchical structures with tailored wetting properties. In: *Langmuir* 22 (2006), S. 1640–1645
- [Joger u. Courage 1999] JOGER, U ; COURAGE, K: Are palaeartic rattlesnakes (*Echis* and *Cerastes*) monophyletic? In: *Kaupia* 8 (1999), S. 65–81
- [Joseph u. a. 2007] JOSEPH, P ; MATHEW, JP ; THOMAS, VC: Scale morphology, arrangement and micro-ornamentation in *Xenochrophis piscator* (Schneider), *Naja naja* (Linn), and *Eryx johni* (Russell). In: *Zoost's Print Journal* 22 (2007), S. 2909–2912.
- [Kaelble 1970] KAELBLE, DH: Dispersion - polar surface tension properties of organic solids. In: *Journal of Adhesion* 2 (1970), S. 66–81
- [Kelly u. a. 2003] KELLY, CMR ; BARKER, NP ; VILLET, MH: Phylogenetics of advanced snakes (Caenophidia) based on four mitochondrial genes. In: *Systematic Biology* 52 (2003), S. 439–459
- [Kendall 1975] KENDALL, K: Thin-film peeling - the elastic term. In: *Journal of Physics D: Applied Physics* 8 (1975), S. 1449–1452
- [Kühnelt 1953] KÜHNELT, W: Ein Beitrag zur Kenntnis tierischer Lebensformen (Lebensformen in Beziehung zur mechanischen Beschaffenheit des Aufenthaltsortes). In: *Verhandlungen Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien* 93 (1953), S. 57–71

- [Kim u. a. 2009] KIM, TI ; JEONG, HE ; SUH, KY ; LEE, HH: Stoooped nanohairs: Geometry-controllable, unidirectional, reversible, and robust gecko-like dry adhesive. In: *Advanced Materials* 21 (2009), S. 2276–2281
- [Kim u. Bhushan 2008] KIM, TW ; BHUSHAN, B: The adhesion model considering capillarity for gecko attachment system. In: *Journal of the Royal Society Interface* 5 (2008), S. 319–327
- [Klein u. a. 2010] KLEIN, MC ; DEUSCHLE, JK ; GORB, SN: Material properties of the skin of the Kenyan sand boa *Gongylophis colubrinus* (Squamata, Boidae). In: *Journal of Comparative Physiology A* 196 (2010), S. 659–668
- [Kluge 1974] KLUGE, AG: A taxonomic revision of the lizard family Pygopodidae. In: *Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan* 147 (1974), Nr. VI, S. 1–221
- [Knight u. Mindell 1993] KNIGHT, A ; MINDELL, DP: Substitution bias, weighting of DNA sequence evolution, and the phylogenetic position of fea’s viper. In: *Systematic Biology* 42 (1993), S. 18–31
- [Knoll 1938] KNOLL, F: Über den Glanz der Blumenblätter. In: *Photographie und Forschung* 2 (1938), S. 137–148
- [Koch u. a. 2008] KOCH, Kerstin ; SCHULTE, Anna J. ; FISCHER, Angelika ; GORB, Stanislav N. ; BARTHLOTT, Wilhelm: A fast, precise and low-cost replication technique for nano- and high-aspect-ratio structures of biological and artificial surfaces. In: *Bioinspiration & Biomimetics* 3 (2008), S. 1–10
- [Krupenkin u. a. 2004] KRUPENKIN, TN ; TAYLOR, JA ; SCHNEIDER, TM ; YANG, S: From rolling ball to complete wetting: The dynamic tuning of liquids on nanostructured surfaces. In: *Langmuir* 20 (2004), S. 3824–3827
- [Kugler 1941] KUGLER, H: Blütenökologische Untersuchungen mit Hummeln. X. Die Reizwirkung von Samt und Seidenglanz. In: *Planta* 32 (1941), S. 268–285
- [Kustandi u. a. 2007] KUSTANDI, TS ; SAMPER, VD ; YI, DK ; NG, WS ; NEUZIL, P ; SUN, W: Self-assembled nanoparticles based fabrication of gecko foot-hair-inspired polymer nanofibers. In: *Advanced Functional Materials* 17 (2007), S. 2211–2218

- [Lafuma u. Quéré 2003] LAFUMA, A ; QUÉRÉ, D: Superhydrophobic states. In: *Nature Materials* 2 (2003), S. 457–460
- [Lamblet u. a. 2007] LAMBLET, M ; VERNEUIL, E ; VILMIN, T ; BUGUIN, A ; SILBERZAN, P ; LÉGER, L: Adhesion enhancement through micropatterning at polydimethylsiloxane-acrylic adhesive interfaces. In: *Langmuir* 23 (2007), S. 6966–6974
- [Landmann 1986] LANDMANN, L ; BEREITER-HAHN, J (Hrsg.) ; MALTOSY, AG (Hrsg.) ; RICHARDS, KS (Hrsg.): *Biology of the integument, vertebrates*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg New York Tokyo, 1986. – 150–187 S.
- [Landmann 1979] LANDMANN, Lukas: Keratin formation and barrier mechanisms in the epidermis of *Natrix natrix* (Reptilia: Serpentes): an ultrastructural study. In: *Journal of Morphology* 162 (1979), S. 93–126
- [Lange 1931] LANGE, B ; BOLK, L (Hrsg.) ; GOPPERT, L (Hrsg.) ; KALLIUS, E (Hrsg.) ; LUBOSCH, W (Hrsg.): *Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere*. Bd. Integument der Sauropsiden. Berlin: Urban & Schwarzenberg, 1931. – 375–488 S.
- [Lawrence u. a. 2002] LAWRENCE, C ; VUKUSIC, P ; SAMBLES, R: Grazing-incidence iridescence from a butterfly wing. In: *Applied Optics* 41 (2002), S. 437–441
- [Lawson u. a. 2005] LAWSON, R ; SLOWINSKI, JB ; CROTHER, BI ; BURBRINK, FT: Phylogeny of the Colubroidea (Serpentes): New evidence from mitochondrial and nuclear genes. In: *Molecular Phylogenetics and Evolution* 37 (2005), S. 581–601
- [Lee u. a. 2009] LEE, J ; BUSH, B ; MABOUDIAN, R ; FEARING, RS: Gecko-inspired combined lamellar and nanofibrillar array for adhesion on nonplanar surface. In: *Langmuir* 25 (2009), S. 12449–12453
- [Lee u. Fearing 2008] LEE, J ; FEARING, RS: Contact self-cleaning of synthetic gecko adhesive from polymer microfibers. In: *Langmuir* 24 (2008), S. 10587–10591
- [Lee u. a. 2008] LEE, J ; FEARING, RS ; KOMVOPOULOS, K: Directional adhesion of gecko-inspired angled microfiber arrays. In: *Applied Physics Letters* 93 (2008), S. 191910
- [Lee 2005] LEE, MSY: Squamate phylogeny, taxon sampling, and data congruence. In: *Organisms, Diversity & Evolution* 5 (2005), S. 25–45

