

Die wasserspeichernden Federn der Flughühner (Pteroclididae)

Funktionsmorphologie, Benetzungseigenschaften
& technischer Nachbau

Dissertation

zur

Erlangung des Doktorgrades (Dr. rer. nat.)

der

Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn

vorgelegt von

Dipl.-Biol. Heiko Schmied

aus

Wermelskirchen

Bonn 2013

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

1. Gutachter Prof. Dr. Dieter Wittmann

2. Gutachter Prof. Dr. Gerhard von der Emde

Tag der Promotion: 17.01.2014

Erscheinungsjahr: 2014

„Nämlich, dieses weiß ein jeder, wärmehaltig ist die Feder“

Wilhelm Busch 1832-1908

Für Lara

Inhaltsverzeichnis

Allgemeine Einführung

Flughühner - Systematik und Biologie	1
Federn und Gefieder	7

Teil I: Funktionsmorphologie der Flughuhnfedern

1.	Einleitung	14
2.	Material und Methoden.....	16
2.1	Material	16
2.1.1	Flughühner	16
2.1.2	Vergleichstaxa	16
2.2	Methoden.....	17
2.2.1	Pterylographie.....	17
2.2.2	Makroaufnahmen und Stereomikroskopie.....	17
2.2.3	Rasterelektronenmikroskopie (REM)	17
2.2.4	Lichtmikroskopie.....	18
2.2.5	Gefrierbruchtechnik	18
2.2.6	Atomkraftmikroskopie	19
3.	Ergebnisse.....	20
3.1	Pterylographie.....	20
3.2	Morphologie der Brustfedern der Flughühner	23
3.2.1	Morphologie der Brustfedern im trockenen Zustand	23
3.2.2	Morphologie der Brustfedern im benetzten Zustand	35
3.3	Morphologie der Brustfedern der Vergleichsarten	37
3.3.1	Ringeltaube.....	37
3.3.2	Kernbeißer	38
3.3.3	Kormoran.....	38
3.3.4	Zwergtaucher	38
4.	Diskussion	47
4.1	Pterylographie.....	47
4.2	Funktionsmorphologie der Flughuhn-Brustfedern.....	48
4.2.1	Variabilität der Federstrukturen	48
4.2.2	Interne Federstrukturen	49
4.2.3	Mechanismus der Strukturveränderung	49
4.2.4	Keratin.....	52
4.2.5	Selbstorganisation des Randsaums und der Wassertransport	53
4.2.6	Das Tränken der Jungen und die Trocknung der Federstruktur	55
4.3	Tibet-Flughuhn	56
4.4	Vergleichsarten	57
5.	Zusammenfassung	60

Teil II: Benetzungseigenschaften der Flughuhnfedern

1.	Einleitung	62
2.	Material und Methoden.....	64
2.1	Material	64
2.2	Methoden.....	64
2.2.1	Messung des materialbedingten Kontaktwinkels θ	64
2.2.2	Messung und Berechnung der Strukturparameter	65
2.2.3	Berechnung des eigentlichen Kontaktwinkels θ_A	66
3.	Ergebnisse.....	68
3.1	Materialbedingter Kontaktwinkel.....	68
3.2	Strukturparameter.....	69
3.3	Eigentlicher Kontaktwinkel	70
4.	Diskussion	72
4.1	Kontaktwinkelmessung.....	72
4.2	Morphologie und Benetzung bei Federn	72
4.2.1	Strukturelle Unterschiede	72
4.2.2	CASSIE & BAXTER-Model.....	74
4.2.3	WENZEL-Model.....	75
4.3	Weitere strukturelle Einflüsse	75
4.3.1	Ausrichtung der Federstrahlen	75
4.3.2	Hierarchische Strukturierung.....	76
5.	Zusammenfassung	77

Teil III: Aufnahmekapazitäten der Flughuhnfedern

1.	Einleitung	80
2.	Material und Methoden.....	81
2.1	Material	81
2.2	Methoden.....	81
3.	Ergebnisse.....	84
3.1	Flughuhnfedern	84
3.1.1	Einzelfedern	84
3.1.2	Federn im Verbund	84
3.2	Vergleichsarten	85
3.3	Technische Materialien.....	86
4.	Diskussion	89
5.	Zusammenfassung	92

Teil IV: Computersimulation und textiler Nachbau der Flughuhnfedern

1.	Einleitung	94
2.	Material und Methoden.....	95
2.1	Material	95
2.1.1	Datengrundlage der Computersimulation	95
2.1.2	Textilbestandteile und Beflockungsgerät.....	96
2.2	Methoden.....	96
2.2.1	Simulationserstellung	96
2.2.2	Elektrostatische Beflockung	97
3.	Ergebnisse.....	98
3.1	Computersimulation.....	98
3.2	Textiler Nachbau	101
4.	Diskussion	105
5.	Zusammenfassung	107
Teil V: Betrachtungen zur Evolution des Wassertransports		109
Gesamtzusammenfassung.....		113
Summary		115
Danksagung.....		117
Literaturverzeichnis		121
Anhänge		134
Lebenslauf.....		141
Publikationen.....		143
Eidesstattliche Erklärung.....		145

Allgemeine Einführung

Flughühner – Systematik und Biologie

Flughühner (Pteroclididae BONAPARTE, 1831) sind rebhuhngröße Bodenvögel mit taubenartigem Aussehen (BEZZEL 1985, STEVENSON & FANSHAW 2002). Sie werden 150-550 g schwer (MACLEAN 1983, GLUTZ VON BLOTZHEIM et al. 1977) und besitzen kurze befiederte Beine und lange spitze Flügel (GLUTZ VON BLOTZHEIM et al. 1977). Das Gefieder ist der Umgebung angepasst und vorwiegend in Ocker- und Brauntönen gefärbt, wobei ein ausgeprägter Sexualdimorphismus in der Zeichnung vorliegt (DE JUANA 1997, GLUTZ VON BLOTZHEIM et al. 1977). Ein typischer Vertreter der Familie ist das Schmuck- oder Maskenflughuhn (*Pterocles decoratus*) aus Ostafrika (Abb. 1).

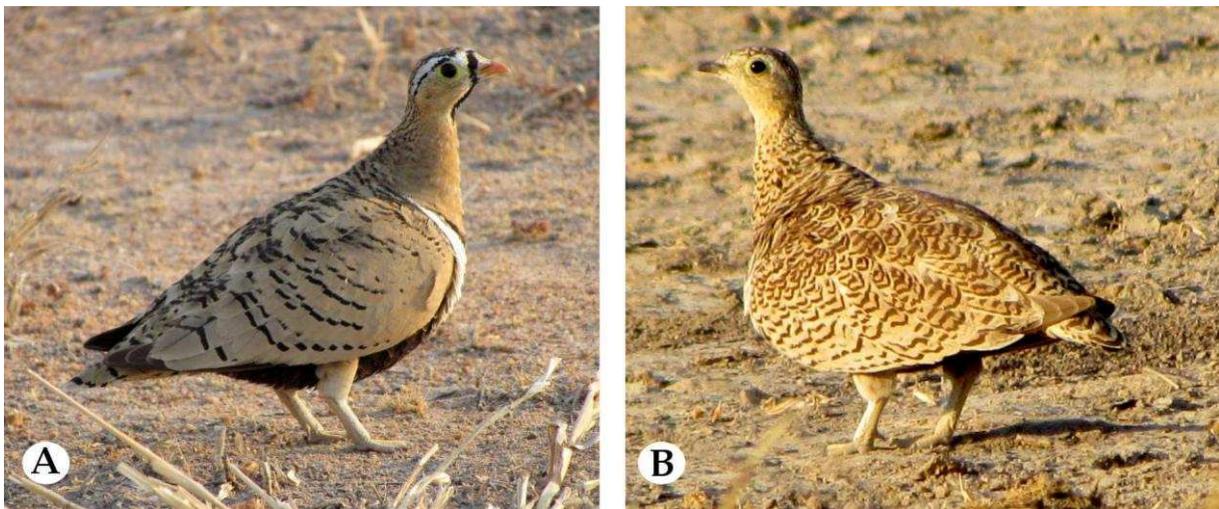


Abb. 1: Männliches (A) und weibliches (B) Schmuck- oder Maskenflughuhn (*Pterocles decoratus*) aus dem Ruaha National Park (Tansania). Fotos: Heiko Schmied.

Im Fossilbericht sind Flughühner seit dem Eozän-Oligozän vor ca. 48-28 Millionen Jahren nachgewiesen (MOURER-CHAUVIRÉ 1992, 1993). Eine ausführliche Liste der fossil beschriebenen Arten ist in MLÍKOVSKÝ (2002) publiziert.

Tabelle 1: Liste der rezenten Flughuhnarten nach DE JUANA (1997). Nomenklatur nach ICZN (2000).

Pteroclididae BONAPARTE, 1831

Pterocles TEMMINCK, 1815

Spießflughuhn	<i>Pterocles alchata</i> (LINNAEUS, 1766)
Tüpfelflughuhn	<i>Pterocles burchelli</i> SCLATER, 1922
Kronenflughuhn	<i>Pterocles coronatus</i> LICHTENSTEIN, 1823
Schmuck- oder Maskenflughuhn	<i>Pterocles decoratus</i> CABANIS, 1868
Braunbauchflughuhn	<i>Pterocles exustus</i> TEMMINCK, 1825
Gelbkehl-Flughuhn	<i>Pterocles gutturalis</i> SMITH, 1836
Namaqua-Flughuhn	<i>Pterocles namaqua</i> (GMELIN, 1789)
Sandflughuhn	<i>Pterocles orientalis</i> (LINNAEUS, 1758)
Madagaskar-Flughuhn	<i>Pterocles personatus</i> GOULD, 1843
Dreibinden-Flughuhn	<i>Pterocles quadricinctus</i> TEMMINCK, 1815
Senegal- oder Tropfenflughuhn	<i>Pterocles senegallus</i> (LINNAEUS, 1771)
Streifenflughuhn	<i>Pterocles lichtensteinii</i> TEMMINCK, 1825
Doppelband-Flughuhn	<i>Pterocles bicinctus</i> TEMMINCK, 1815
Indisches Flughuhn	<i>Pterocles indicus</i> (GMELIN, 1789)

Syrrhaptes ILLIGER, 1811

Tibetflughuhn	<i>Syrrhaptes tibetanus</i> GOULD, 1850
Steppenflughuhn	<i>Syrrhaptes paradoxus</i> (PALLAS, 1773)

Verbreitung

Die Verbreitung der Flughühner umfasst die Trockengebiete der Äthiopischen, Paläarktischen und Orientalischen Region (GLUTZ VON BLOTZHEIM et al. 1977) mit hohen Artenzahlen in der Kalahari, der Sahara, dem Mittleren Osten und der Thar-Wüste in Indien (MACLEAN 1983). Viele Arten sind jedoch keine Wüstenbewohner, wie z.B. das Gelbkehl-Flughuhn (*P. guttularis*), das Grasland in der Nähe von Flüssen und Sümpfen bevorzugt, oder das Tibetflughuhn (*S. tibetanus*), das im Hochgebirge ab einer Höhe von 4000 m lebt (DE JUANA 1997).

Ernährung

Flughühner ernähren sich vegetarisch (GLUTZ VON BLOTZHEIM et al. 1977), obwohl auch Insektenreste in Kropfinhalten nachgewiesen werden konnten (GLUTZ VON BLOTZHEIM et al. 1977, DE JUANA 1997). Die Nahrung besteht neben grünen Sprossen fast ausschließlich aus trockenen Samen, wobei Leguminosen (Fabaceae) bevorzugt werden (GLUTZ VON BLOTZHEIM et al. 1977, DE JUANA 1997, LLOYD et al. 2000, 2001b, c). Eigene Untersuchungen von Kropf- und Mageninhalten des Namaqua- (*P. namaqua*) und des Doppelband-Flughuhns (*P. bicinctus*) ergaben ebenfalls eine Dominanz von Leguminosen (z.B. *Crotalaria* ssp.). Darüber hinaus wurden verschiedene Lippenblütlerartige (*Stachys spahtulata*, *Monechma divaricatum*) und eine Windengewächsart (*Ipomoea sinensis*) nachgewiesen (EIGENE DATEN, unveröff.).

Trinkverhalten

Aufgrund der trockenen Nahrung und Bodentemperaturen von 40 bis 50 °C (THOMAS & ROBIN 1977, nach GEORGE 1970 bis zu 73 °C am Brutplatz) müssen Flughühner täglich trinken (DE JUANA 1997). Die meisten Arten fliegen hierzu morgens (teilweise auch abends) Wasserstellen an, an denen sich hunderte bis tausende Individuen einfinden können (DE JUANA 1997). Flughühner sind schnelle und ausdauernde Flieger (SVENSSON et al. 2011), die über lange Zeit Dauergeschwindigkeiten von 60-70 km/h aufrechterhalten können (DE JUANA 1997)

und somit in der Lage sind auch weit entfernte Wasserstellen zu nutzen (50 km nach GLUTZ VON BLOTZHEIM et al. 1977, bis 80 km nach MACLEAN 1968). Die Mauser der Handschwinge verläuft dabei über sechs Monate, sodass die Flugfähigkeit der Tiere zu keiner Zeit beeinflusst wird (KALCHREUTER 1979, GLUTZ VON BLOTZHEIM et al. 1977).

Brutbiologie

Flughühner leben monogam und brüten einzeln als Paar oder in losen Kolonien. Die Nester sind oft nur Mulden im Boden und es wird meist kein Nistmaterial verwendet. Die Nistplätze können sehr weit von Wasserstellen entfernt liegen, sodass der Druck von Nahrungskonkurrenten und Nesträubern verringert wird. Durchschnittlich legt ein Weibchen drei kryptisch gefärbte Eier, die von beiden Elternteilen im Schnitt 20-25 Tage bebrütet werden (DE JUANA 1997). Eine ausführliche Beschreibung der Brutbiologie geben LLOYED et al. (2001a) und ZNARI et al. (2008). Die Jungen sind Nestflüchter und ernähren sich selbstständig von Samen. Aufgrund dieser trockenen Nahrung und der oftmals großen Distanz zur nächsten Wasserstelle müssen die Jungen von ihren Eltern mit Flüssigkeit versorgt werden (DE JUANA 1997).

Wie dies geschieht, war über lange Zeit der meist diskutierteste Aspekt der Brutbiologie von Flughühnern (DE JUANA 1997). MEADE-WALDO (1896) beobachtete erstmals an in Gefangenschaft gehaltenen Spießflughühnern (*P. alchata*) wie Männchen ihr Brustgefieder in einem Wasserbecken tränkten und ihre Jungen aufsuchten, die dann das Wasser aus den Brustfedern aufnahmen (CADE & MACLEAN 1967). Ähnliches berichteten Feldforscher und einheimische Jäger (MEADE-WALDO 1906, BUXTON 1923, HEIM DE BALSAC 1936, HOESCH 1955). Diese Beobachtungen wurden jedoch von vielen Autoren (ACHER & GOLDMAN 1937, MEINERTZHAGEN 1954, SCHMIDT-NIELSEN 1964) angezweifelt (CADE & MACLEAN 1967) und oft als „pure Fantasie“ bezeichnet (DE JUANA 1997). Diese Ablehnung wurde damit begründet, dass ein solches System zu ineffizient wäre um unter den klimatischen Bedingungen

der natürlichen Selektion standzuhalten (CADE & MACLEAN 1967). Stattdessen wurde angenommen, dass die Jungen durch Regurgitation, dem Hervorwürgen von flüssiger Nahrung, ähnlich wie bei Tauben, versorgt werden (CADE & MACLEAN 1967). Erst Ende der 60er Jahre des letzten Jahrhunderts konnten CADE & MACLEAN (1967) den Wassertransport der Flughühner endgültig nachweisen. Weitere Beschreibungen dieses Verhaltens folgten (GEORGE 1969, 1970, VON FRISCH 1970) und mit Ausnahme des Tibetflughuhns (*P. tibetanus*) konnte es bei allen Arten der Familie nachgewiesen werden (DE JUANA 1997).

Federn und Gefieder

Federn erfüllen drei Hauptfunktionen: Wärmeisolation, Flugfähigkeit und Signalwirkung (BEZZEL & PRINZINGER 1990). Neben weiteren Aufgaben, wie z.B. Sinnesfunktionen (BUSCHING 2005), ist bei Wasservögeln die Wasserdichtigkeit des Gefieders besonders wichtig (RIJKE 1970). Damit diese Funktionen ausgeführt werden können, haben sich verschiedene Federarten herausgebildet (BUSCHING 2005, BEZZEL & PRINZINGER 1990).

Konturfedern (*Pennae contourae*) bilden das Fluggefieder (Großgefieder) und die Körperbedeckung (Kleingefieder) (BUSCHING 2005). Dunenfedern (*Plumae*) sind meist von Konturfedern bedeckt und dienen in Form der Pelzdunen (*Teleoptile*) der Wärmeisolation und bilden als Nestdunen (*Neossoptile*) das erste Federkleid eines Vogels (BUSCHING 2005). Puderdunen (*Pulviplumae*) bilden durch ständigen Zerfall ein durch Wasser nicht benetzbares Puder (BUSCHING 2005). Ähnlich dem Bürzelfett erhöht dies die wasserabstoßende Wirkung, sowie die Geschmeidigkeit der Konturfedern. Puderdunen fehlen bei Vogelarten mit stark ausgebildeten Bürzeldrüsen (BEZZEL & PRINZINGER 1990). Pinselfedern umgeben die Ausgänge der Bürzeldrüse und sorgen für eine bessere Verteilung des Bürzelfetts (BUSCHING 2005). Fadendunen (*Filoplumae*) fungieren als Lagesensoren des Gefieders und Borstenfedern (*Setae*) dienen dem Tastsinn (BEZZEL & PRINZINGER 1990).

Eine ausgewachsene Feder ist ein totes Gebilde aus harten Keratin-Komplexen, die gegenüber hydrolytischen Enzymen und bakterieller Zersetzung sehr widerstandsfähig sind (BEZZEL & PRINZINGER 1990). Federkeratin besteht aus Ketten von ca. 100 Aminosäuren (BUSCHING 2005) welche, wie das Keratin der Reptilienschuppen, in einer β -Faltblattstruktur (β -Keratin) vorliegen (URICH 1990). Ebenfalls entstehen Federn und Schuppen aus ähnlichen embryonalen Anlagen (URICH 1990), sodass nach traditioneller Auffassung (nach URICH 1990, MUNK 2002, STORCH & WELSCH 2005) die Feder evolutiv aus den Schuppen der Reptilien

hervorgegangen ist (BERGMANN et al. 2010). Eine neuere Hypothese betrachtet die Feder jedoch aufgrund einer eigenständigen Ontogenie als vollständig neue Hautstruktur (BERGMANN et al. 2010).

Konturfedern bestehen aus einem Kiel (*Scapus*) und den Federfahnen (*Vexillum*) (Abb. 3A). Der in der Haut liegender Teil des Kiels wird als Spule (*Calamus*) bezeichnet und enthält die sog. Federseele (Gewebsreste aus der Wachstumszeit). Der Schaft (*Rachis*) stellt den außerhalb der Haut liegenden Teil des Kiels dar und enthält unter einer stabilen Rinde (*Cortex*) mit Luft gefüllte Markzellen (*Medulla*). Beidseitig des Schafts liegen die Federfahnen, die aus parallelen Federästen (*Rami*, sing. *Ramus* oder *Barbae*) bestehen. Die ebenfalls mit Markzellen gefüllten Federäste stehen eng beieinander und besitzen beidseitig im spitzen Winkel abzweigende Strahlen (*Radii* oder *Barbulae*), die untereinander verhakt sind (Abb. 3B). Die distalen Strahlen sind zur Spitze hin mit rückwärts gebogenen Häkchen (*Hamuli*) besetzt und werden daher Hakenstrahlen (*Barbula distalis*) genannt. Die proximalen Bogenstrahlen (*Barbula proximalis*) sind einfacher aufgebaut und besitzen auf der gesamten Länge eine Krempe in denen die Hamuli der Hakenstrahlen einrasten können. Die Häkchen können sich seitlich auf dieser Gleitschiene hin und her bewegen, sodass eine stabile und zugleich flexible Verbindung entsteht. Um den Zusammenhalt übereinanderliegender Federn zu begünstigen, können Hakenstrahlen auch nach oben gerichtete Fortsätze ausbilden (Reibungsradien), die ein Auseinandergleiten von Federn während des Fluges verhindern. An der Basis der Federfahne ist häufig ein duniger Teil (*Pars plumacea*) ausgebildet (Abb. 3A). Zwischen Federschaft und Spule kann darüber hinaus ein Afterschaft (*Hypopennae*) ausgebildet sein, welcher meist kleiner als der Hauptschaft ist und keine Federfahne ausbildet. Im Gegensatz zu Konturfedern ist der Schaft bei Dunenfedern immer kürzer als die längsten Äste. Diese sind in alle Richtungen angeordnet und nicht miteinander verhakt. Durch Reibung werden die Dunenfederäste negativ aufgeladen und halten den größtmöglichen Abstand um die Wärmeisolation zu erhöhen.

Beschreibung des Federaufbaus nach BEZZEL & PRINZINGER (1990), DOVE (1997), BUSCHING (2005) und BERGMANN et al. (2010).

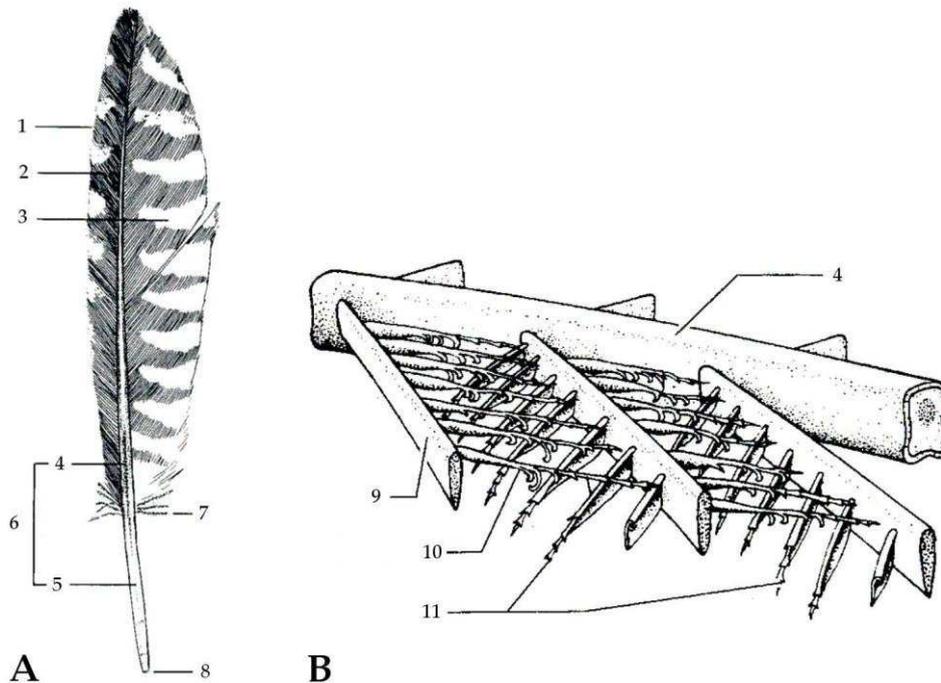


Abb. 3: **A)** Gesamtansicht einer Konturfeder (*Numenius arquata*, verändert nach BERGMANN 1987, Abb. 16). 1 Rand der Federfahne aus Spitzen der Federäste, 2 Außenfahne, 3 Innenfahne, 4 Schaft, 5 Spule, 6 Federkiel, 7 dunige Federäste (*Pars plumacea*), 8 Nabel der Spule. Mit freundlicher Genehmigung des Aula-Verlags. **B)** Feinbau einer Feder & Prinzip der Verhakung (verändert nach STORCH & WELSCH 2005, Abb. 46d). 9 Federast, 10 Hakenstrahl, 11 Bogenstrahl. Mit freundlicher Genehmigung der Springer-Verlag GmbH.

Federmuskeln (*Musculi pennanti*) sind mit der Außenseite der Follikelwand, die den Spule umgibt, verbunden und können Federn heben, niederdrücken oder drehen (BUSCHING 2005).

Alle Federn zusammen bilden das Gefieder (*Ptilosis*). Je nach Vogelart variiert die Anzahl der Federn stark (BEZZEL & PRINZINGER 1990), wobei Zählungen sich meist auf Konturfedern beschränken, deren Anzahl von der Körpergröße und dem Lebensraum bestimmt wird (BUSCHING 2005). Beispielhaft wurden beim Haussperling (*Passer domesticus*, 25-30g) 1.359 und beim Zwergschwan (*Cygnus bewickii*, 7000g) 25.216 Konturfedern gezählt (BUSCHING 2005). Das Gefieder macht im

Schnitt 10% der gesamten Körpermasse aus (BERGMANN et al. 2010). Obwohl der Körper meist lückenlos von Konturfedern bedeckt ist, sind die Ansatzstellen der Federn in der Haut nur auf bestimmte Bereiche, den Federfluren (*Pterylae*), beschränkt (Abb. 4). Die dazwischenliegenden, konturfederfreien Hautbezirke werden Federraine (*Apteria*) genannt (BUSCHING 2005).

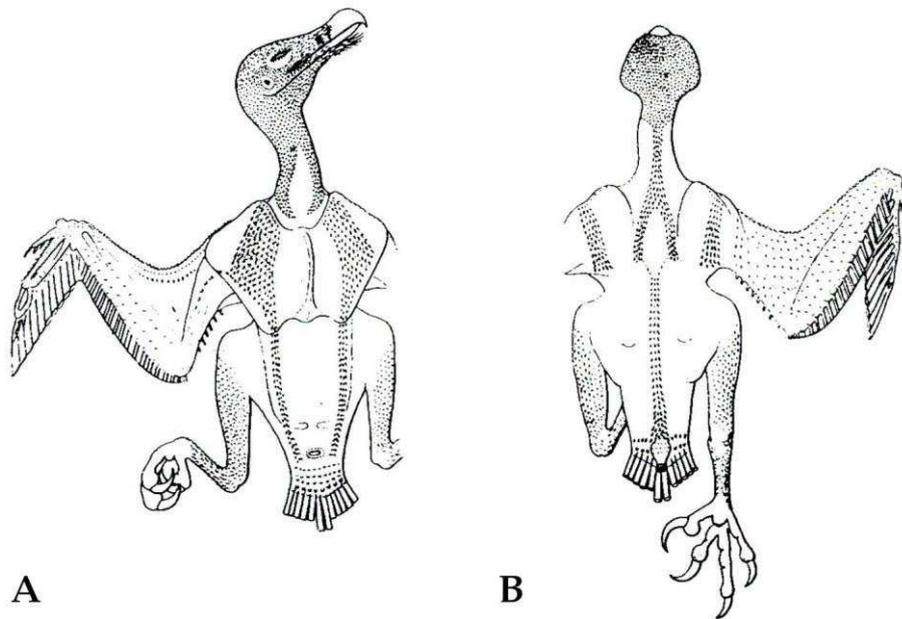


Abb. 4: Verteilung der Federfluren (*Pterylöse*) des Bartgeiers – *Gypaetus barbatus*. A) Ventralseite. B) Dorsalseite. Verändert nach NITZSCH (1840).

Da das Gefieder einer ständigen Abnutzung unterliegt und durch Lichteinwirkung ausbleicht, ist ein regelmäßiger Federwechsel, die Mauser, notwendig um lebensnotwendige Gefiederfunktionen (wie z.B. Flug, Partnerwerbung) aufrecht zu erhalten (BUSCHING 2005). Darüber hinaus bietet der Federwechsel die Möglichkeit sich jahreszeitlichen Unterschieden (z.B. durch Farbwechsel) anzupassen (BEZZEL & PRINZINGER 1990). Die Mauser wird hormonell gesteuert (BERGMANN et al. 2010) und kann als Vollmauser, bei der alle Federn gewechselt werden, oder als Teilmauser erfolgen (BUSCHING 2005).

Die Nomenklatur der Feder- und Gefiederstrukturen folgt nach NITZSCH (1840) und SICK (1937).

Die vorliegende Arbeit beschreibt die Funktionsmorphologie (Teil I), die Benetzungseigenschaften (Teil II), sowie die Aufnahmekapazitäten (Teil III) der Flughuhn-Brustfedern, um das bisher unklare Wirkungsprinzip der wasserhaltenden Strukturen zu klären. Des Weiteren wird die aus der morphologischen Analyse bekannte Feder-Mikrostruktur im Computer simuliert, um den Zusammenhang der Strukturparameter mit der optimalen Fähigkeit Wasser zu halten aufzuzeigen (Teil IV). Als mögliche Vorlage für neuartige, faserbasierte Filtersysteme mit hoher Saugfähigkeit, wird nach dem Prinzip der Bionik, eine textile Machbarkeitsstudie erstellt, auf welche die Funktionsprinzipien der Feder-Mikrostrukturen übertragen wurde (Teil IV). Abschließend wird die mögliche Evolution des Wassertransports der Federn diskutiert (Teil V).

Teil I

**Funktionsmorphologie
der
Flughuhnfedern**

1. Einleitung

Als CADE & MACLEAN (1967) den Wassertransport bei Flughühnern nachwiesen, beschrieben sie erstmals die Morphologie der Flughuhn-Brustfedern und entdeckten ihre veränderliche Mikrostruktur. RIJKE (1972) untersuchte die Veränderungen bei Benetzung mithilfe von Röntgen-Beugung und postulierte eine Keratin-Veränderung. JOUBERT & MACLEAN (1973) erweiterten die Untersuchungen von RIJKE (1972) und fertigten erste Dünnschnitte und rasterelektronenmikroskopische Bilder der Mikrostrukturen an. Trotz dieser Studien wurde bisher keine zusammenhängende Beschreibung der Flughuhnfedern unter funktionsmorphologischen Aspekten gegeben, noch konnte die Formveränderung der Mikrostrukturen bei Benetzung aufgeklärt werden. Um dies zu klären wurden folgende Fragen bearbeitet:

1. Wie sind die spezialisierten Federn im Gefieder angeordnet?

Die Pterylographie des Namaqua-Flughuhn sowie der nahe verwandten Ringeltaube (*Columba palumbus*) wurde untersucht um zu klären, ob Zusammenhänge zwischen der Federanordnung und dem Wassertransport vorliegen.

2. Welche Morphologie weisen die spezialisierten Flughuhnfedern auf?

Die trockene Federstruktur von neun Flughuhnarten wurde optisch und teilweise rasterelektronenmikroskopisch untersucht um vorhergehende Arbeiten zu komplettieren und Variationen zu erfassen. Anhand von Dünnschnitten, Gefrierbruchtechnik sowie Untersuchungen am Atomkraftmikroskop wurde die interne Morphologie der Strahlen erstmals ausführlich dargestellt.

3. Wie verändert sich die Federstruktur bei Benetzung?

Die Veränderung der gesamten Federstruktur wurde in benetztem Zustand dokumentiert. Mithilfe eines Atomkraftmikroskops wurde darüber hinaus nach Veränderungen in der internen Struktur der Strahlen gesucht um die Formveränderung bei Benetzung zu erklären.

4. Wodurch unterscheiden sich die Federn der Flughühner von denen anderer Arten?

Zum Vergleich wurden die Mikrostrukturen von Brustfedern weiterer Vogelarten untersucht. Die mit den Flughühnern nahe verwandte Ringeltaube wurde zusammen mit dem Kernbeißer (*Coccothraustes coccothraustes*) beispielhaft für Federn mit der Ausbildung einer normalen Federfahne (siehe Abb. 4) untersucht. Des Weiteren wurden die Brustfedern des Kormorans (*Phalacrocorax carbo*) sowie des Zwergtauchers (*Tachybaptus ruficollis*), deren Federn regelmäßig benetzen, unter nassen und trockenen Bedingungen beschrieben.

2. Material und Methoden

2.1 Material

2.1.1 Flughühner

Für die morphologischen Untersuchungen wurden 22 Bälge und Teilbälge des Namaqua-Flughuhns (*P. namaqua*, ♂, ♀) und des Doppelband-Flughuhns (*P. bicinctus*, ♂, ♀) verwendet. Des Weiteren wurden Brustfedern des Tüpfelflughuhns (*P. burchelli*, Geschlecht unbekannt), Braunbauchflughuhns (*P. exustus*, G.u.), Gelbkehl-Flughuhns (*P. guttularis*, G.u.), Sandflughuhns (*P. orientalis*, ♂, ♀), Dreibinden-Flughuhns (*P. quadricinctus*, ♂), Streifenflughuhns (*P. lichtensteinii*, ♀) und des Tibetflughuhns (*Syrrhaptes tibetanus*, ♂, ♀) untersucht.

Das Material der Namaqua- und Doppelband-Flughühner stammte überwiegend von einer Sammlungsreise südlich des Etosha Nationalparks (Jagd- und Wildfarm Avondvrede, Outjo, Namibia) aus dem Jahre 2009 (durch Herrn Prof. Wittmann & Dr. Hauff). Exemplare beider Arten wurden ebenfalls 2011/12 aus der Region um Dordabis (Namibia) durch die Firma Trophäendienst c. c. aus Windhoek bezogen. Die Federproben der weiteren Flughuhnarten stammen aus dem Zoologischen Forschungsmuseum Alexander Koenig in Bonn (Tüpfelflughuhn, Tibetflughuhn) sowie aus der Zoologischen Staatssammlung in München (Braunbauchflughuhn, Gelbkehl-Flughuhn, Sandflughuhn, Dreibinden-Flughuhn, Streifenflughuhn).

2.1.2 Vergleichstaxa

Neben dem Flughuhnmaterial wurden eine unbehandelte Ringeltaube (*Columba palumbus*) sowie Brustfedern des Kormorans (*Phalacrocorax carbo*), des Kernbeißers (*Coccothraustes coccothraustes*) und des Zwergtauchers (*Tachybaptus ruficollis*) (♂, ♀) untersucht. Die beiden ersten Arten stammen aus der Zoologischen Sammlung der Landwirtschaftliche Fakultät der Universität Bonn und die Proben des Kernbeißers

aus dem Institut für Zoologie der Universität Bonn. Die Federproben der Zwergtaucher wurden lebenden Tieren aus dem Zoo Dresden entnommen.

Alle Federn lagen für die Untersuchung solange nicht anders angegeben unbehandelt vor.

2.2 Methoden

2.2.1 Pterylographie

Für die Untersuchung der Pterylographie wurden Bälge und Teilbälge des Namaqua- und Doppelband-Flughuhns sowie einer Ringeltaube im Brust und Bauchbereich gerupft. Die Federanzahl und Zusammensetzung wurde bestimmt. Die Verteilung der Federfluren sowie die Federausrichtung wurde fotografiert (Canon PowerShot SX1 IS) und stilisiert gezeichnet. Mithilfe eines Grafikprogramms (GIMP 2.6.7) wurden die Zeichnungen bearbeitet.

2.2.2 Makroaufnahmen und Stereomikroskopie

Makroaufnahmen aller Federn wurden mit einer Digitalkamera (Nikon D40x) angefertigt. Mikrostrukturen wurden mit Hilfe eines Stereomikroskops (Zeiss Discovery V12 SteREO, 12-165-fache Vergrößerung) mit eingebauter Kamera (AxioCam Icc 3) und einer Bildanalyse-Software (AxioVision Release 4.8.1) aufgenommen und skaliert. Die Untersuchungen der Federstruktur wurden jeweils unter trockenen Bedingungen sowie im benetzten Zustand (mit Aqua dest.) durchgeführt.

2.2.3 Rasterelektronenmikroskopie (REM)

Rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen der Federn erfolgten am REM (Hitachi S-2460N) des Zoologischen Forschungsmuseums Alexander Koenig. Alle Proben wurden hierzu zunächst in einem Ultraschallbad (mit Aqua dest.) gereinigt, getrocknet und auf einen Probenhalter geklebt. Mithilfe eines Kathodenzerstäubers

(Hummer VII Sputtering System, Anatech Ltd.) wurde eine ~40nm dicke Goldschicht aufgedampft. Während der Untersuchung wurden skalierte Aufnahmen mithilfe von Bildverarbeitungsprogrammen (DISS 5 & DIPS) erstellt.

2.2.4 Lichtmikroskopie

Zum Anfertigen von Semi-Dünnschnitten (~1,5-2 μ m) wurden die Federn (nach einer Ultraschall Reinigung im Wasserbad) in Epoxidharz (Epon® 812-Ersatzprodukt) eingebettet und mithilfe eines Rotationsmikrotoms (Microm HM 360 mit Zeiss Stemi 1000 Stereomikroskop) geschnitten. Die Schnitte wurden auf Objektträger aufgebracht, mit verschiedener Färbungen (Methylenblau-Azur & Toluidinblau-Fuchsin nach BÖCK 1984, ROMEIS 1989) behandelt und danach unter Deckgläsern fixiert. Die Semi-Dünnschnitte wurden danach mithilfe eines Lichtmikroskops (Zeiss Axioskop mit HBO 50 Mikroskopleuchte) mit eingebauter Kamera (AxioCam MRC) fotografiert und durch eine Bildanalyse-Software (MR Grab V. 1.0) skaliert.