- [Lee u. Caldwell 1998] LEE, MSY ; CALDWELL, MW: Anatomy and relationships of *Pachyrhachis problematicus*, a primitive snake with hindlimbs. In: *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 353 (1998), S. 1521–1552
- [Lehman u. Sanders 2010] LEHMAN, J ; SANDERS, A: Very black infrared detector from vertically aligned carbon nanotubes and electric-field poling of lithium tantalate. In: *Nano Letters* 10 (2010), S. 3261–3266
- [Lenk u. a. 1999] LENK, P ; HERRMANN, HW ; JOGER, U ; WINK, M: Phylogeny and taxonomic subdivision of *Bitis* (Reptilia: Viperidae) based on molecular evidence. In: *Kaupia* 8 (1999), S. 31–38
- [Lenk u. a. 2001] LENK, P ; KALYABINA, S ; WINK, M ; JOGER, U: Evolutionary relationships among the true vipers (Reptilia: Viperidae) inferred from mitochondrial DNA sequences. In: *Molecular Phylogenetics and Evolution* 19 (2001), S. 94–104
- [Leydig 1868] LEYDIG, F: *Ueber Organe eines sechsten Sinnes. Zugleich als Beitrag zur Kenntnis des feineren Baus der Haut bei Amphibien und Reptilien*. Nova Acta Academiae Caesareae Leopoldino-Carolinae Germanicae Naturae Curiosorum, 1868
- [Leydig 1873] LEYDIG, Franz: Ueber die äusseren Bedeckungen der Reptilien. In: *Archiv für mikroskopische Anatomie* IX. 76 (1873), S. 753–794
- [Li u. Amirfazli 2007] LI, W ; AMIRFAZLI, A: Microtextured superhydrophobic surfaces: a thermodynamic analysis. In: *Advances in Colloid and Interface Science* 132 (2007), S. 51–68
- [Li u. Amirfazli 2008] LI, W ; AMIRFAZLI, A: Hierarchical structures for natural superhydrophobic surfaces. In: *Soft Matter* 4 (2008), S. 462–466
- [Liem u. a. 1971] LIEM, KF ; MARX, H ; RABB, GB: The viperid snake *Azemiops* and its comparative anatomy and phylogenetic position in relation to Viperinae and Crotalinae. In: *Fieldiana Zoology* 59 (1971), S. 67–126
- [Lilienthal 1889] LILIENTHAL, Otto: *Der Vogelflug als Grundlage der Fliegekunst*. Reprint, 2003, Steffen, Friedland, 1889
- [Lillywhite u. Maderson 1982] LILLYWHITE, HB ; MADERSON, PFA ; GANS, C (Hrsg.) ; POUGH, FH (Hrsg.): *Skin structure and permeability*. Biology of Reptilia, Vol. 12, Physiology C, Academic Press Inc. Ltd, London, 1982. – 399–407 S.

- [Losos u. Sinervo 1989] LOSOS, JB ; SINERVO, B: The effects of morphology and perch diameter on sprint performance of *Anolis* lizards. In: *Journal of Experimental Biology* 145 (1989), S. 23–30
- [Lu u. a. 1998] LU, R ; JJ, Koenderink ; AML, Kappers: Optical properties (bidirectional reflection distribution functions) of velvet. In: *Applied Optics* 37 (1998), S. 5974–5984
- [Ludwig u. Webb 2011] LUDWIG, A ; WEBB, KJ: Dark materials based on graphene sheet stacks. In: *Optics Letters* 36 (2011), S. 106–107
- [Maderson 1964] MADERSON, PFA: Keratinized epidermal derivatives as an aid to climbing in gekkonid lizards. In: *Nature* 203 (1964), S. 780–781
- [Maderson 1966] MADERSON, PFA: Histological changes in the epidermis of the tokay (*Gekko gecko*) during the sloughing cycle. In: *Journal of Morphology* 119 (1966), S. 39–50
- [Maderson u. a. 1998] MADERSON, PFA ; RABINOVITZ, T ; TANDLER, B ; ALIBARDI, L: Ultrastructural contributions to an understanding of the cellular mechanisms in lizard skin shedding with comments on the function and evolution of a unique lepidosaurian phenomenon. In: *Journal of Morphology* 236 (1998), S. 1–24
- [Majidi u. a. 2006] MAJIDI, C ; GROFF, RE ; MAENO, Y ; SCHUBERT, B ; BAEK, S ; BUSH, B ; MABOUDIAN, R ; GRAVISH, N ; WILKINSON, M ; AUTUMN, K ; FEARING, RS: High friction from a stiff polymer using microfiber arrays. In: *Physical Review Letters* 97 (2006), S. 076103
- [Marmur 2004] MARMUR, A: The lotus effect: superhydrophobicity and metastability. In: *Langmuir* 20 (2004), S. 3517–3519
- [Marsh u. Whaler 1984] MARSH, NA ; WHALER, BC: Review article: the gaboon viper (*Bitis gabonica*): its biology, venom components and toxinology. In: *Toxicon* 22 (1984), S. 669–694
- [Matveyeva u. Ananjeva 1995] MATVEYEVA, TN ; ANANJEVA, NB: The distribution and number of the skin sense organs of agamid, iguanid and gekkonid lizards. In: *Journal of Zoology* 235 (1995), S. 253–268