2.2.5 Gefrierbruchtechnik

Zur Darstellung des dreidimensionalen Aufbaus der inneren Struktur der Strahlen wurden Gefrierbrüche angefertigt. Ultraschallgereinigte Federn von *P. bicinctus* wurden im benetzten Zustand für ca. 30 Sekunden in flüssigen Stickstoff (-196°C) getaucht und mithilfe eines Mörsers zerkleinert. Dies wurde teilweise mehrfach wiederholt bis die Federn vollständig zerkleinert waren. Die Federbruchstücke wurden im Mörser mit Aqua dest. vermengt, herausgefiltert (Selecta Faltenfilter, Schleicher & Schüll) und nach Trocknung rasterelektronenmikroskopisch (s.o.) untersucht.

Mithilfe der Bildanalyse Software AxioVision (s.o.) sowie ImageJ 1.42 (<http://rsb.info.nih.gov/ij/>) wurden die Aufnahmen des Binokulares, des Mikroskops und des REM vermessen.

2.2.6 Atomkraftmikroskopie

Mithilfe eines Atomkraftmikroskops (Dimension 3100, Digital Instruments) des Instituts für Zoologie der Universität Bonn wurde die Topographie von Federstrahlenquerschnitten unter trockenen und nassen Bedingungen untersucht. Hierzu wurden die Federproben nach einer Ultraschallreinigung in Aqua dest. getrocknet und in Kunstharz (Epoxydharz L, R&G Faserverbundwerkstoffe GmbH) eingebettet. Nach Aushärtung wurden die Harzblöckchen kleingefräst und die Strahlen mit einem Mikrotom (Reichert OmU3 mit Diamantmesser) im rechten Winkel quer angeschnitten. Messungen erfolgten nach KLOCKE & SCHMITZ (2012).

3. Ergebnisse

3.1 Pterylographie

Die Unterflur des Namaqua-Flughuhns besteht aus zwei längs angeordneten Unterflurzügen (Abb. 5A). Diese sind im Kehlbereich parallel angeordnet und laufen im Brustbereich auseinander, sodass ein Federhain ausgebildet wird. Im vorderen Bauchbereich ist der Abstand der Unterflurzüge über 2cm groß. Bis zur Kloake laufen die Unterflurzüge wieder zusammen und begrenzen den Federhain caudal. Die Federn des Unterflurzugs sind in Querreihen angeordnet und stehen im distalen Bereich enger. Sie sind (mit Ausnahme der äußeren Federreihe) auf den Federhain ausgerichtet (Abb. 5A) und weisen vom Bauch- bis zum Kloakenbereich eine rechtwinklige Anordnung zur Körperlängsachse auf. Die Körperseiten sind spärlicher befiedert. Diese Flurenanordnung ist auch an Teilbälgen des Doppelband-Flughuhns nachweisbar.

Im Brust-Bauchbereich eines Namaqua-Flughuhns (PN036, 16cm KRL) liegen 1091 Konturfedern (inkl. Hals- und Beinansätze). Davon besitzen 380 eine abweichende Mikrostruktur im Vergleich zum restlichen Körpergefieder (siehe Teil I, Kapitel 3.2). Diese Federn sind nur in bestimmten Bereichen des Federverbundes (Abb. 5A, gelbe Markierungen) unterhalb des Brustbandes zu finden. Die spezialisierten Federn besitzen eine Länge von ca. 1-3cm und ihre Follikel sind im oberen Bauchbereich ca. 2,5mm (proximal) und ca. 1,5mm (distal) voneinander entfernt. Im Übergangsbereich zwischen normalen und spezialisierten Federn liegen Zwischenformen, die klinale Veränderungen der Federstrukturen zeigen. Fadenfedern sind innerhalb des gesamten Flurenbereiches verteilt und weisen Spitzen mit reduzierten Fahnen auf.

Die Unterflur der Ringeltaube ähnelt der des Namaqua-Flughuhns, jedoch sind die Unterflurzüge der Ringeltaube stark verbreitert (Abb. 5B). Im Kehlbereich ist keine Zweiteilung der Flure zu erkennen. Ein Federhain ist von der Brust bis zur Kloake ausgebildet. Innerhalb der Federfluren zeigen die Federansatzstellen keine deutliche Quer- oder Längsreihung, wobei sich die Abstände distal verkleinern. Die Federn sind insgesamt caudal ausgerichtet. An den Federhain angrenzende Federn sind deutlich medial ausgelenkt, sodass die federlosen Bereiche vollständig verdeckt werden. Die Körperseiten sind befiedert.

Im Brust-Bauchbereich einer Ringeltaube (22,8cm KRL) liegen 832 Konturfedern (inkl. Hals- und Beinansätze). Die Federn besitzen eine Länge von ca. 4-6cm und weisen keine abweichende Mikrostruktur im Vergleich zum restlichen Körpergefieder auf (siehe Teil I, Kapitel 3.3.1). Die Follikel sind im oberen Bauchbereich ca. 5,5mm (proximal) und ca. 4mm (distal) voneinander entfernt. Fadenfedern sind innerhalb des gesamten Flurenbereiches verteilt und weisen Spitzen mit reduzierten Fahnen auf.

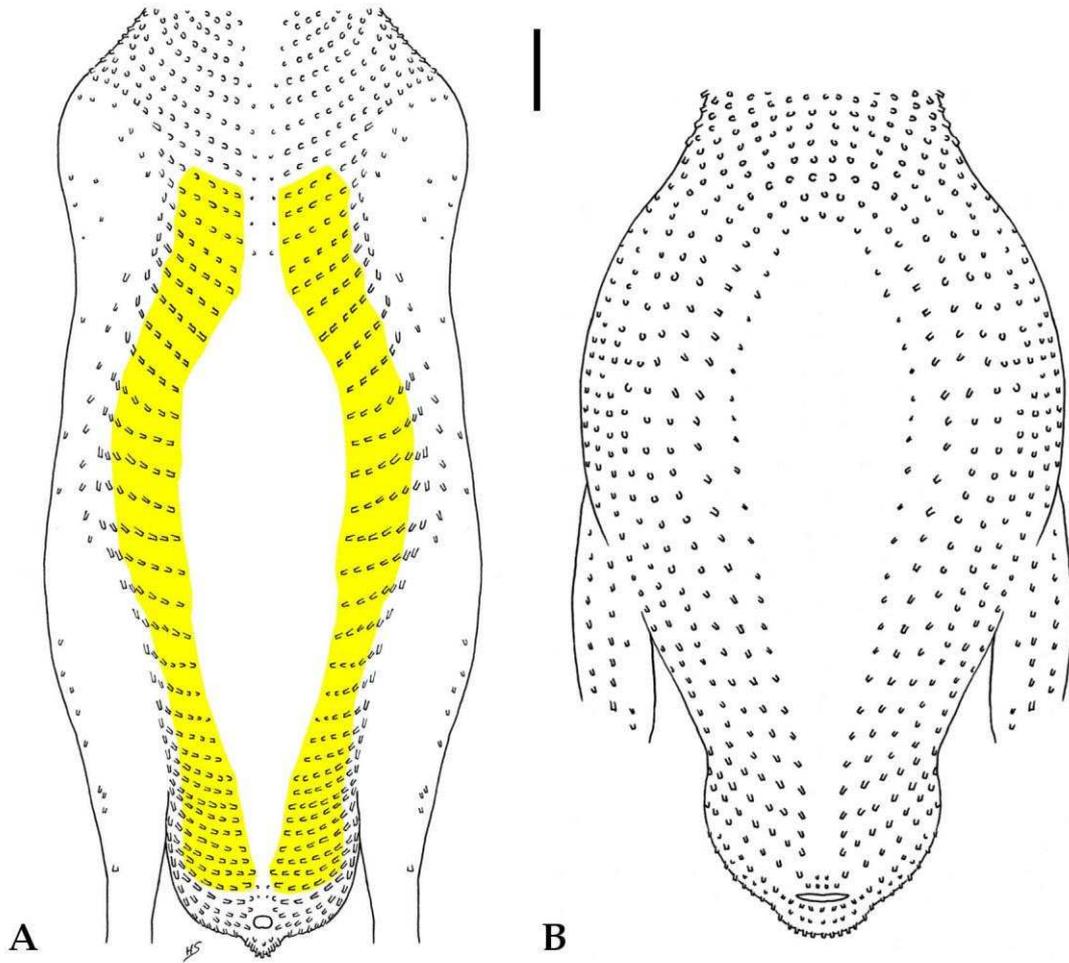


Abb. 5: Stilisierter Verlauf der Unterflure (sichtbar anhand herausragender Feder-Follikel) des Namaqua-Flughuhns **A**) und der Ringeltaube **B**). Bereiche mit Follikeln spezialisierter Federn des Flughuhns sind gelb markiert. Maßstab je 1 cm.

3.2 Morphologie der Brustfedern der Flughühner

Im Gegensatz zu den Federn aus anderen Körperbereichen zeigen die spezialisierten Brustfedern eine unterschiedliche Morphologie im trockenen bzw. mit Wasser benetzten Zustand. Die Federmorphologie der neun untersuchten Flughuhnarten wies, mit Ausnahme des Tibet-Flughuhns, nur geringe Unterschiede auf, sodass diese beispielhaft am Namaqua- und Doppelband-Flughuhn beschrieben wurde.

3.2.1 Morphologie der Brustfedern im trockenen Zustand

Die Brustfedern der Flughühner sind ca. 2-3cm lang (*P. namaqua*). Die Federn der meisten Arten sind in Brauntönen gefärbt, weisen eine längliche Form sowie einen stark ausgeprägten Randsaum auf (Abb. 6A, B). Im Bereich der Federspitze (ca. $\frac{1}{4}$ der Gesamtlänge) ist die Federfahne durch eine andere Strukturierung von der restlichen Fahne (ca. $\frac{3}{4}$ der Gesamtlänge) abgegrenzt und meist anders gefärbt. Ein deutlich abgegrenzter Dunenbereich (*Pars plumacea*) an der Federbasis ist nicht vorhanden. Die Brustfedern des Tibet-Flughuhns sind ähnlich aufgebaut, variieren jedoch stark in der Größe des Randsaums (Abb. 6C). Strukturfedern anderer Körperbereiche (z.B. Rückenfedern, Abb. 6D) zeigen den Aufbau normaler Konturfedern (Abb. 3) und bilden keinen Randsaum aus.

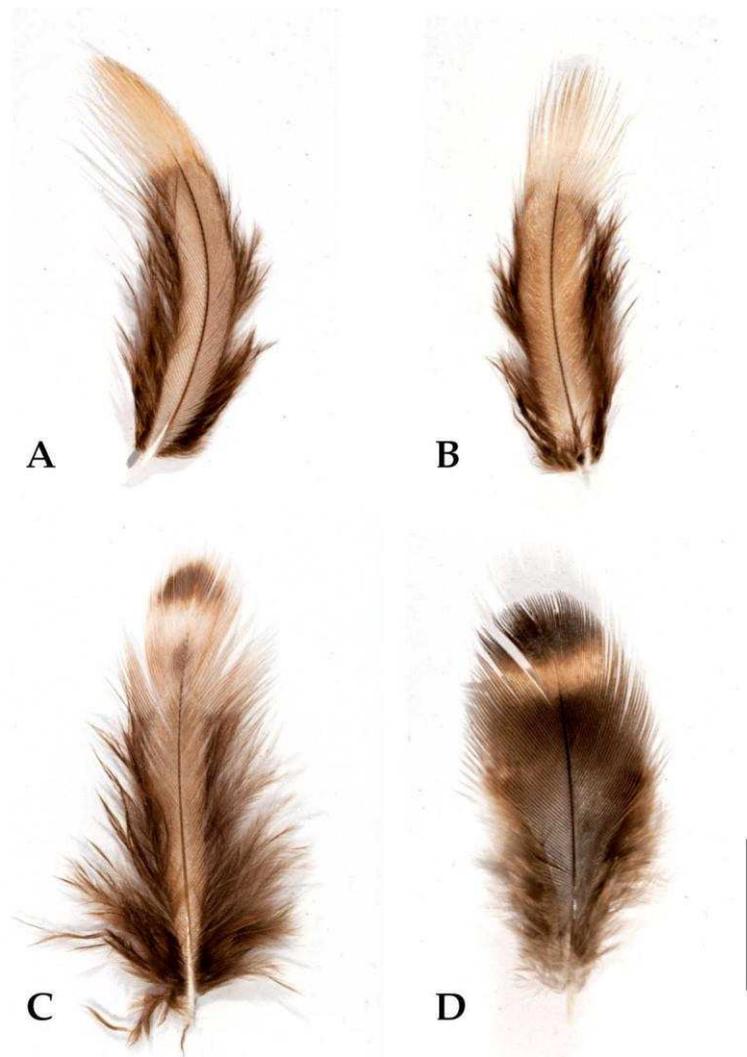


Abb. 6: Verschiedene Flughuhn-Körperfedern. Dorsale (A) und ventrale (B) Ansicht einer spezialisierten Brustfeder des Namaqua-Flughuhns mit unterschiedlich strukturierter Federfahne und ausgeprägtem Randsaum. (C) Dorsalansicht einer Brustfeder des Tibet-Flughuhns mit reduzierter Federfahne und stark ausgeprägtem Randsaum. (D) Dorsalansicht einer Rückenfeder des Namaqua-Flughuhns mit einheitlich ausgeprägter Federfahne. Maßstab 1cm.

Der Randsaum der Brustfedern besteht aus losen Federastenden mit geraden Strahlen (Abb. 7). Die Fahne der Federspitzen (Abb. 8) wird wie die Fahne der Rückenfedern (Abb. 9) durch Haken- und Bogenstrahlen zusammengehalten (vgl. Abb. 3). Strahlen und Federäste liegen hier in einer Ebene vor. Der größte Teil der Federfahne unterscheidet sich von diesem Aufbau. Herauszustellen sind die Strahlen. Sie sind nicht als Haken- oder Bogenstrahlen ausgebildet, sondern sind ca. 1mm lang, fast über die gesamte Länge drehrund und gerade, jedoch im basalen Bereich abgeflacht und verdrillt (Abb. 10). Die Anzahl der basalen Windungen

variiert je nach Flughuhnart. Eine Windung (*Syrrhaptes tibetanus*), bis zu zwei Windungen (*P. quadricinctus*, *P. lichtensteinii*, *P. bicinctus*), bis zu drei Windungen (*P. burchelli*, *P. exustus*, *P. guttularis*, *P. namaqua*) und bis zu fünf Windungen (*P. orientalis*) wurden dokumentiert. Die Spitzen der Strahlen sind unregelmäßig in mehrere Enden aufgesplissen (Abb. 11).

Da sich die spiralisierten Basen der Strahlen mit gegenüberliegenden Strahlen verflechten, wird eine zusammenhängende Federfahne aufgebaut (Abb. 12). Die geraden Abschnitte der Strahlen ragen ventral aus der Ebene der Federäste hervor (Abb. 13) und liegen in einem Winkel von ca. 20° der Federfahne an.

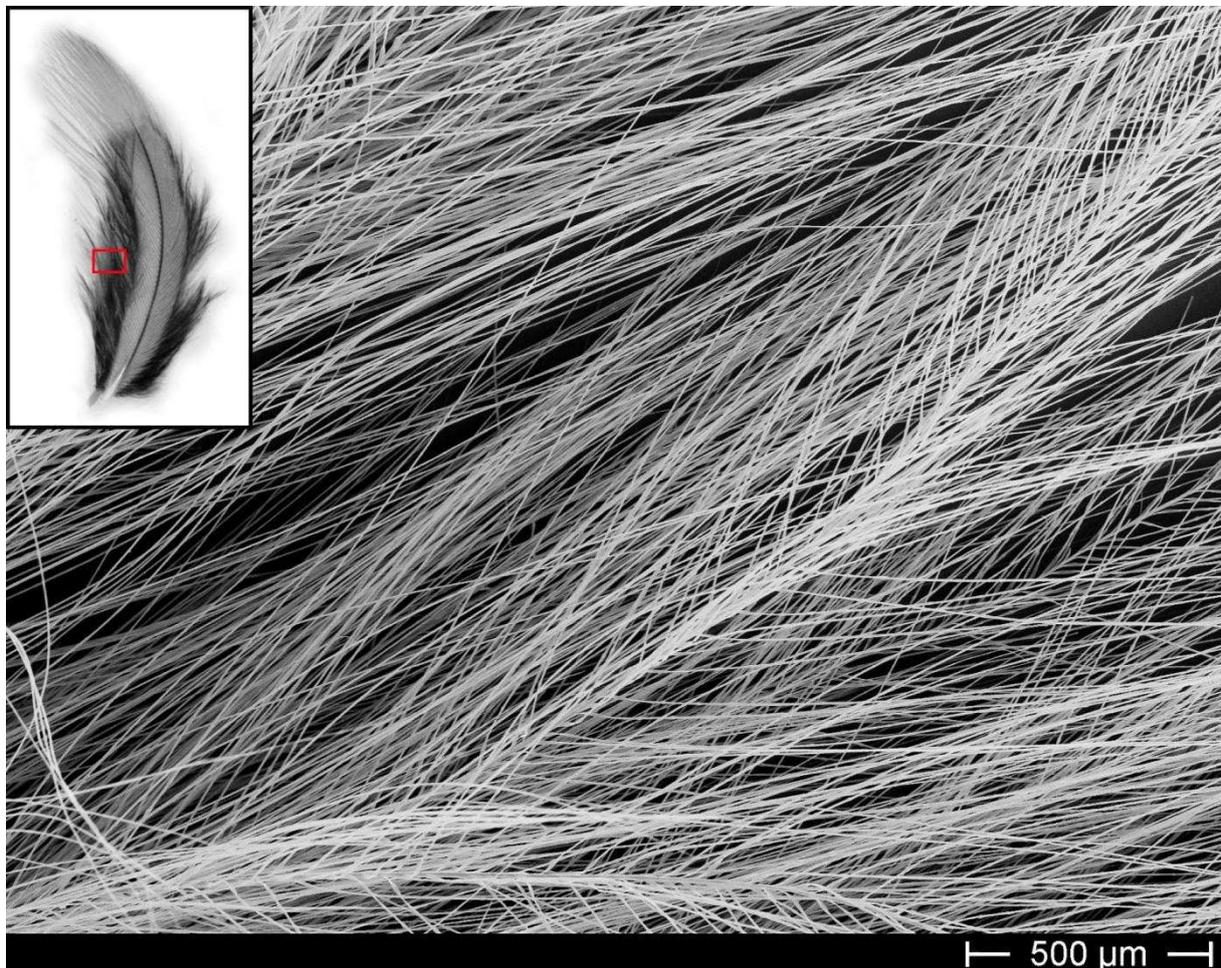


Abb. 7: Rasterelektronenmikroskopisches Bild des Randsaums einer spezialisierten Brustfeder des Namaqua-Flughuhns. Lose Federäste mit langen, geraden Strahlen. Dorsalansicht.

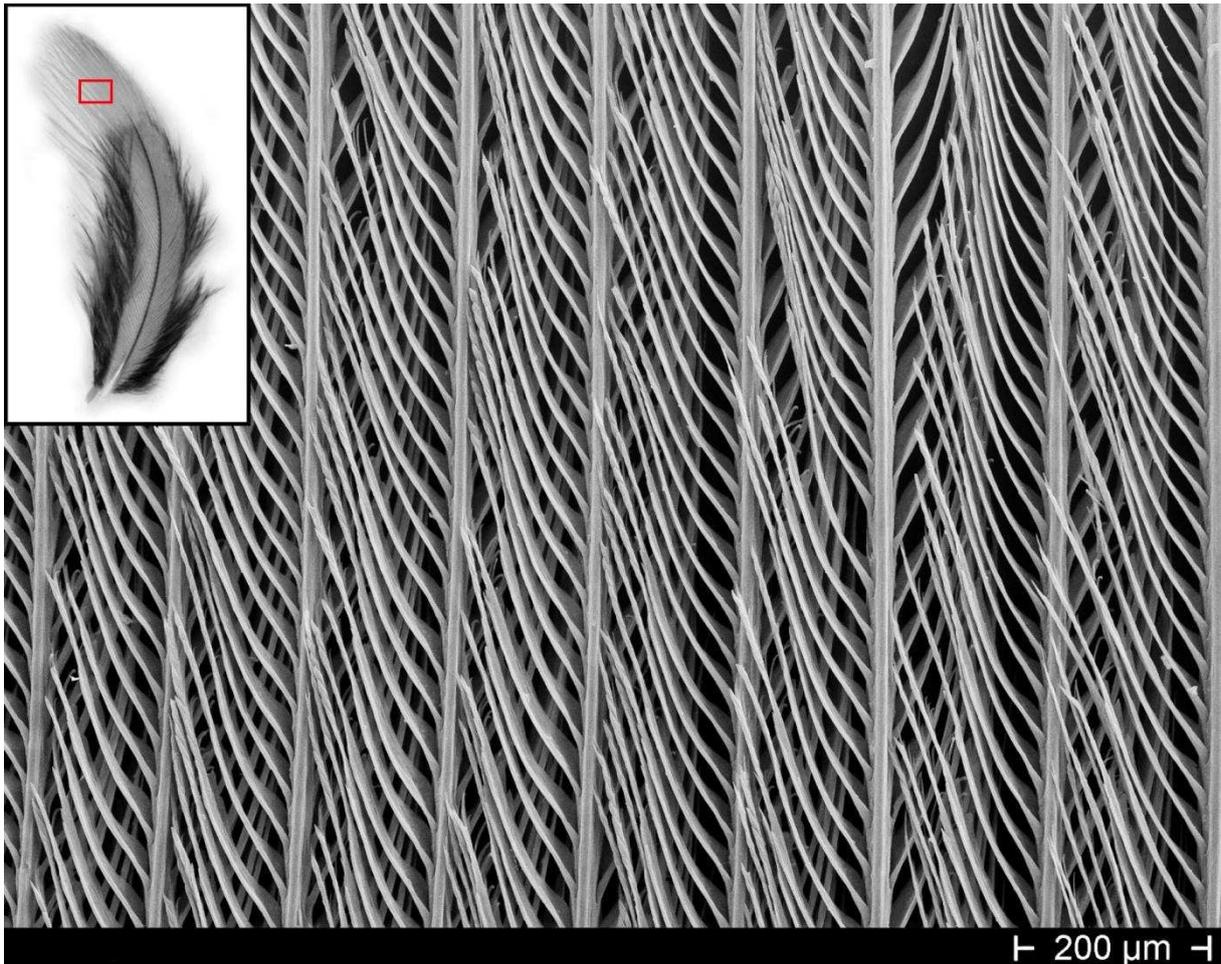


Abb. 8: Rasterelektronenmikroskopisches Bild der Federfahne der Federspitze einer spezialisierten Brustfeder eines Namaqua-Flughuhns. Federäste (vertikal) sind durch Haken- (linksseitig) und Bogenstrahlen (rechtsseitig) miteinander verbunden. Dorsalansicht.

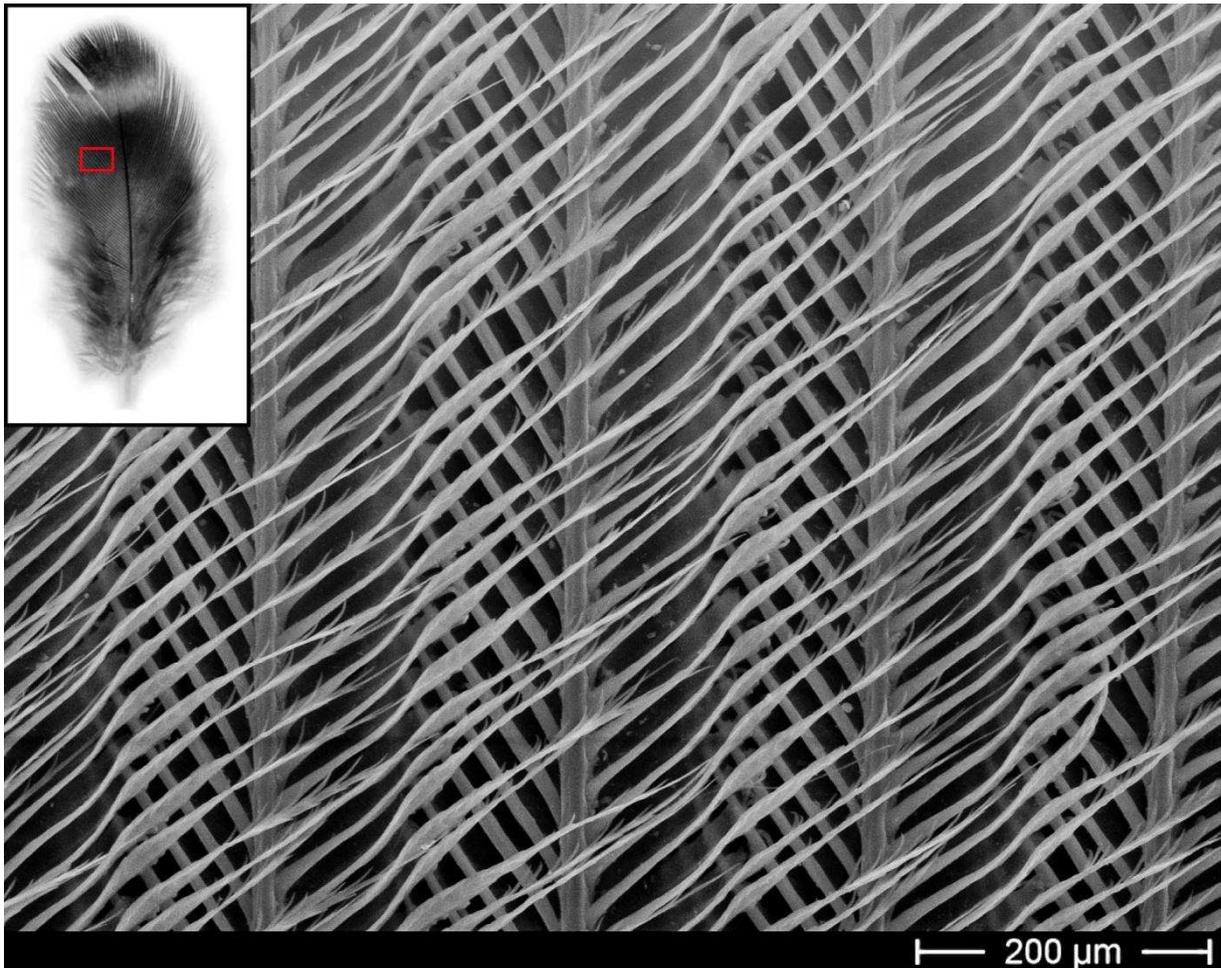


Abb. 9: Rasterelektronenmikroskopisches Bild der Federfahne einer Rückenfeder des Namaqua-Flughuhns. Federäste (vertikal) sind durch Haken- (rechtsseitig) und Bogenstrahlen (linksseitig) miteinander verbunden. Dorsalansicht.

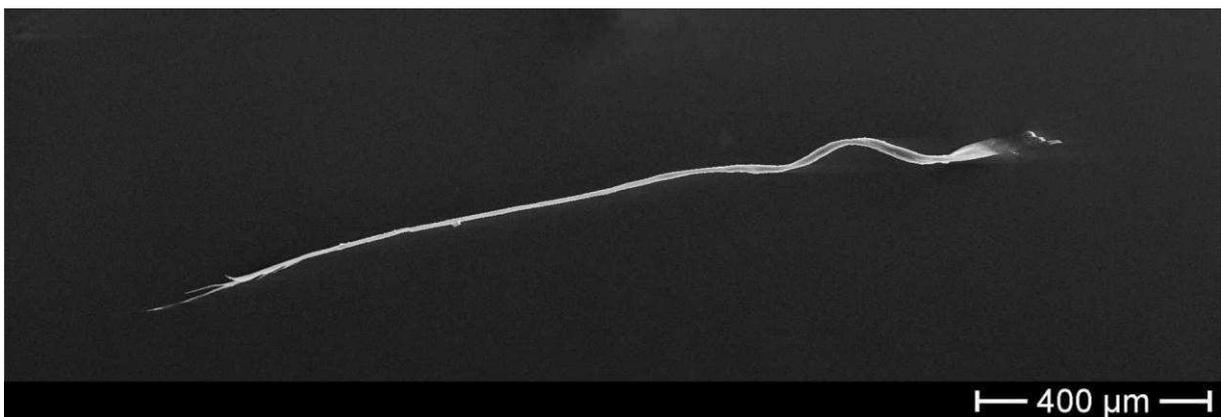


Abb. 10: Rasterelektronenmikroskopisches Bild eines vereinzelt Strahls aus der Federfahne einer spezialisierten Brustfeder des Namaqua-Flughuhns. Im basalen Teil abgeflacht und mehrfach verdrillt läuft der Strahl zur Spitze hin in einem drehrunden, geraden Bereich aus.

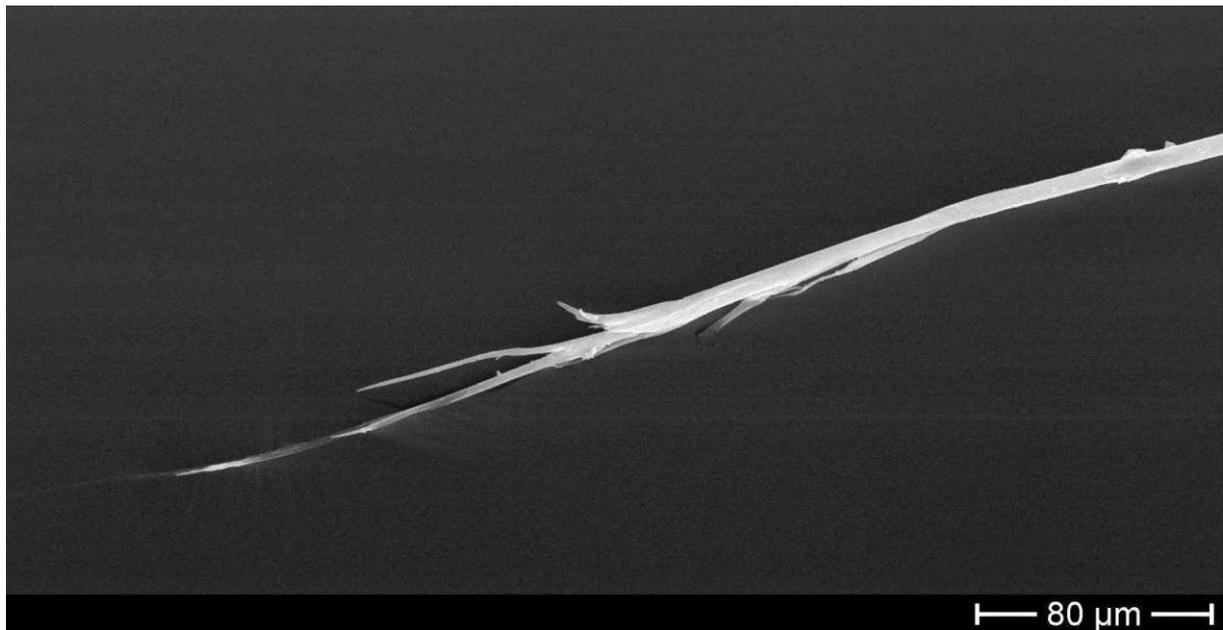


Abb. 11: Rasterelektronenmikroskopisches Bild der Spitze eines einzelnen Strahls der spezialisierten Brustfeder des Namaqua-Flughuhns. Die Spitze ist unregelmäßig gesplissen.

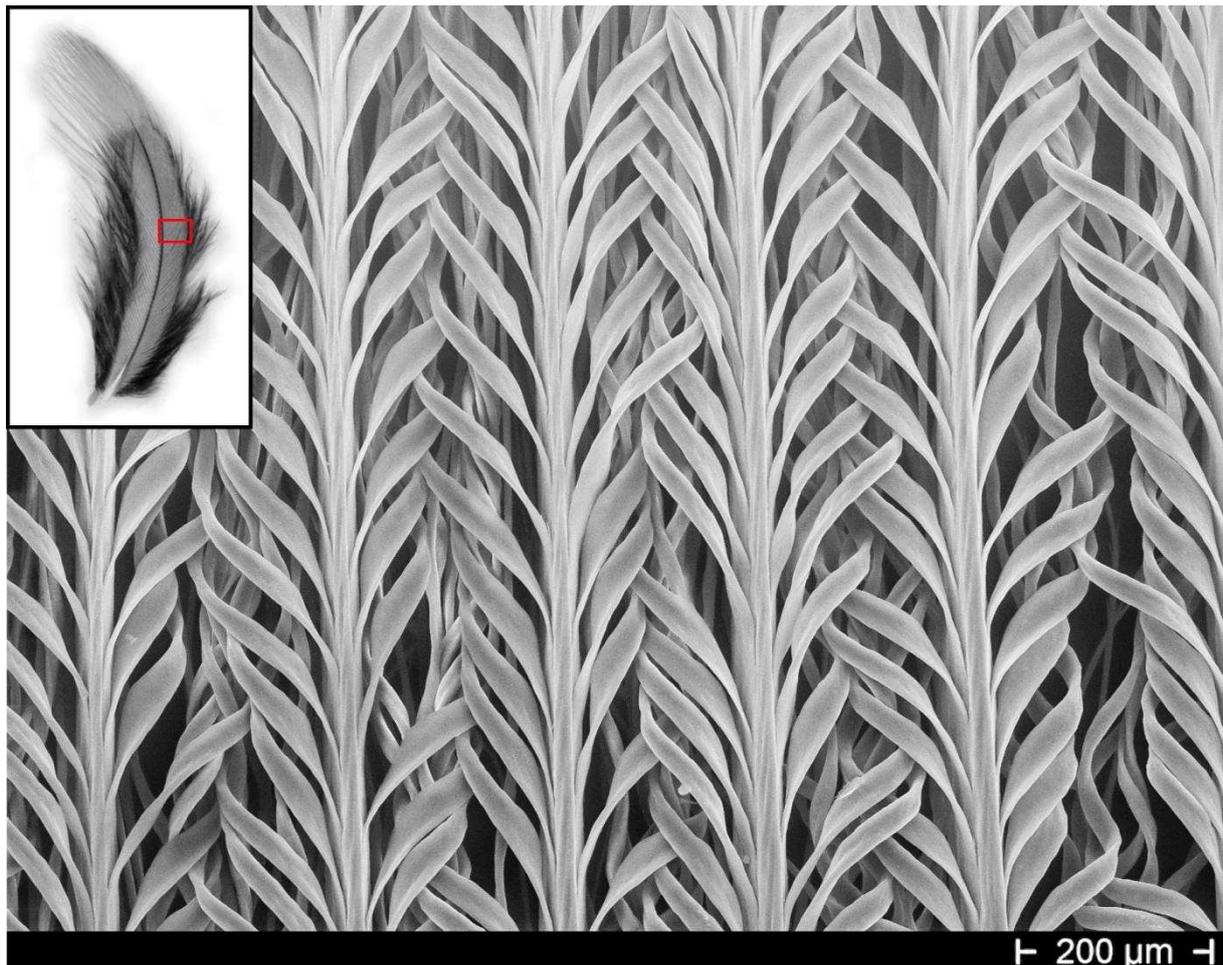


Abb. 12: Rasterelektronenmikroskopisches Bild der spezialisierten Federfahne der Brustfedern des Namaqua-Flughuhns in dorsaler Ansicht. Federäste (vertikal) sind durch hakenlose, uniforme Strahlen miteinander verflochten.