- [McGraw 2008a] MCGRAW, KJ ; HILL, GE (Hrsg.) ; MCGRAW, KJ (Hrsg.): *Bird Coloration: Vol. 1, Mechanisms and measurements*. Bd. Mechanics of carotenoid-based coloration. Chambridge: Harvard University Press, 2008. – 177–242 S.
- [McGraw 2008b] MCGRAW, KJ ; HILL, GE (Hrsg.) ; MCGRAW, KJ (Hrsg.): *Bird Coloration: Vol. 1, Mechanisms and measurements*. Bd. Mechanics of melanin-based coloration. Chambridge: Harvard University Press, 2008. – 243–294 S.
- [Mead 1976] MEAD, AW: Vascularity in the reptilian spectacle. In: *Investigative Ophthalmology & Visual Science* 15 (1976), S. 587–591
- [Meadows u. a. 2009] MEADOWS, MG ; BUTLER, MW ; MOREHOUSE, NI ; TAYLOR, LA ; TOOMEY, MB ; MCGRAW, KJ ; RUTOWSKI, RL: Iridescence: views from many angles. In: *Journal of the Royal Society Interface* 6 (2009), S. 107–113
- [Milinski u. Bakker 1990] MILINSKI, M ; BAKKER, TCM: Female sticklebacks use male coloration in mate choice and hence avoid parasitized males. In: *Nature* 344 (1990), S. 330–333
- [Mizuno u. a. 2009] MIZUNO, K ; ISHII, J ; KISHIDA, H ; HAYAMIZU, Y ; YASUDA, S ; FUTABA, DN ; YUMURA, M ; HATA, K: A black body absorber from vertically aligned single-walled carbon nanotubes. PNAS. In: *PNAS* 106 (2009), S. 6044–6047
- [Müller u. Hildenhagen 2009] MÜLLER, Rolf ; HILDENHAGEN, Thomas: Untersuchungen zu Subdigital- und Subcaudalstrukturen bei Chamäleons (Sauria: Chamaeleonidae). In: *Sauria* 31 (2009), Nr. 3, S. 41–54
- [Monroe u. Monroe 1968] MONROE, EA ; MONROE, SE: Origin of iridescent colors on the indigo snake. In: *Science* 159 (1968), S. 97–98
- [Moon u. Gans 1998] MOON, BR ; GANS, C: Kinematics, muscular activity, and propulsion in gopher snakes. In: *Journal of Experimental Biology* 201 (1998), S. 2669–2684
- [Mosauer 1932] MOSAUER, Walter: On the locomotion of snakes. In: *Science* 76 (1932), Nr. 1982, S. 583–585
- [Murphy u. a. 2007] MURPHY, MP ; AKSAK, B ; SITTI, M: Adhesion and anisotropic friction enhancements of angled heterogeneous micro-fiber arrays with spherical and spatula tips. In: *Journal of Adhesion Science and Technology* 21 (2007), S. 1281–1296

- [Murphy u. a. 2009a] MURPHY, MP ; AKSAK, B ; SITTI, M: Gecko-inspired directional and controllable adhesion. In: *Small* 5 (2009), S. 170–175
- [Murphy u. a. 2009b] MURPHY, MP ; KIM, S ; SITTI, M.: Enhanced adhesion by gecko-inspired hierarchical fibrillar adhesives. In: *ACS Applied Materials & Interfaces* 1 (2009), S. 849–855
- [Necas 1999] NECAS, P: *Chamäleons. Bunte Juwelen der Natur*. Frankfurt/M: Edition Chimaira, 1999
- [Nicholson u. a. 2006] NICHOLSON, Kirsten E. ; MIJARES-URRUTIA, Abraham ; LARSON, Allan: Molecular Phylogenetics of the *Anolis onca* Series: A Case History in Retrograde Evolution Revisited. In: *Journal of Experimental Zoology* 306 (2006), Nr. B, S. 450–459
- [Niederegger u. a. 2002] NIEDEREGGER, S ; GORB, S ; JIAO, Y: Contact behaviour of tenent setae in attachment pads of the blowfly *Calliphora vicina* (Diptera, Calliphoridae). In: *Journal of Comparative Physiology A* 187 (2002), S. 961–970
- [Niewiarowski u. a. 2008] NIEWIAROWSKI, Peter H. ; LOPEZ, Stephanie ; GE, Liehui ; HAGAN, Emily ; DHINOJWALA, Ali: Sticky gecko feet: the role of temperature and humidity. In: *PLoS ONE* 3 (2008), Nr. 5 e2192, S. 1–7
- [Norris 1958] NORRIS, KS: The evolution and systematics of the iguanid genus *Uma* and its relation to the evolution of other North American desert reptiles. In: *Bulletin American Museum of Natural History* 114 (1958), S. 251–326
- [Nosonovsky 2007] NOSONOVSKY, M: Multiscale roughness and stability of superhydrophobic biomimetic interfaces. In: *Langmuir* 23 (2007), S. 3157–3161
- [Nosonovsky u. Bhushan 2005] NOSONOVSKY, M ; BHUSHAN, B: Roughness optimization for biomimetic superhydrophobic surfaces. In: *Microsystem Technologies* 11 (2005), S. 535–549
- [Oener u. McCarthy 2000] OENER, D ; MCCARTHY, TJ: Ultrahydrophobic surfaces. Effects of topography length scales on wettability. In: *Langmuir*, 16 (2000), S. 7777–7782
- [Oertel Jr. 2011] OERTEL JR., H: *Bioströmungsmechanik: Grundlagen, Methoden und Phänomene*. Vieweg+Teubner Verlag, 2011