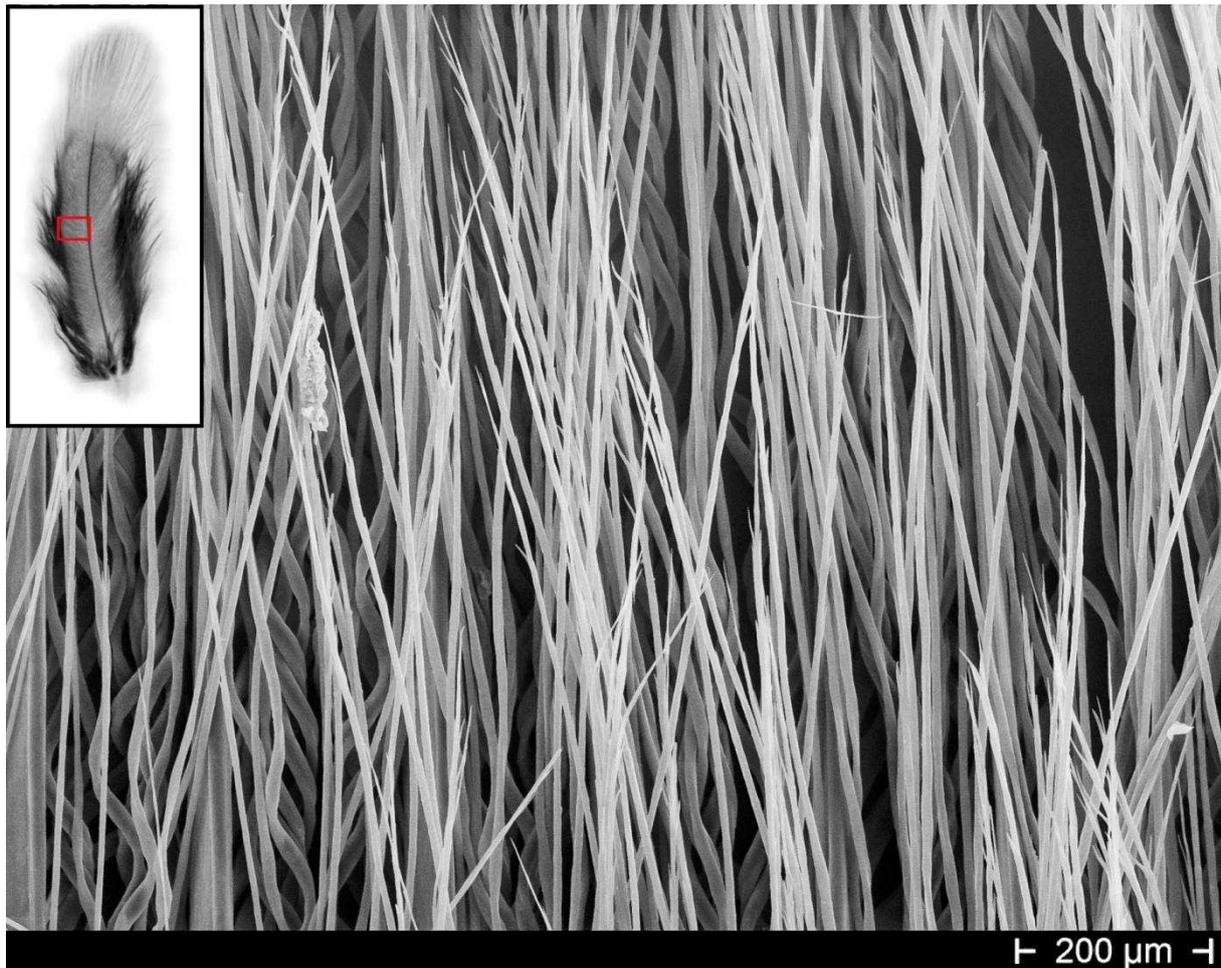


Abb. 13: Rasterelektronenmikroskopisches Bild der spezialisierten Federfahne der Brustfedern des Namaqua-Flughuhns in ventraler Ansicht. Die Federäste (vertikal) sind durch die herausragenden Enden der Federstrahlen teilweise verdeckt.

Querschnitte der Strahlen im medialen und apikalen Bereich zeigen eine rundliche Form (Abb. 14B). Der interne Aufbau ist radiärsymmetrisch und weist bei lichtmikroskopischer Untersuchung eine deutliche Außenschicht auf. Teilweise ist ein unterschiedlich großer, dunkel gefärbter Kernbereich zu erkennen. Querschnitte des verdrillten Basalbereichs der Strahlen sind nieren- bis halbmondförmig (Abb. 14C). Der interne Aufbau ist bilateralsymmetrisch und weist neben einer Außenschicht zwei unterschiedlich strukturierte Schichten auf. Die Schicht im konvex gewölbten Bereich weist entlang der Längsachse orientierte Fasern auf. Die Schicht im konkaven Bereich zeigt hierzu im rechten Winkel verlaufende Fasern. Übergänge von Fasern beider Schichten sind vorhanden.

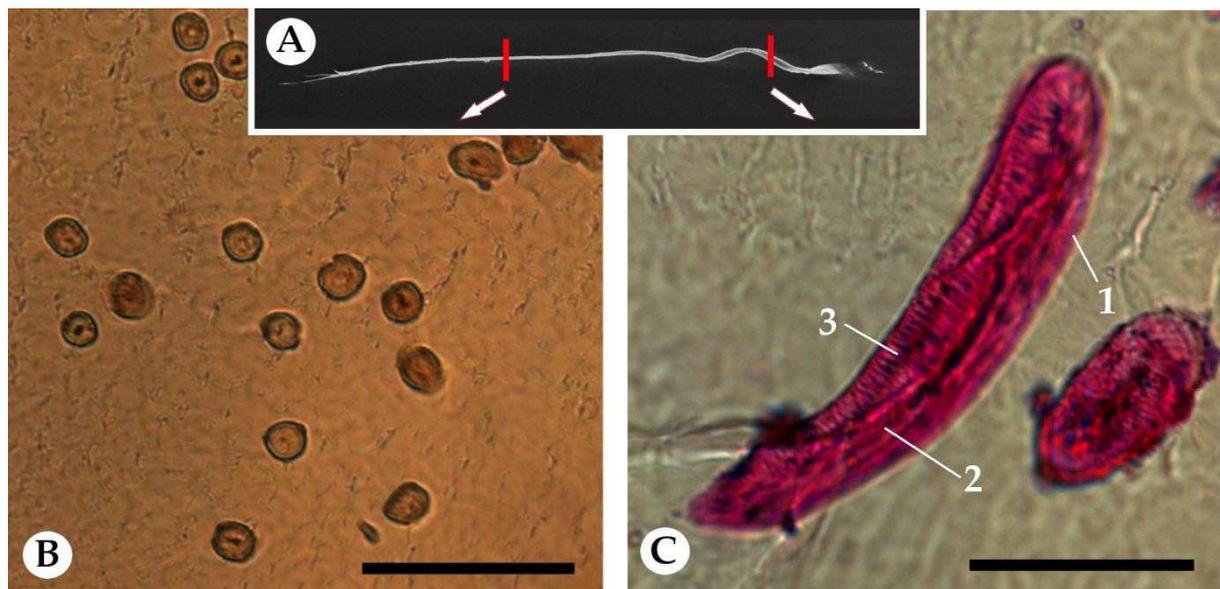


Abb. 14: Lichtmikroskopische Querschnitte der spezialisierten Strahlen der Flughühner. **A)** Übersicht der Schnittebenen. **B)** Apikaler Bereich: Die radiärsymmetrischen Querschnitte weisen einen deutliche Außenschicht, sowie teilweise einen dunklen Kernbereich auf (*P. namaqua*). Maßstab 50µm. **C)** Basaler Bereich: Der halbmondförmige Querschnitt weist neben einer Außenschicht (1) zwei unterschiedlich strukturierte Schichten (2=konvexe Seite, 3=konkave Seite) auf (*P. bicinctus*). Maßstab 20µm.

Rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen von Gefrierbruchpräparaten der verdrillten Strahlenbasis zeigen einen zweischichtigen Grundaufbau (Abb. 15). In der Schicht des konvex gewölbten Bereichs zeigt das Bruchmuster eine Faserorientierung entlang der Längsachse des Querschnitts. Die Faserausrichtung ist ebenfalls auf der Oberfläche der konvexen Strahlenseite deutlich zu erkennen (Abb. 16) und verläuft dreidimensional betrachtet schräg versetzt zur Längsachse des gesamten Federstrahls. Die Bruchstruktur der konkaven Schicht ist, im Gegensatz zur konvexen Schicht, feiner und weist keine erkennbare Faserausrichtung auf (Abb. 15). Die Oberfläche der konkaven Strahlenseite ist amorph strukturiert (Abb. 17). Im Gegensatz zur lichtmikroskopischen Untersuchung ist keine Außenschicht festzustellen.

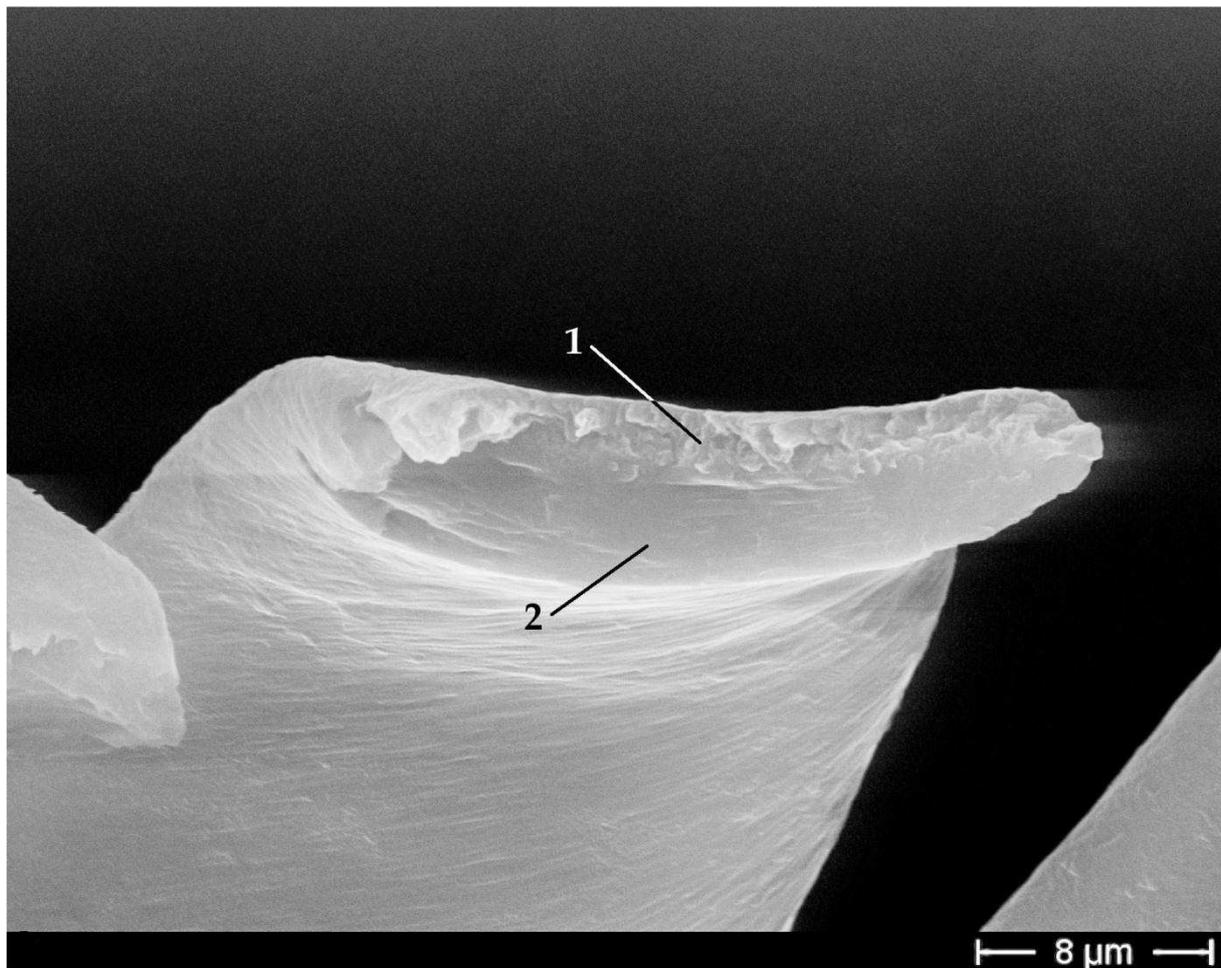


Abb. 15: Rasterelektronenmikroskopisches Bild eines Gefrierbruchs im basalen Bereich eines Strahls einer spezialisierten Brustfeder des Namaqua-Flughuhns. Im halbmondförmigen Querschnitt sind zwei unterschiedlich strukturierte Schichten (1=konkave Seite, 2=konvexe Seite) zu erkennen.

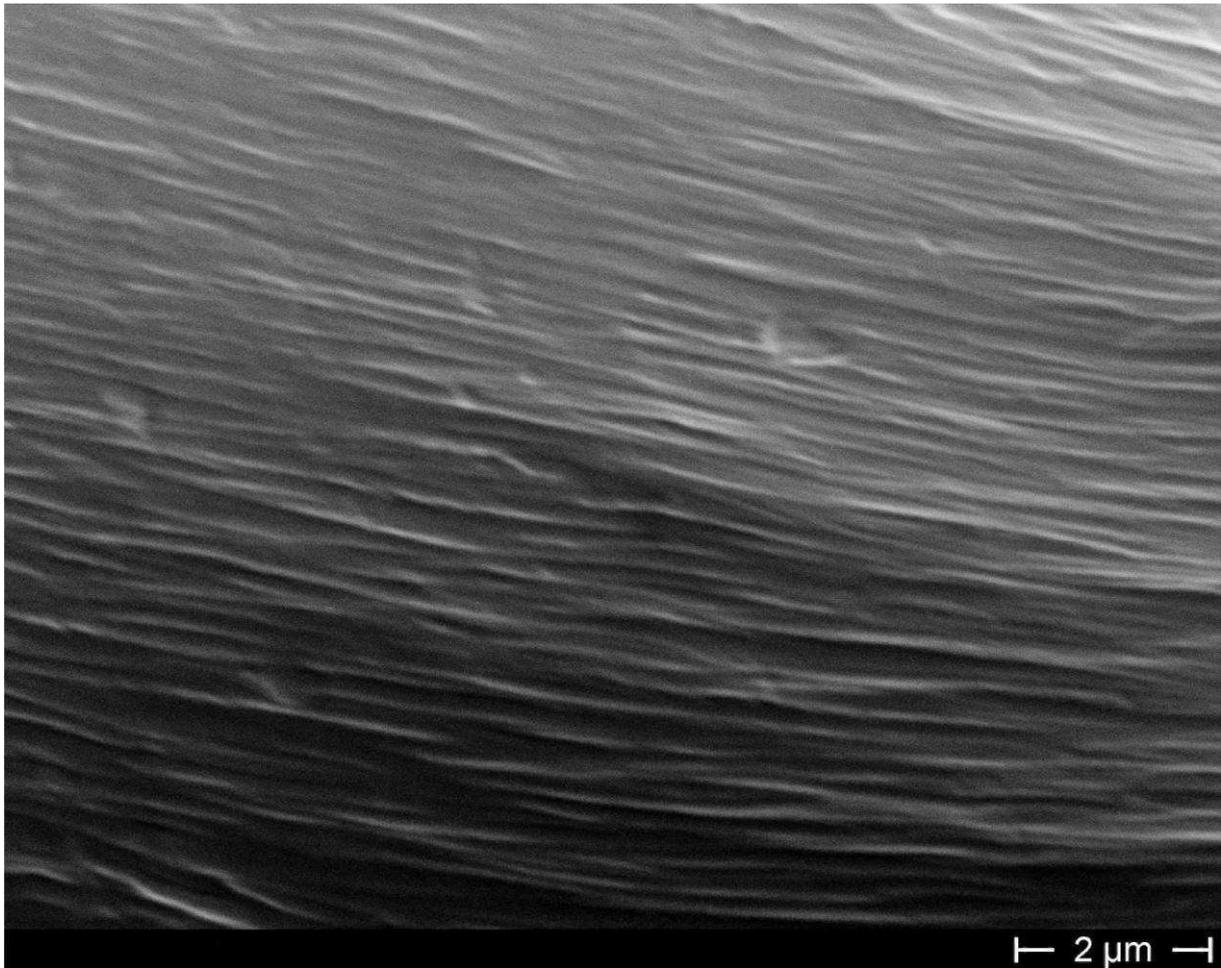


Abb. 16: Rasterelektronenmikroskopisches Bild der konvexen Oberfläche eines Strahls einer spezialisierten Brustfeder des Namaqua-Flughuhns im basalen Bereich. Die einheitlich ausgerichtete, faserartige Oberflächenstruktur verläuft schräg versetzt zur Längsachse des gesamten Strahls.

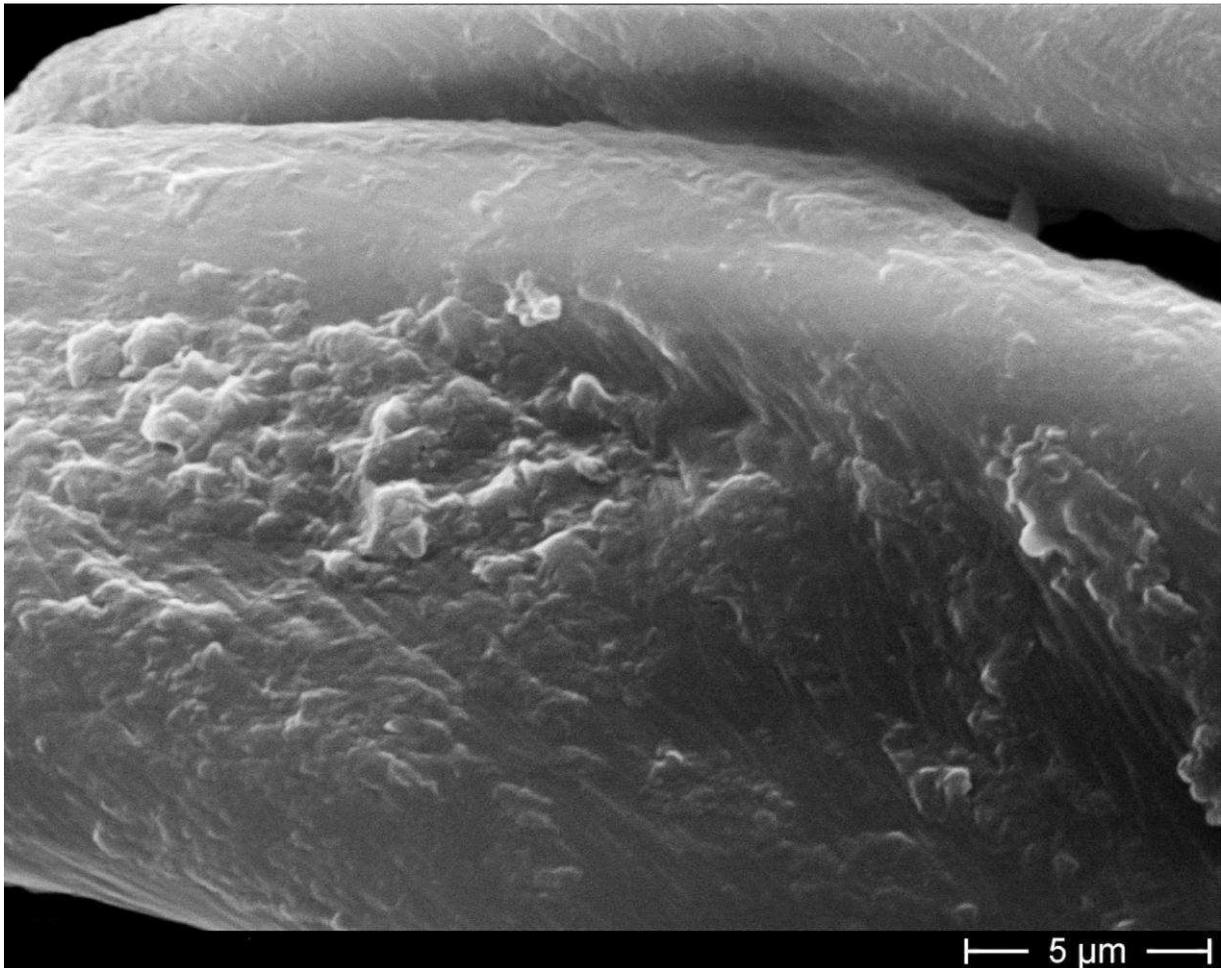


Abb. 17: Rasterelektronenmikroskopisches Bild der konkaven Oberfläche eines Strahls einer spezialisierten Brustfeder des Namaqua-Flughuhns im basalen Bereich. Die Oberfläche ist amorph strukturiert.

Die mithilfe von Atomkraftmikroskopie ermittelten Höhenprofile von Querschnitten der Strahlenbasis zeigen ebenfalls einen zweischichtigen Aufbau (Abb. 18A). Im trockenen Zustand ist der Höhenunterschiede zwischen dem Strahlenquerschnitt und dem Einbettungsmedium gering (Abb. 18B, C), wobei die konvexe Schicht teilweise über 100nm unter der Höhe der konkaven Schicht liegt.

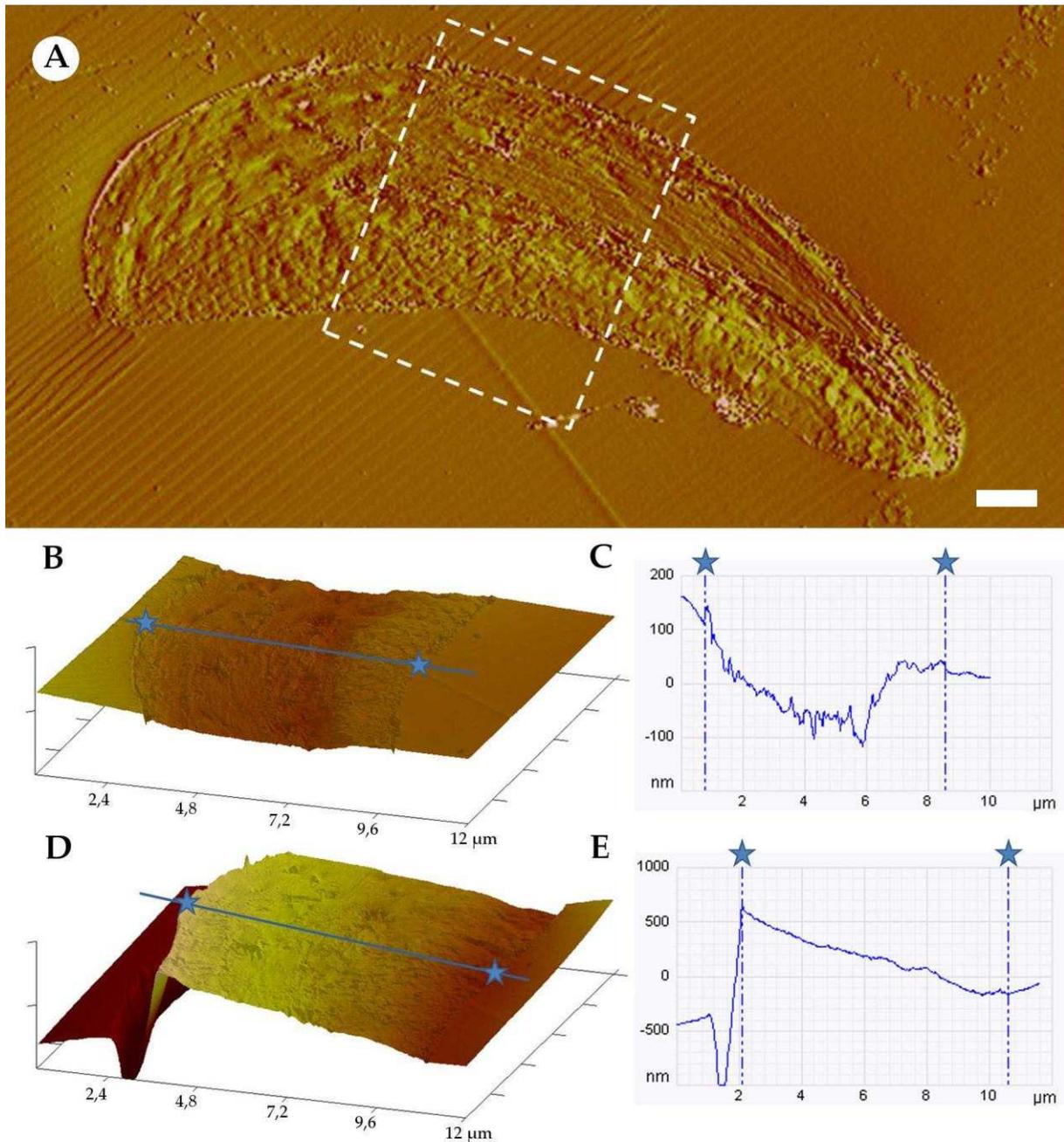


Abb. 18: Atomkraftmikroskopische Abbildungen eines Querschnitts des basalen Bereich eines Strahls einer trockenen und einer nassen spezialisierten Feder des Namaqua-Flughuhns. **A)** Zweidimensionale Aufsicht der trockenen Oberflächenstruktur des Strahlenquerschnitts. Zwei unterschiedlich strukturierte Schichten erkennbar. Maßstab $2\mu\text{m}$. **B)** Dreidimensionaler Ausschnitt des Querschnitts sowie Höhenprofil **C)** unter trockenen Bedingungen. **D)** Dreidimensionaler Ausschnitt des Querschnitts sowie Höhenprofil **E)** unter nassen Bedingungen. Im Gegensatz zum trockenen Querschnitt ist bei Benetzung eine starke Wölbung in der konvexen Schicht zu erkennen.

3.2.2 Morphologie der Brustfedern im benetzten Zustand

Durch Benetzung mit Wasser verändert sich die Morphologie der Brustfedern bei fast allen untersuchten Flughuhnarten auf gleiche Weise. Nach kurzzeitigem Eintauchen der Feder in Wasser (senkrecht mit der Spitze voran, oder ventral verkippt) legt sich der biegsame Randsaum beim Verlassen des Wasserkörpers um die Ventralseite (Abb. 19). Der verbreiterte Randsaum des Tibet-Flughuhns zeigt unter gleichen Bedingungen je nach Breite nur ansatzweise eine ähnliche Veränderung der Gesamtform.

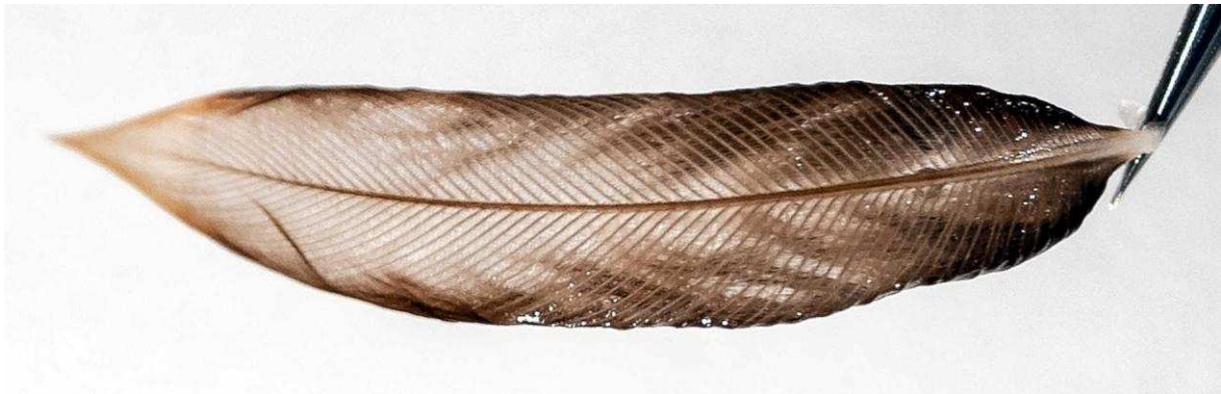


Abb. 19: Mit Wasser getränkte, spezialisierte Brustfeder des Namaqua-Flughuhns in dorsaler Ansicht. Durch die Federäste hindurch ist der umgeklappte Randsaum auf der ventralen Seite deutlich zu erkennen.

Die im trockenen Zustand verdrillten Basen der Strahlen entspiralisieren sich bei Benetzung fast vollständig. Der langgezogene, apikale Bereich verändert sich hierbei nicht und ist im ca. 60°-Winkel von der Basis abgeknickt (Abb. 20). Durch die Formveränderung verändert sich ebenfalls die räumliche Orientierung der Strahlen, die nun ventral mit ca. 90° von der Federfahne abstehen. Bei der Entspiralisierung löst sich darüber hinaus die Verflechtung der Strahlen untereinander, sodass die feste Verbindung zwischen den Ästen aufgelöst wird. Zusammen mit dem ventral anliegenden Randsaum bilden die aufgestellten Strahlen der Federfahne in nassen Zustand ein dreidimensionales Gitter, indem ein großes Wasservolumen gespeichert werden kann (Abb. 21).

Bei Trocknung der Feder nimmt der Randsaum wieder eine laterale Stellung ein. Die Basen der Federstrahlen spiralisieren und verflechten sich untereinander, sodass wieder eine zusammenhängende Federfahne gebildet wird.

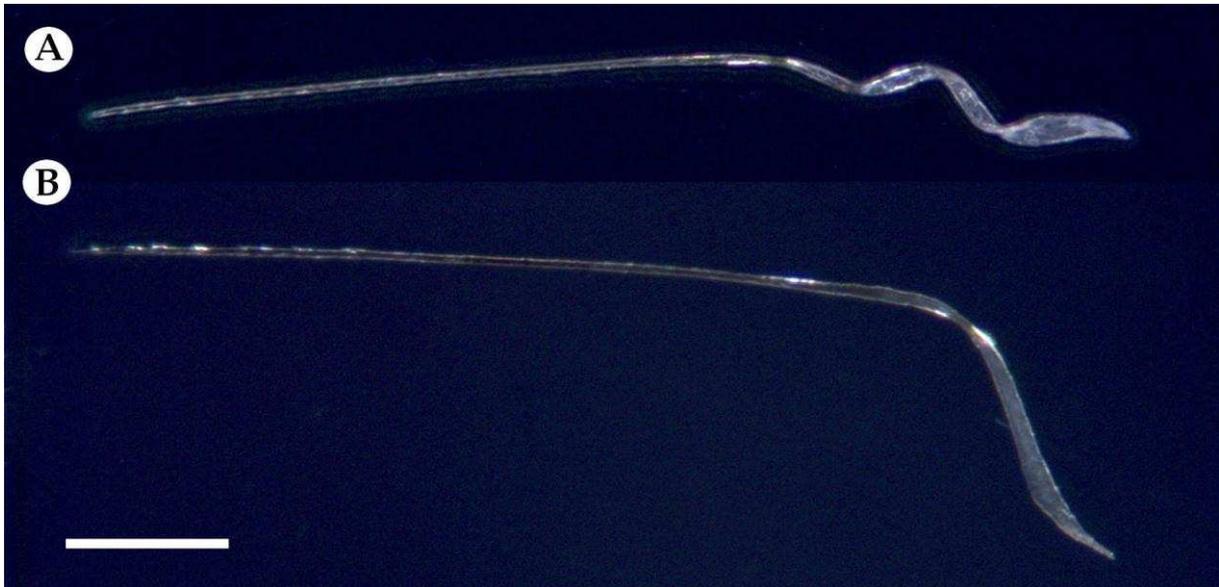


Abb. 20: Stereomikroskopisches Bild eines einzelnen Strahls einer spezialisierten Brustfeder des Doppelband-Flughuhns im trockenen (A) und benetzten (B) Zustand. Die abgeflachte Basis entspiralisiert sich unter Benetzung, sodass der drehrunde, apikale Bereich im ca. 60°-Winkel abknickt. Maßstab 200µm.

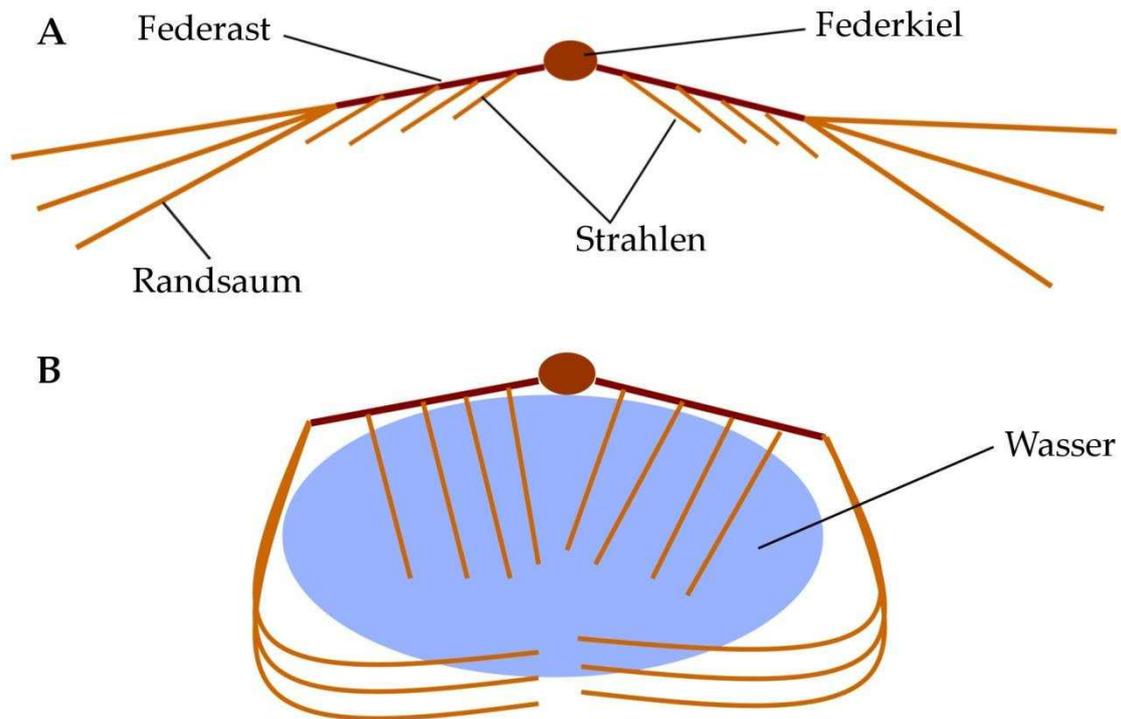


Abb. 21: Schematische Querschnitt einer Flughuhnbrustfeder untere trockenen (A) und nassen (B) Bedingungen. Im trockenen Zustand liegen die Strahlen ventral im flachen Winkel (ca. 20°) der Federfahne an. Der Randsaum steht seitlich von der Feder ab. Unter Benetzung stellen sich die Strahlen in einem ca. 90°-Winkel zur Federfahne auf. Der Randsaum klappt ventral um die Feder herum und bildet zusammen mit den aufgestellten Strahlen ein dreidimensionales Gitter in dem Wasser gespeichert wird.

Im benetzten Zustand zeigen die Höhenprofile von Querschnitten der verdrillten Strahlenbasis deutliche Höhenunterschiede zum umgebenden Einbettungsmedium (Abb. 18D, E). Die Schicht der konvexen Seite ragt hierbei im Außenbereich bis zu 1000nm über das Einbettungsmedium hinaus und flacht zum Kernbereich hin ab. Die Schicht der konkaven Seite wird im Kernbereich ebenfalls angehoben, verbleibt im Außenbereich jedoch auf der Höhe des Einbettungsmediums.

3.3 Morphologie der Brustfedern der Vergleichsarten

3.3.1 Ringeltaube

Die Strukturfedern der Ringeltaube im Brustbereich sind durchschnittlich ca. 4-6cm lang. Sie weisen einen großen dunenartigen Teil (*Pars plumacea*) auf und besitzen eine relativ kleine Federfahne (ca. $\frac{1}{3}$ der Gesamtlänge, Abb. 22A). Die Federfahnen fehlen

teilweise vollständig, wobei diese Strukturfedern als Pelzdunen (nicht abgebildet) bezeichnet werden. Die Äste der Federfahne bilden Haken- und Bodenstrahlen aus (Abb. 23).

3.3.2 Kernbeißer

Die Strukturfedern des Kernbeißers im Brustbereich sind durchschnittlich ca. 2,5-3,5cm lang. Der dunkelgefärbter Dunenanteil (*Pars plumace*) nimmt ungefähr die Hälfte der Gesamtlänge ein und geht in eine geschlossene Federfahne über (Abb. 22B). Die Äste der Federfahne bilden Haken- und Bodenstrahlen aus (Abb. 24).

3.3.3 Kormoran

Die Brustfedern des Kormorans sind durchschnittlich ca. 3,5-4,5cm lang. Sie weisen einen kleinen dunenartigen Teil (*Pars plumace*) auf, der sehr lange Äste aufweisen kann. Die zusammenhängende Federfahne ist gleichbleibend schmal (ca. $\frac{1}{3}$ der Federbreite), bereits an der Basis voll entwickelt und von einem breiten Randsaum umgeben (Abb. 22C). Die Mikrostrukturen der Federfahne sind eng miteinander verbunden, wobei die Hakenstrahlen dorsal ausgeprägte Reibungsradien ausbilden (Abb. 25). Der Übergang der Federfahne in den Randsaum ist in der Mikrostruktur klar abgegrenzt (Abb. 26). Der Randsaum besteht aus unverhakten Federästen mit dunenartigen Strahlen (Abb. 27).