- [Owens u. Wendt 1969] OWENS, DK ; WENDT, RC: Estimation of surface free energy of polymers. In: *Journal of Applied Polymer Science* 13 (1969), S. 1741–1747.
- [Parker 1995] PARKER, AR: Discovery of functional iridescence and its coevolution with eyes in the phylogeny of Ostracoda (Crustacea). In: *Proceedings of the Royal Society B* 262 (1995), S. 349–355
- [Parker 2000] PARKER, AR: 515 million years of structural colour. In: *Journal of Optics A: Pure and Applied Optics* 2 (2000), S. R15–R18
- [Parker u. Mckenzie 1998] PARKER, AR ; MCKENZIE, ST DRand A. DRand Ahyong: A unique form of light reflector and the evolution of signalling in *Ovilipes* (Crustacea: Decapoda: Portunidae). In: *Proceedings of the Royal Society B* 265 (1998), S. 861–867
- [Patankar 2004a] PATANKAR, NA: Mimicking the lotus effect: influence of double roughness structures and slender pillars. In: *Langmuir* 20 (2004), S. 8209–8213
- [Patankar 2004b] PATANKAR, NA: Transition between superhydrophobic states on rough surfaces. In: *Langmuir* 20 (2004), S. 7097–7102
- [Patchell u. Shine 1986] PATCHELL, FC ; SHINE, R: Food habits and reproductive biology of Australian legless lizards (Pygopodidae). In: *Copeia* 1 (1986), S. 30–39
- [Pearson 1977] PEARSON, OP: The effect of substrate and skin color on thermoregulation of a lizard. In: *Comparative Biochemistry and Physiology* 58 (1977), S. 353–358
- [Peattie 2008] PEATTIE, AM: Subdigital setae of narrow-toed geckos, including a eublepharid (*Aeluroscalabotes felinus*). In: *Anatomical Record* 291 (2008), S. 869–875
- [Peattie u. Full 2007] PEATTIE, AM ; FULL, RJ: Phylogenetic analysis of the scaling of wet and dry biological fibrillar adhesives. In: *PNAS* 104 (2007), S. 18595–18600.
- [Peattie u. a. 2007] PEATTIE, AM ; MAJIDI, C ; CORDER, A ; FULL, RJ: Ancestrally high elastic modulus of gecko setal beta-keratin. In: *Journal of the Royal Society Interface* 4 (2007), S. 1071–1076
- [Peisker u. Gorb 2011] PEISKER, H ; GORB, SN: Always on the bright side of life: anti-adhesive properties of insect ommatidia grating. In: *The Journal of Experimental Biology* 213 (2011), S. 3457–3462

- [Peressadko u. Gorb 2004] PERESSADKO, A ; GORB, SN: When less is more: experimental evidence for tenacity enhancement by division of contact area. In: *The Journal of Adhesion* 80 (2004), S. 247–261
- [Persson u. Gorb 2003] PERSSON, BNJ ; GORB, S: The effect of surface roughness on the adhesion of elastic plates with application to biological systems. In: *Journal of Chemical Physics* 119 (2003), S. 11437–11444
- [Peterson 1983a] PETERSON, JA ; RHODIN, AGJ (Hrsg.) ; MIYATA, K (Hrsg.): *Advances in herpetology and evolutionary biology*. Bd. The evolution of the subdigital pad in Anolis. I. Comparisons among the anoline genera. Museum of Comparative Zoology, Cambridge, Massachusetts, 1983. – 245–283 S.
- [Peterson 1983b] PETERSON, JA: The evolution of the subdigital pad of anolis .2. comparisons among the iguanid genera related to the anolines and a view from outside the radiation. In: *Journal of Herpetology* 17 (1983), S. 371–397
- [Petzold 1995] PETZOLD, HG: *Blindschleiche und Scheltopusik*. 3. Auflage Nachdruck der 2. Auflage von 1995. Westarp Wissenschaften, 1995
- [Pianka u. Vitt 2003] PIANKA, ER ; VITT, LJ: *Lizards: Windows to the Evolution of Diversity*. 1. edition. University of California Press. USA., 2003
- [Picado 1931] PICADO, C: Epidermal microornaments of the crotalinae. In: *Bulletin of the Antivenin Institute of America* 4 (1931), S. 104–105
- [Pockrandt 1936] POCKRANDT, D: Beiträge zur Histologie der Schlangenhaut. In: *Zoologische Jahrbücher Anatomie und Ontogenese der Tiere* 62 (1936), S. 275–322.
- [Popov 2010] POPOV, Valentin: *Kontaktmechanik und Reibung. Von der Nanotribologie bis zur Erdbebendynamik*, 2. Auflage. Springer-Verlag, 2010
- [Porter 1967] PORTER, WP: Solar radiation through the living body walls of vertebrates with emphasis on desert. In: *Ecological Monographs* 37 (1967), S. 273–296
- [Price 1983] PRICE, Robert: Microdermatoglyphics: the Liodytes-Regina problem. In: *Journal of Herpetology* 17 (1983), S. 292–294