3.3.4 Zwergtaucher

Die Federn des Zwergtauchers im Brustbereich sind durchschnittlich ca. 2,5-3cm lang. Sie bilden keine zusammenhängende Federfahne und weisen an der Basis jeweils eine dunkel gefärbte Afterfeder auf (Abb. 22D). Die Federäste der losen Federfahne tragen uniforme, hakenlose Strahlen (Abb. 28). Die Strahlen sind an ihrer Basis spiralisiert (Abb. 29) und stehen im trockenen Zustand in unterschiedlichen Richtungen ventral vom Federast ab. Bei Benetzung mit Wasser entspiralisieren sich die Strahlen und stehen in einem flachen Winkel von der Federfahne ab. Federn männlicher Tiere zeigen keine Unterschiede zu denen von Weibchen.

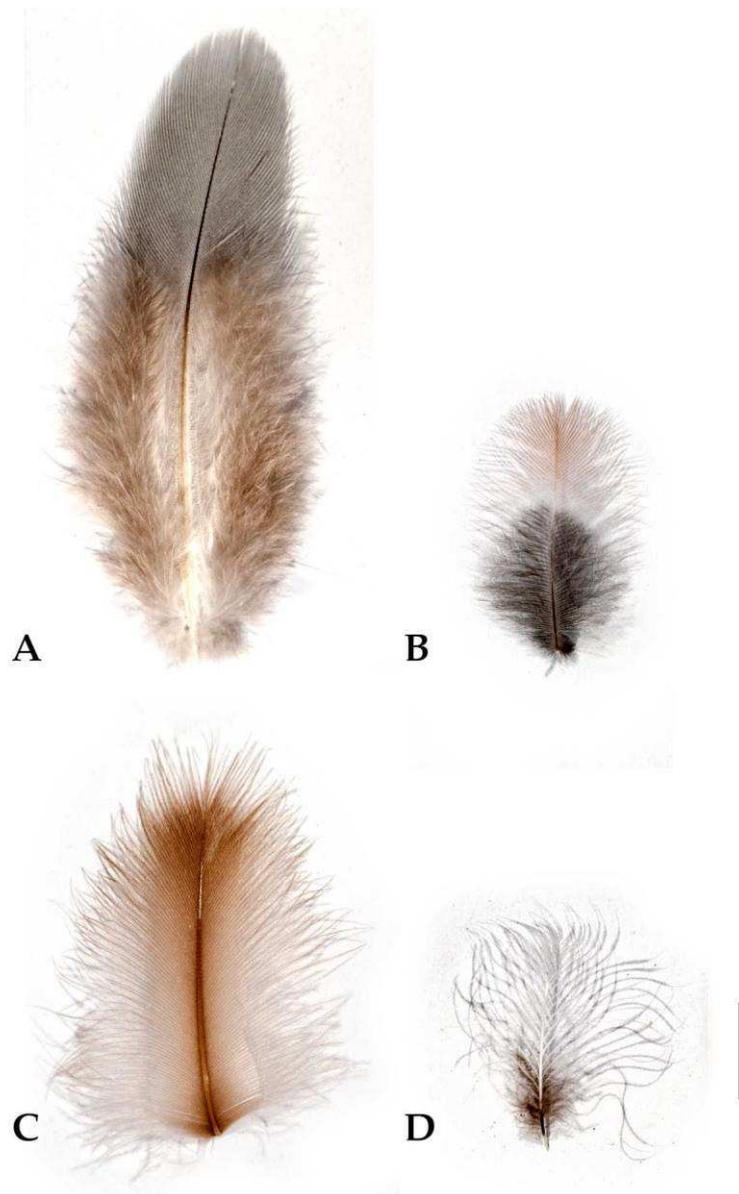


Abb. 22: Brustfedern der Vergleichsarten. **A:** Ringeltaube (*Columba palumbus*) mit ausgeprägtem Dunenanteil und zusammenhängender Federfahne. Dorsalansicht. **B:** Kernbeißer (*Coccothraustes coccothraustes*) mit dunklem Dunenanteil und kleiner Federfahne. Ventralansicht. **C:** Kormoran (*Phalacrocorax carbo*) mit schmäler Federfahne und ausgeprägtem Randsaum. Dorsalansicht. **D:** Zwergtaucher (*Tachybaptus ruficollis*) ohne zusammenhängende Federfahne und mit dunkler Afterfeder. Dorsalansicht. Maßstab 1cm.

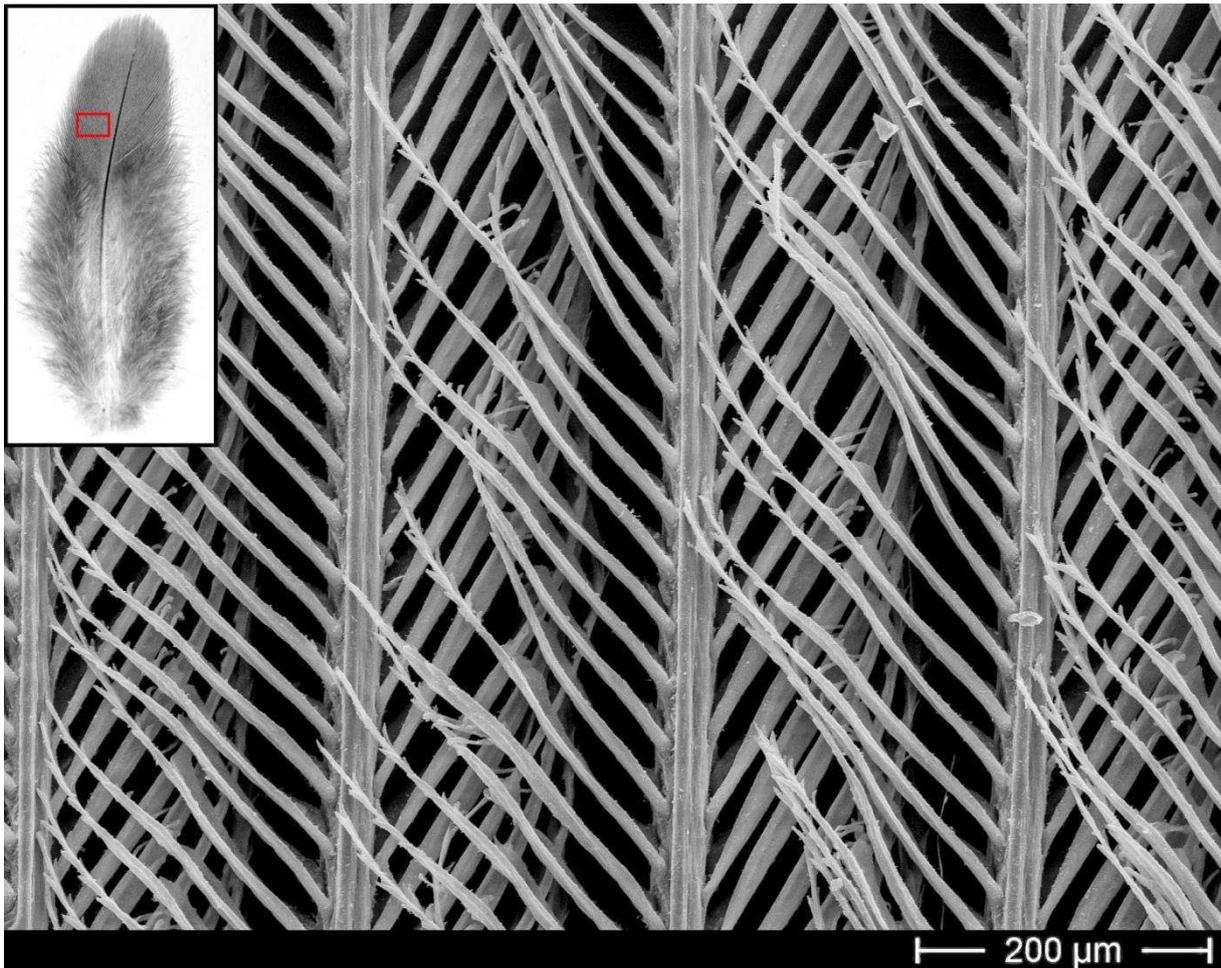


Abb. 23: Rasterelektronenmikroskopisches Bild der Federfahne einer Brustfeder der Ringeltaube. Federäste (vertikal) sind durch Haken- (linksseitig) und Bogenstrahlen (rechtsseitig) miteinander verbunden. Dorsalansicht.



Abb. 24: Rasterelektronenmikroskopisches Bild der Federfahne einer Brustfeder des Kernbeißers. Federäste (vertikal) sind durch Haken- (linksseitig) und Bogenstrahlen (rechtsseitig) miteinander verbunden. Dorsalansicht.

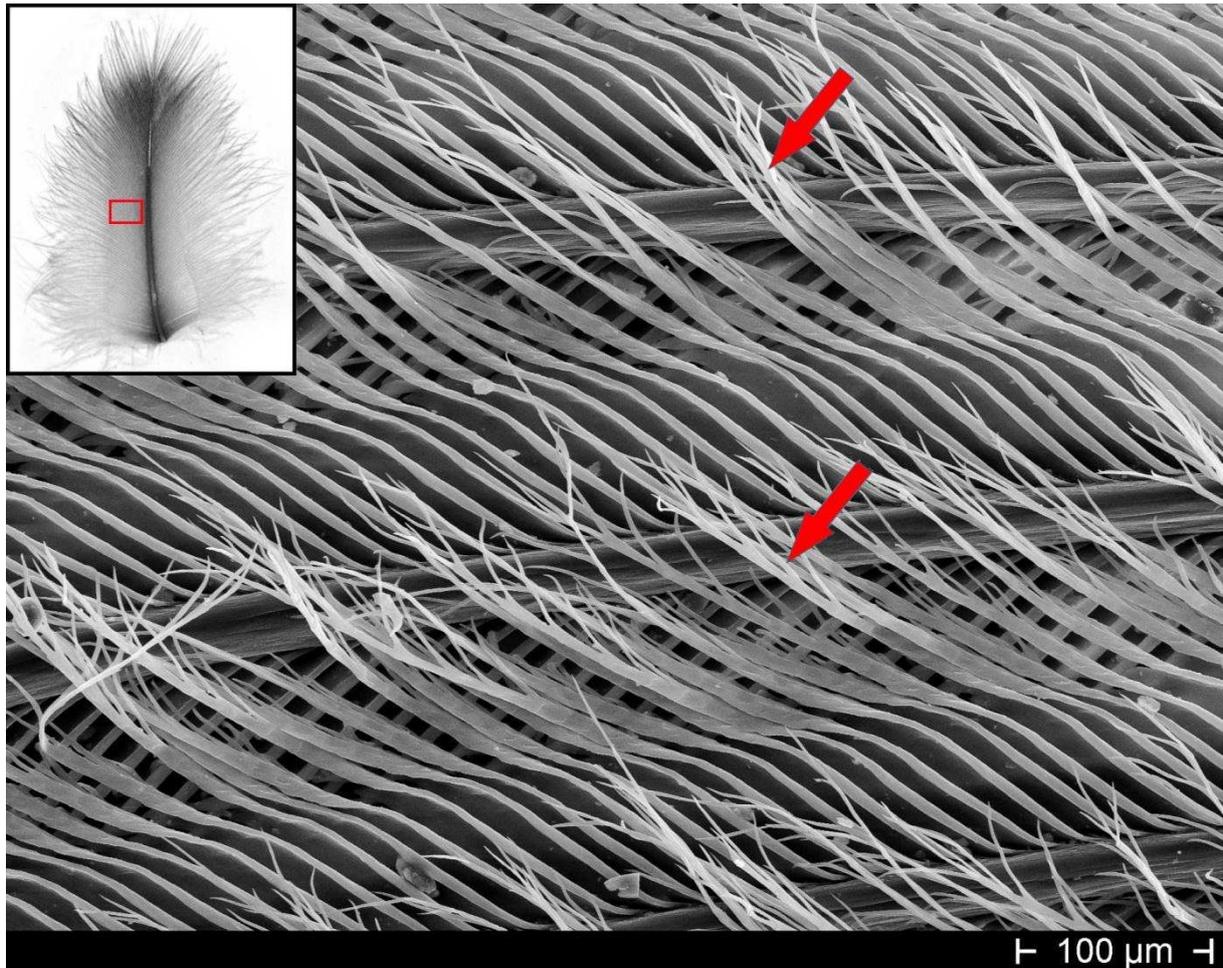


Abb. 25: Rasterelektronenmikroskopisches Bild der Federfahne einer Brustfeder des Kormorans. Federäste (horizontal) besitzen eng verzahnte Strahlen, wobei die Hakenstrahlen gut ausgebildete Reibungsradien (rote Pfeile) aufweisen. Dorsalansicht.

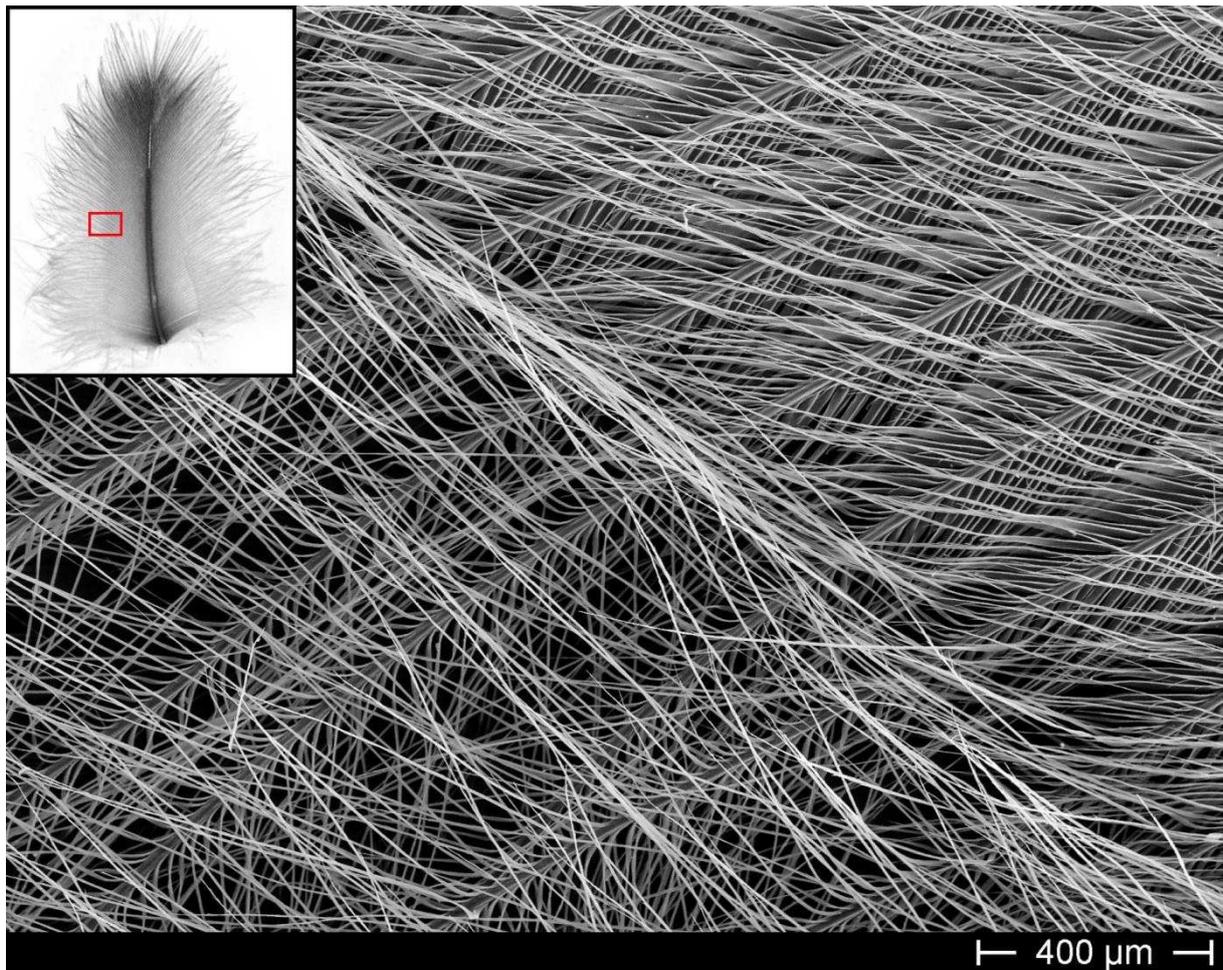


Abb. 26: Rasterelektronenmikroskopisches Bild des Übergangs zwischen der festen Federfahne (oben rechts) und des losen Randsaums (unten links) einer Brustfeder des Kormorans. Dorsalansicht.

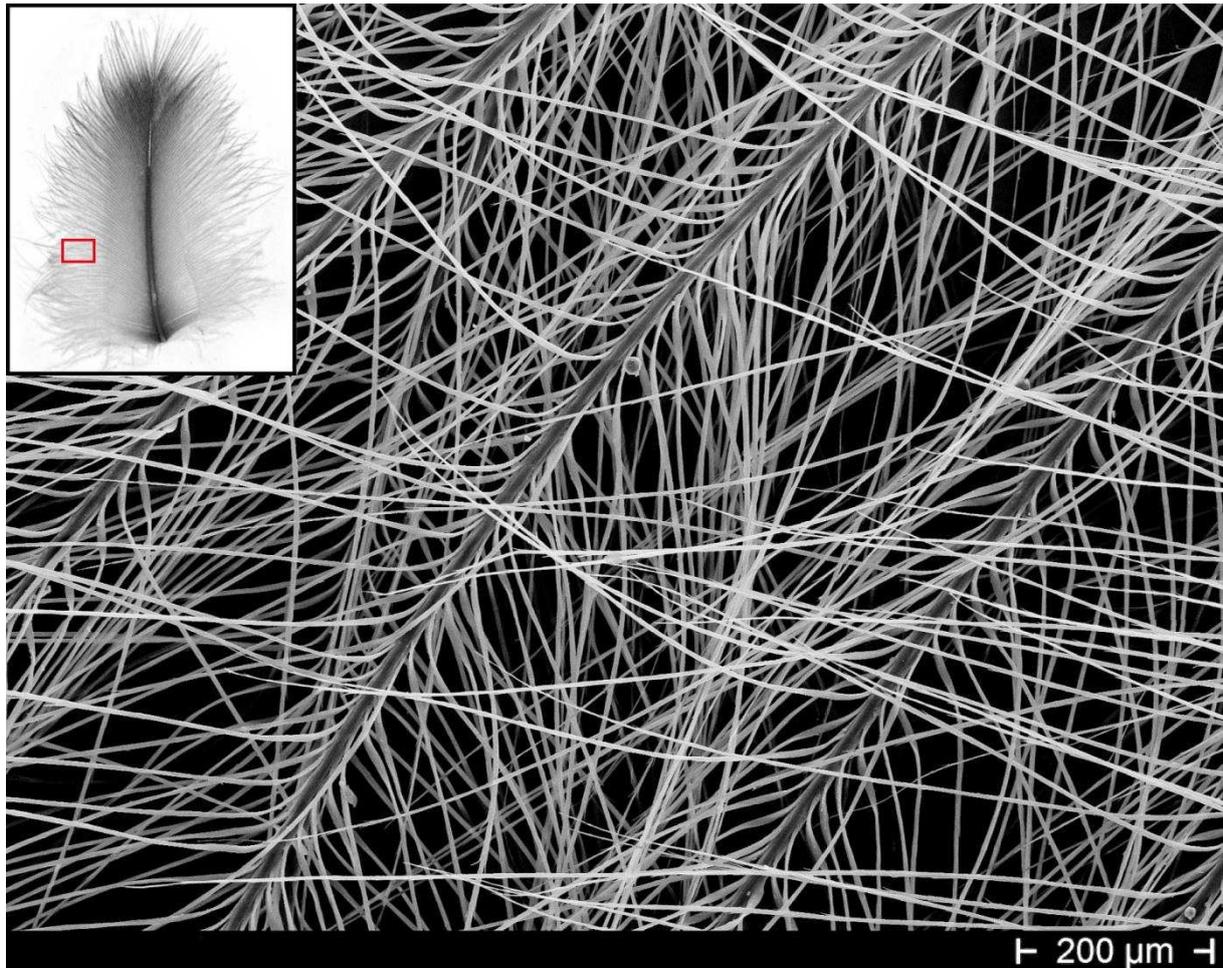


Abb. 27: Rasterelektronenmikroskopisches Bild des losen Randsaums einer Brustfeder des Kormorans. Die Strahlen der Federäste sind uniform und weisen keine Haken auf. Dorsalansicht.