- [Price 1990] PRICE, Robert: Microdermatoglyphics: an appeal for standardization of methodology and terminology with comments on recent studies of North American natricines. In: *Journal of Herpetology* 24 (1990), S. 324–325
- [Price u. Kelly 1989] PRICE, Robert ; KELLY, Paul: Microdermatoglyphics: Basal Patterns and transition zones. 23 (1989), Nr. 3, S. 244 –261
- [Price 1982] PRICE, Robert M.: Dorsal snake scale microdermatoglyphics: Ecological indicator or taxonomic tool? In: *Journal of Herpetology* 16 (1982), Nr. 3, S. 294 – 306
- [Prum u. a. 2006] PRUM, RO ; QUINN, T ; TORRES, R: Anatomically diverse butterfly scales all produce structural colours by coherent scattering. In: *Journal of Experimental Biology* 209 (2006), S. 748–765
- [Prum u. Torres 2003] PRUM, RO ; TORRES, R: Structural colouration of avian skin: convergent evolution of coherently scattering dermal collagen arrays. In: *Journal of Experimental Biology* 206 (2003), S. 2409–2429
- [Prum u. a. 1998] PRUM, RO ; TORRES, RH ; WILLAMSON, S ; DYCK, J: Coherent light scattering by blue feather barbs. In: *Nature* 396 (1998), S. 28–29
- [Pughe 2008] PUGHE, CE: The science of black. In: *Engineering and Technology* 3 (2008), S. 20–23
- [Pugno u. Lepore 2008] PUGNO, NM ; LEPORE, E: Observation of optimal gecko's adhesion on nanorough surfaces. In: *BioSystems* 94 (2008), S. 218–222
- [Qu u. Dai 2007] QU, L ; DAI, L: Gecko-foot-mimetic aligned single-walled carbon nanotube dry adhesives with unique electrical and thermal properties. In: *Advanced Materials* 19 (2007), S. 3844–3849
- [Rabel 1977] RABEL, W: Flüssigkeitsgrenzflächen in Theorie und Anwendungstechnik. In: *Physikalische Blätter* 33 (1977), S. 151–161.
- [Rayleigh 1923] RAYLEIGH, L: Studies of iridescent colour, and the structure producing it. IV. Iridescent beetles. In: *Proceedings of the Royal Society of London Series A-Containing Papers of a Mathematical and Physical Character* 103 (1923), S. 233–239

- [Rayleigh 1930] RAYLEIGH, L: The Iridescent Colours of Birds and Insects. P. R. Soc. Lond. A - Conta. In: *Proceedings of the Royal Society of London Series A-Containing Papers of a Mathematical and Physical Character* 128 (1930), S. 624–641
- [Renous u. Gasc 1989] RENOUS, S ; GASC, JP: Microornamentations of the skin and spatial position of the Squamata in their environment. In: *Fortschritte der Zoologie* 35 (1989), S. 587–601
- [Renous u. a. 1985] RENOUS, S ; GASC, JP ; DIOP, A: Microstructure of the tegumentary surface of the Squamata (Reptilia) in relation to their spatial position and their locomotion. In: *Fortschritte der Zoologie* 30 (1985), S. 487–289.
- [Rice u. Bradshaw 1980] RICE, GE ; BRADSHAW, SD: Changes in dermal reflectance and vascularity and their effects on thermoregulation in *Amphibolurus nuchalis* (Reptilia: Agamidae). In: *Journal of Comparative Physiology* 135 (1980), S. 139–146
- [Ripamonti u. a. 2009] RIPAMONTI, A ; ALIBARDI, L ; FALINI, G ; FERMANI, S ; GAZZANO, M.: Keratin-lipid structural organization in the corneous layer of snake. In: *Biopolymers* 91 (2009), S. 1172–1181
- [Rizzo u. a. 2006] RIZZO, NW ; GARDNER, KH ; WALLS, DJ ; KEIPER-HRYNKO, NM ; GANZKE, TS ; HALLAHAN, DL: Characterization of the structure and composition of gecko adhesive setae. In: *Journal of the Royal Society Interface* 3 (2006), S. 441–451
- [Roberts u. Lillywhite 1980] ROBERTS, JB ; LILLYWHITE, HB: Lipid barrier to water exchange in reptile epidermis. In: *Science* 207 (1980), S. 1077–1079
- [Rocha-Barbosa u. Moraes e Silva 2009] ROCHA-BARBOSA, O ; SILVA, RB Moraes e.: Analysis of the microstructure of Xenodontinae snake scales associated with different habitat occupation strategies. In: *Brazilian Journal of Biology* 69 (2009), S. 919–923
- [Rosenberg u. a. 1992] ROSENBERG, HI ; RUSSELL, AP ; CAVEY, MJ: Development of the subdigital adhesive pads of *Ptyodactylus guttatus* (Reptilia: Gekkonidae). In: *Journal of Morphology* 211 (1992), S. 243–258.
- [Roth u. Jones 1967] ROTH, SI ; JONES, WA: The ultrastructure and enzymatic activity of the boa constrictor (*Constrictor constrictor*) skin during the resting phase. In: *Journal of Ultrastructure Research* 18 (1967), S. 304–323

- [Rovner 1978] ROVNER, JS: Adhesive hairs in spiders: behavioral functions and hydraulically mediated movement. In: *Symposia of the Zoological Society of London* 42 (1978), S. 99–108
- [Rösler 1995] RÖSLER, H: *Geckos der Welt*. Urania Verlag, Leipzig, 1995
- [Ruibal 1968] RUIBAL, R: The ultrastructure of the surface of lizard scales. In: *Copeia* 4 (1968), S. 698–703.
- [Ruibal u. Ernst 1965] RUIBAL, R ; ERNST, V: The structure of the digital setae of lizards. In: *Journal of Morphology* 117 (1965), S. 271–294.
- [Russell u. a. 2007] RUSSELL, AP ; JOHNSON, MK ; DELANNOY, SM: Insights from studies of gecko-inspired adhesion and their impact on our understanding of the evolution of the gekkotan adhesive system. In: *Journal of Adhesion Science and Technology* 21 (2007), S. 1119–1143
- [Saarikoski u. a. 2008] SAARIKOSKI, I ; SUVANTO, M ; PAKKANEN, TA: Nanoporous anodized aluminum oxide-coated polycarbonate surface: Tailoring of transmittance and reflection properties. In: *Thin Solid Films* 516 (2008), S. 8278–8281
- [Salisbury 1981] SALISBURY, FB: Twilight Effect: initiating dark measurement in photoperiodism of Xanthium. In: *Plant Physiology* 67 (1981), S. 1230–1238
- [Santos u. a. 2007] SANTOS, D ; SPENKO, M ; PARNES, A ; KIM, S ; CUTKOSKY, M: Directional adhesion for climbing: theoretical and practical considerations. In: *Journal of Adhesion Science and Technology* 21 (2007), S. 1317–1341
- [Schleich u. Kästle 1979] SCHLEICH, HH ; KÄSTLE, W: Hautstrukturen als Kletteranpassungen bei Chamaeleo und Cophotis (Reptilia: Sauria: Chamaeleonidae, Agamidae). In: *Salamandra* 15 (1979), S. 95–100
- [Schleich u. Kästle 1985] SCHLEICH, HH ; KÄSTLE, W: Ultrastrukturen der Zehenseiten einiger arborikoler Iguaniden. In: *Spixiana* 8 (1985), S. 251–258.
- [Schmidt 1913] SCHMIDT, WJ: Studien am Integument der Reptilien. IV. Uroplatus fimbriatus (Schneid.) und die Geckoniden. In: *Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere* 36 (1913), S. 377–464.

- [Schmidt 1914] SCHMIDT, WJ: Studien am Integument der Reptilien. V. Anguinen. In: *Zoologische Jahrbücher Jena* 38 (1914), S. 1–102
- [Schulte u. a. 2003] SCHULTE, JA ; VALLADARES, JP ; LARSON, A: Phylogenetic relationships within Iguanidae inferred using molecular and morphological data and a phylogenetic taxonomy of iguanian lizards. In: *Herpetologica* 59 (2003), S. 399–419
- [Schweikart u. a. 2010] SCHWEIKART, A ; ZIMIN, D ; HANDGE, UA ; BENNEMANN, M ; ALTSTÄDT, V ; FERY, A ; KOCH, K: Fabrication of artificial petal sculptures by replication of sub-micron surface wrinkles. In: *Macromolecular Chemistry and Physics* 211 (2010), S. 259–264
- [Sethi u. a. 2008] SETHI, S ; GE, L ; CI, L ; AJAYAN, PM ; DHINOJWALA, A: Gecko-inspired carbon nanotube-based self-cleaning adhesives. In: *Nano Letters* 8 (2008), S. 822–825
- [Shea 1993] SHEA, GM ; GLASBY, CJ (Hrsg.) ; ROSS, GJB (Hrsg.) ; BEESLEY, PL (Hrsg.): *Fauna of Australia, Volume 2A. Amphibia and Reptilia*. Bd. Family Pygopodidae. Australian Government Publishing Service, Canberra, 1993. – 234–239 S.
- [Sherbrooke u. Frost 1989] SHERBROOKE, WC ; FROST, SK: Integumental chromatophores of a color-change, thermoregulating lizard, *Phrynosoma modestum* (Iguanidae; Reptilia). In: *American Museum Novitates* 2943 (1989), S. 1–14
- [Shine 1986] SHINE, R: Evolutionary advantages of limblessness: evidence from the pygopodid lizards. In: *Copeia* 2 (1986), S. 525–529
- [Shine u. a. 1992] SHINE, R ; BRANCH, WR ; HARLOW, PS ; WEBB, JK: Reproductive Biology and Food habits of Horned Adders, *Bitis caudalis* (Viperidae), from Southern Africa. In: *Copeia* 2 (1992), S. 391–401
- [Shine u. Wall 2008] SHINE, Richard ; WALL, Michael: Interactions between locomotion, feeding, and bodily elongation during the evolution of snakes. In: *Biological Journal of the Linnean Society* 95 (2008), S. 293–304
- [Silberglied u. Aiello 1980] SILBERGLIED, R ; AIELLO, A: Camouflage by integumentary wetting in bark bugs. In: *Science* 207 (1980), S. 773–775

- [Sitti u. Fearing 2003] SITTI, M ; FEARING, R: Synthetic gecko foot-hair micro/nano-structures as dry adhesives. In: *Journal of Adhesion Science and Technology* 18 (2003), S. 1055–1074
- [Spawls u. Branch 1995] SPAWLS, S ; BRANCH, WR: *The dangerous snakes of Africa*. Blandford Press Ltd, London., 1995
- [Spezzano 1986] SPEZZANO, V: Reproduction of *Bitis gabonica rhinoceros* (Schlegel, 1855) in captivity. In: *Literatura serpentium* 6 (1986), S. 56–65
- [Spinner u. a. 2012] SPINNER, M ; WESTHOFF, G ; GORB, SN: *Subdigital and subcaudal microornamentation in Chamaeleoninae - A comparative study*. 2012. – *Journal of Morphology*
- [Spolenak u. a. 2005] SPOLENAK, R ; GORB, S ; GAO, H ; ARZT, E: Effects of contact shape on the scaling of biological attachments. In: *Proceedings of the Royal Society A* 462 (2005), S. 305–319
- [Srinivasan 2008] SRINIVASAN, C: The blackest black material from carbon nanotubes. In: *Current Science* 94 (2008), S. 974–975
- [Stöcker 2007] STÖCKER, H: *Taschenbuch der Physik*. Verlag Harri Deutsch, Frankfurt am Main, 2007
- [Stevens u. Merilaita 2009] STEVENS, M ; MERILAITA, S: Animal camouflage: current issues and new perspectives. In: *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 346 (2009), S. 423–427
- [Stewart u. Daniel 1973] STEWART, GR ; DANIEL, RS: Scanning electron microscopy of scales from different body regions of three lizard species. In: *Journal of Morphology* 139 (1973), S. 377–388.
- [Stewart u. Daniel 1975] STEWART, GR ; DANIEL, RS: Microornamentation of lizard scales: some variations and taxonomic correlations. In: *Herpetologica* 31 (1975), S. 117–130
- [Stille 1987] STILLE, B: Dorsal scale microdermatoglyphics and rattlesnake (*Crotalus* and *Sistrurus*) phylogeny (Reptilia: Viperidae: Crotalinae). In: *Herpetologica* 43 (1987), S. 98–104.

- [Stork 1980] STORK, NE: Experimental analysis of adhesion of *Chrysolina polita* (Chrysomelidae: Coleoptera) on a variety of surfaces. In: *Journal of Experimental Biology* 88 (1980), S. 91–107
- [Stork 1983] STORK, NE: A comparison of the adhesive setae on the feet of lizards and arthropods. In: *Journal of Natural History* 17 (1983), S. 829–835
- [Stuart-Fox u. Moussalli 2008] STUART-FOX, D ; MOUSSALLI, A: Selection for social signalling drives the evolution of chameleon colour change. In: *PLoS Biol* 6(1) (2008), S. e25
- [Sun u. a. 2009] SUN, G ; FANG, Y ; CONG, Q ; REN, LQ: Anisotropism of the non-smooth surface of butterfly wing. In: *Journal of Bionic Engineering* 6 (2009), S. 71–76
- [Swan 2008] SWAN, Mike ; SWAN, Mike (Hrsg.): *Keeping & breeding Australian lizards*. Mike Swan Herp. Books, Lilydale, Victoria, Australia, 2008
- [Syrojetschkovskij 1958] SYROJETSCHKOVSKIJ, EE: Materiali k biologii Sheltopuzyka (*Ophisaurus apodus* Pall.). In: *Bulletin der Moskauer Gesellschaft der Naturforscher* 63 (1958), S. 43–48
- [Tchernov u. a. 2000] TCHERNOV, E ; RIEPPEL, O ; ZAHER, H ; POLCYN, MJ ; JACOBS, LL: A Fossil Snake with Limbs Science. In: *Science* 287 (2000), S. 2010–2012.
- [Tercafs 1963] TERCAFS, RR: Transmission of ultra-violet, visible and infra-red radiation through the keratinous layer of reptile skin (Serpentes and Sauria). In: *Ecology* 44 (1963), S. 214–218
- [Tipler u. Mosca 2008] TIPLER, PA ; MOSCA, G: *Physics for Scientists and Engineers*. Palgrave Macmillan, 2008
- [Townsend u. a. 2004] TOWNSEND, TM ; LARSON, A ; LOUIS, E ; MACEY, R: Molecular phylogenetics of squamata: the position of snakes, amphisbaenians, and dibamids, and the root of the squamate tree. In: *Systematic Biology* 53 (2004), S. 735–757
- [Trullas u. a. 2007] TRULLAS, SC ; WYK, JH van ; SPOTILA, JR: Thermal melanism in ectotherms. In: *Journal of Thermal Biology* 32 (2007), S. 235–245

- [Underwood 1957] UNDERWOOD, G: On lizards of the family Pygopodidae. A contribution to the morphology and phylogeny of the Squamata. In: *Journal of Morphology* 100 (1957), S. 207–268
- [Underwood u. Kochva 1993] UNDERWOOD, G ; KOCHVA, E: On the affinities of the burrowing asps *Atractaspis* (Serpentes: Atractaspididae). In: *Zoological Journal of the Linnean Society* 107 (1993), S. 3–64
- [Varenberg u. Gorb 2007] VARENBERG, M ; GORB, S: Shearing of fibrillar adhesive microstructure: friction and shear-related changes in pull-off force. In: *Journal of the Royal Society Interface* 4 (2007), S. 721–725
- [Varenberg u. Gorb 2008a] VARENBERG, M ; GORB, S: A beetle-inspired solution for underwater adhesion. In: *Journal of the Royal Society Interface* 5 (2008), S. 383–385
- [Varenberg u. Gorb 2008b] VARENBERG, M ; GORB, S: Close-up of mushroom-shaped fibrillar adhesive microstructure: contact element behaviour. In: *Journal of the Royal Society Interface* 5 (2008), S. 785–789
- [Vickaryous u. Sire 2009] VICKARYOUS, MK ; SIRE, JY: The integumentary skeleton of tetrapods: origin, evolution, and development. In: *Journal of Anatomy* 214 (2009), S. 441–464.
- [Vidal u. Hedges 2005] VIDAL, N ; HEDGES, SB: The phylogeny of squamate reptiles (lizards, snakes, and amphisbaenians) inferred from nine nuclear protein-coding genes. In: *Comptes Rendus Biologies* 328 (2005), S. 1000–1008
- [Vidal u. Hedges 2009] VIDAL, N ; HEDGES, SB: The molecular evolutionary tree of lizards, snakes, and amphisbaenians. In: *Comptes Rendus Biologies* 332 (2009), S. 129–139
- [Voetsch u. a. 2002] VOETSCH, W ; NICHOLSON, G ; MULLER, R ; STIERHOF, YD ; GORB S, Schwarz U.: Chemical composition of the attachment pad secretion of the locust *Locusta migratoria*. In: *Insect Biochemistry and Molecular Biology* 32 (2002), S. 1605–1613
- [Voigt u. a. 2011] VOIGT, D ; GORB, S ; BOEVÉ, J: Superhydrophobic cuticle with a pinning effect in the larvae of the iris sawfly, *Rhadinoceraea micans* (Hymenoptera, Tenthredinidae). In: *Zoology* 114 (2011), S. 265–271

- [Voigt u. a. 2008] VOIGT, D ; SCHUPPERT, JM ; DATTINGER, S ; GORB, SN: Sexual dimorphism in the attachment ability of the Colorado potato beetle *Leptinotarsa decemlineata* (Coleoptera: Chrysomelidae) to rough substrates. In: *Journal of Insect Physiology* 54 (2008), S. 765–776
- [Vukusic u. a. 2004] VUKUSIC, P ; SAMBLES, JR ; LAWRENCE, CR: Structurally assisted blackness in butterfly scales. In: *Proceedings of the Royal Society B* 271 (2004), S. 237–239
- [Vukusic u. a. 2001] VUKUSIC, P ; SAMBLES, JR ; LAWRENCE, RC ; WOOTTON, RJ: Now you see it - now you don't. In: *Nature* 410 (2001), S. 36
- [Wagner u. a. 1996] WAGNER, T ; NEINHUIS, C ; BARTHLOTT, W: Wettability and contaminability of insect wings as a function of their surface sculptures. In: *Acta Zoologica (Stockholm)* 77 (1996), S. 213–225
- [Wall u. Shine 2007] WALL, M ; SHINE, R: Dangerous food: lacking venom and constriction, how do snake-like lizards (*Lialis burtonis*, Pygopodidae) subdue their lizard prey? In: *Biological Journal of the Linnean Society* 91 (2007), S. 719–727
- [Walton u. Bennett 1993] WALTON, BM ; BENNETT, AF: Temperature-dependent color change in Kenyan chameleons. In: *Physiological Zoology* 66 (1993), S. 270–287
- [Watkins 1997] WATKINS, GG: Inter-sexual signalling and the functions of female coloration in the tropidurid lizard *Microlophus occipitalis*. In: *Animal Behaviour* 53 (1997), S. 843–852
- [Watson u. a. 2011] WATSON, JA ; HU, H ; CRIBB, BW ; WATSON, GS ; PRAMATAROVA, LD (Hrsg.): *Biomimetic*. Bd. Anti-wetting on insect cuticle - Structuring to minimise adhesion and weight. Tech Publishing, 2011
- [Wenzel 1936] WENZEL, RN: Resistance of solid surfaces to wetting by water. In: *Industrial and Engineering Chemistry* 28 (1936), S. 987–994
- [Wiens u. a. 2006] WIENS, JJ ; BRANDLEY, MC ; REEDER, TW: Why does a trait evolve multiple times within a clade? Repeated evolution of snakelike body form in squamate reptiles. In: *Evolution* 60 (2006), S. 123–141.

- [Wiens u. a. 2010] WIENS, JJ ; KUCZYNSKI, CA ; TOWNSEND, T ; REEDER, TW ; MULCAHY, DG ; SITES JR, JW: Combining phylogenomics and fossils in higher-level squamate reptile phylogeny: molecular data change the placement of fossil taxa. In: *Systematic Biology* 59 (2010), S. 674–688
- [Wiens u. Slingluff 2001] WIENS, JJ ; SLINGLUFF, JL: How lizards turn into snakes: a phylogenetic analysis of body-form evolution in anguid lizards. In: *Evolution* 55 (2001), S. 2303–2318.
- [Williams u. Peterson 1982] WILLIAMS, EE ; PETERSON, JA: Convergent and alternative designs in the digital adhesive pads of scincid lizards. In: *Science* 215 (1982), S. 1509–1511.
- [Wolff u. Gorb 2012] WOLFF, JO ; GORB, SN: Surface roughness effects on attachment ability of the spider *Philodromus dispar* (Araneae, Philodromidae). In: *Journal of Experimental Biology* 215 (2012), S. 179–184
- [Wu 1971] WU, S: Calculation of interfacial tension in polymer systems. In: *Journal of Polymer Science* 34 (1971), S. 19–30
- [Yang u. a. 2008] YANG, ZP ; CI, L ; BUR, JA ; LIN, SY ; AJAYAN, PM: Experimental observation of an extremely dark material made by a low-density nanotube array. In: *NanoLetters* 8 (2008), S. 446–451
- [Yoon u. a. 2006] YOON, ES ; SINGH, RA ; KONG, H ; KIM, B ; KIM, DH ; JEONG, HE ; SUH, KY: Tribological properties of bio-mimetic nano-patterned polymeric surfaces on silicon wafer. In: *Tribology Letters* 21 (2006), S. 31–37
- [Young 1805] YOUNG, T: An Essay on the cohesion of fluids. In: *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 95 (1805), S. 65–87
- [Zaher 1999] ZAHER, H: Hemipenial morphology of the South American xenodontine snakes, with a proposal for a monophyletic Xenodontinae and a reappraisal of colubroid hemipenes. In: *Bulletin of the American Museum of Natural History* 240 (1999), S. 1–168
- [Zenkiewicz 2007] ZENKIEWICZ, M: Methods for the calculation of surface free energy of solids. In: *Journal of Achievements in Materials and Manufacturing Engineering* 24 (2007), S. 137–145

[Zisman 1964] ZISMAN, WA ; FOWKES, F (Hrsg.): *Contact angle, wettability, and adhesion*. Bd. Relation of the equilibrium contact angle to liquid and solid constitution. *Advances in Chemistry*, American Chemical Society, Washington, DC, 1964