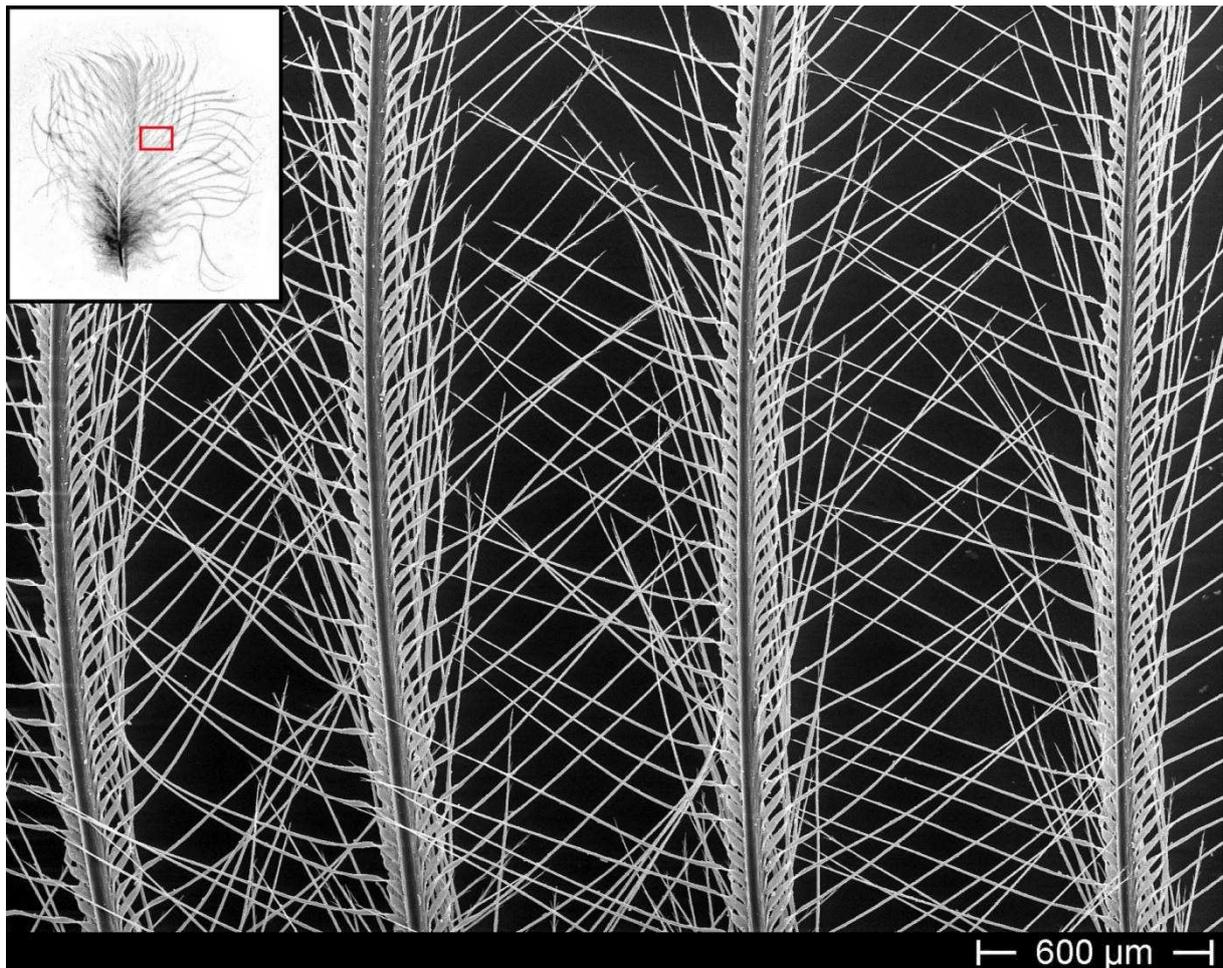


Abb. 28: Rasterelektronenmikroskopisches Bild der Federäste einer Brustfeder des Zwergtauchers. Federäste (vertikal) sind durch die uniformen Strahlen nicht verbunden. Dorsalansicht.

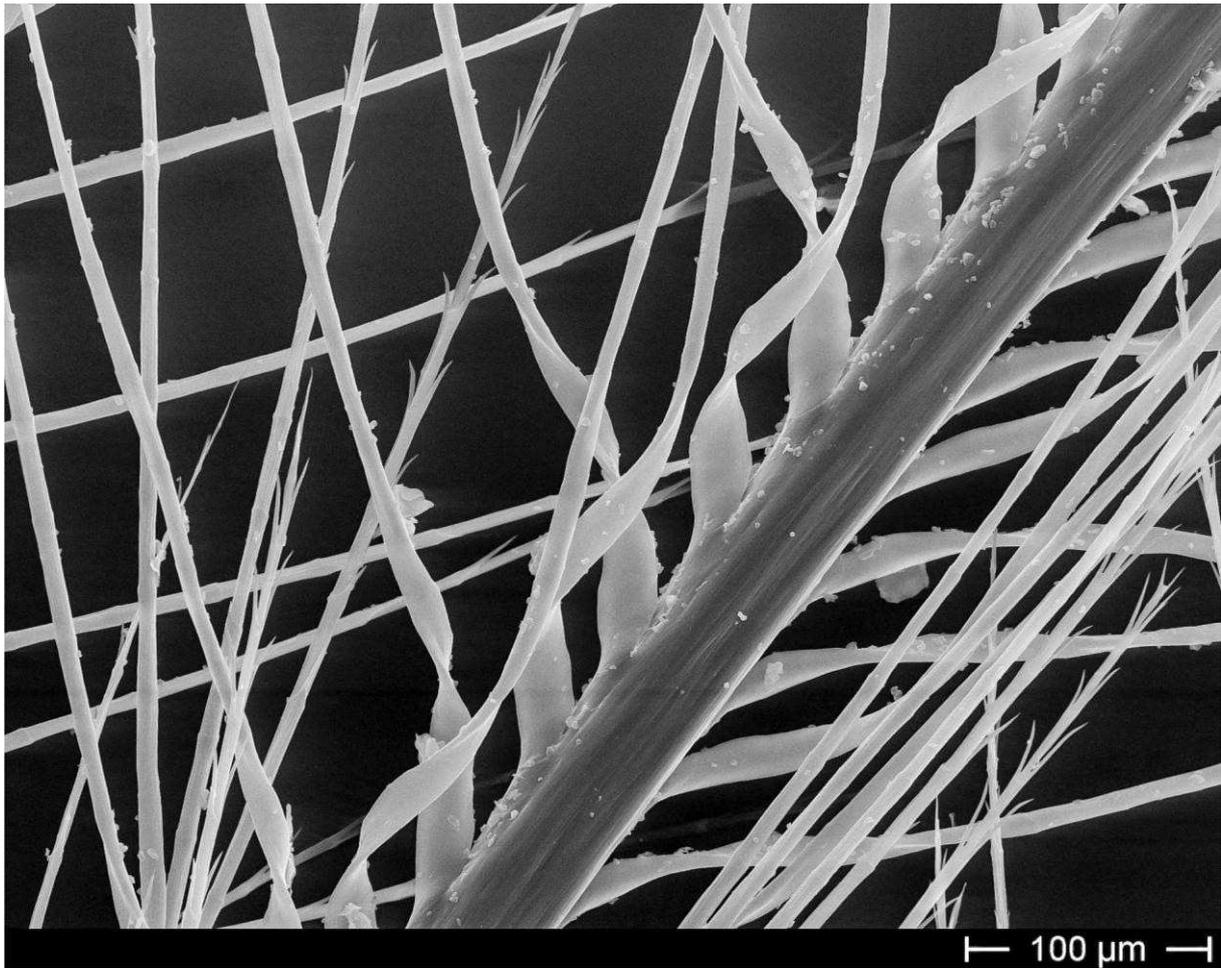


Abb. 29: Rasterelektronenmikroskopisches Bild eines Federasts mit Strahlenansatzstellen einer Zwergtaucher-Brustfeder. Die Basis der Strahlen ist abgeflacht und verdrillt. Ventralansicht.

4. Diskussion

4.1 Pterylographie

Bereits 1840 verglich NITZSCH die Federfluren von Tauben der Gattung *Columba* mit drei Flughuhnarten (*P. coronatus*, *P. exustus*, *P. alchata*). Als Gemeinsamkeiten führt er sehr breite, dichte Flure, eine nackte Bürzeldrüse und das Fehlen von Dunenfedern auf. NITZSCH (1840) betont die Ähnlichkeit der Bauchseite, gibt aber die gleich breite, parallelsichtige Form der Unterflurzüge der Flughühner als Unterscheidungsmerkmal an. Unterschiede in der Federmorphologie werden nicht erwähnt.

Die hier vorgestellte Untersuchung der Unterflure zeigt weitere Unterschiede in der Anzahl, Anordnung und Ausrichtung der Federn. Obwohl das Namaqua-Flughuhn mit einer Körper-Rumpf-Länge (KRL) von 16 cm deutlich kleiner ist als die Ringeltaube (KRL 22,8 cm) weist es in der Unterflur ca. 25% mehr Federn auf. Dabei sind die spezialisierten Federn um den zentralen Federhain in Querreihen angeordnet und auf diesen ausgerichtet, sodass sich die Federn in Körperlängsrichtung wenig überlappen. Diese verminderte Überlagerung ermöglicht dem Flughuhn, im Gegensatz zur Taube, bei einer ähnlicher Unterflurform eine höhere Federanzahl und somit eine gesteigerte Aufnahmefähigkeit von Wasser. In einem Literaturvergleich mit über 118 Arten aus 53 Familien (aus ALDRICH 1956, BERGER & LUNK 1954, BOULTON 1927, CLARK 1893, 1901, 1918, 1945, CLECH 1970, 1992, 1995, DEMAY 1940, FISCHER 1939, 1942, FOSTER 1967, HOLMES 1966, HUMPHREY & CLARK 1961, MCDOWELL 1947, MEWALDT 1958, MILLER 1938, NITZSCH 1840, OHMART 1976, PITELKA 1945, SAMSON 1976, SHUFELDT 1888, VERBEEK 1973, WELTER 1939) konnte keine, mit dem Flughuhn vergleichbare, Pterylographie ermittelt werden, sodass eine Ausbildung dieses einzigartigen Gefiederaufbaus aufgrund einer Optimierung des Wassertransportes wahrscheinlich ist.

4.2 Funktionsmorphologie der Flughuhn-Brustfedern

4.2.1 Variabilität der Federstrukturen

Die vorrangegangenen Untersuchungen an Flughuhnfedern von CADE & MACLEAN (1967), RIJKE (1972) und JOUBERT & MACLEAN (1973) erklären nicht, warum sich die Mikrostrukturen unter Benetzung verändern, noch versuchten sie den Wassertransport innerhalb der Federn funktionsmorphologisch zu beschreiben.

Die vorliegenden Ergebnisse zur Morphologie der Brustfedern im trockenen Zustand stimmen mit der kurzen Beschreibung aus CADE & MACLEAN (1967) und den in JOUBERT & MACLEAN (1973) abgebildeten Strahlen überein. Darüber hinaus wurden Unterschiede in der Anzahl der basalen Windungen der Strahlen bei verschiedenen Flughuhnarten festgestellt, welche auf die Wasseraufnahme wahrscheinlich keine Auswirkungen haben (siehe Teil III). Diese Unterschiede stellen möglicherweise ein phylogenetisches Merkmal dar. So weist das Tibet-Flughuhn, als einziger untersuchter Vertreter der Gattung *Syrrhaptes*, nur eine Windung auf, wobei dies auch auf eine veränderte Lebensweise zurückzuführen sein könnte. Jeweils zwei Windungen weisen das Dreibinden-Flughuhn, Doppelband-Flughuhn und das Lichtenstein-Flughuhn auf, welche zusammen mit den nicht untersuchten Maskenflughuhn und dem Indischen Flughuhn von manchen Autoren (z.B. BOWEN 1930) zur Untergattung *Nyctiperdix* zusammengefasst werden. Bisher liegt jedoch keine Arbeit zur phylogenetischen Systematik der Flughühner vor, sodass die sehr hohe Anzahl von fünf Windungen beim Sandflughuhn phylogenetisch nicht geklärt werden kann. Außerdem lagen mit Ausnahme des Namaqua- und Doppelband-Flughuhns nur sehr wenige Federproben vor, sodass eine Variation dieses Merkmals in anderen Arten nicht ausgeschlossen werden kann.

4.2.2 Interne Federstrukturen

Bei der Untersuchung der internen Morphologie wurden abweichende Ergebnisse zu denen von JOUBERT & MACLEAN (1973) ermittelt. So weisen von JOUBERT & MACLEAN (1973) beschriebene Dünnschnitte des basalen Bereichs der Strahlen einen radiärsymmetrischen Aufbau aus drei Schichten auf: eine äußere Schicht, eine faserhaltige Mittelschicht und einen dunklen Kernbereich. Bei der Untersuchung eigener Dünnschnitte konnte hiervon lediglich die mögliche äußere Schicht wiedergefunden werden, der weitere Aufbau im basalen Bereich weicht jedoch stark ab. Die abgeflachten Strahlen haben im Querschnitt einen nieren- bis halbmondförmigen Aufbau mit zwei unterschiedlich strukturierten Schichten (Abb. 14B). Der von JOUBERT & MACLEAN (1973) beschriebene Aufbau konnte jedoch in den medialen und apikalen Bereichen der Strahlen gefunden werden (Abb. 14A). Hierbei trat ebenfalls ein dunkler Kernbereich auf, dessen Färbung wahrscheinlich durch eingelagerte Melanosomen hervorgerufen wird. Diese wurden jedoch nicht im abgeflachten, spiralisierten Bereich der Strahlen gefunden. Somit besteht die Möglichkeit, dass JOUBERT & MACLEAN (1973) keine Querschnitte des spiralisierten Bereichs der Strahlen untersuchten und es ihnen auch deshalb nicht möglich war eine Struktur zur Erklärung der Entspiralisierung zu finden. Der innere Aufbau des spiralisierten Bereichs der Strahlen wurde ebenfalls rasterelektronenmikroskopisch an Gefrierbruchpräparaten untersucht, wobei jedoch keine Außenschicht nachgewiesen werden konnte (Abb. 15). Die deutlich zu erkennende Außenschicht in den Abbildungen von JOUBERT & MACLEAN (1973) und in eigenen Fotos stellt somit möglicherweise ein Artefakt der lichtmikroskopischen Analyse dar.

4.2.3 Mechanismus der Strukturveränderung

Die Strukturveränderung wird nur bei direkter Benetzung mit Wasser ausgelöst. Bei Vorversuchen innerhalb einer Feuchtekammer bei einer Luftfeuchtigkeit von 98% (mithilfe von Kaliumsulfat eingestellt), sowie bei vollständiger Benetzung der Federn mit Ethanol (100%) zeigten die Strahlen keine Entspiralisierung. Bereits JOUBERT &

MACLEAN (1973) vermuteten, dass Wasser in die Strahlen eindringen muss, um einen Mechanismus zu aktivieren. Der bilateralsymmetrisch, zweischichtige Aufbau der Strahlenbasis lässt die Möglichkeit einer asymmetrischen Quellung zu, welche die Form der Strahlen in Längsrichtung verändert und somit die Torsion aufhebt.

Ähnliche Quellvorgänge, welche zu Formveränderungen führen, sind in der Pflanzenphysiologie als hygroskopische (oder „hydrochastische“) Bewegung vielfach beschrieben worden (SITTE et al. 1998). Hierbei entsteht durch Quellung bzw. Entquellung toter Zellen eine wiederholbare Bewegung, die meist der Verbreitung von Sporen, Pollen oder Samen dient (SITTE et al. 1998). Zwei unterschiedlich angeordnete Zelllagen eines Gewebes mit jeweils vorgegebener Ausdehnungsrichtung (Quellungsanisotropie) bewirken hierbei eine Krümmung oder Torsion der Gesamtstruktur (SITTE et al. 1998). Zum Beispiel öffnen sich bei Austrocknung die Hülsen vieler Leguminosen durch schraubiges Einrollen der Fruchtwand-Hälften (SITTE et al. 1998). Die Teilfrüchte der Reiherschnäbel (*Erodium* sp.) weisen eine sehr große Ähnlichkeit mit den spezialisierten Strahlen der Flughühner auf (Abb. 30, vgl. Abb. 20). Der als Granne bezeichnete Fortsatz der Teilfrüchte ist im trockenen Zustand ebenfalls an der Basis spiralisiert, streckt sich bei Benetzung gerade und drückt somit, bei Vorhandensein eines Widerlagers, die Teilfrüchte in die Erde (SITTE et al. 1998).



Abb. 30: Teilföchte von *Erodium grimum* in trockenem (A) und in feuchtem (B) Zustand (verändert nach SITTE et al. 1998, Abb. 2-299). Die basale Spiralisierung der Granne löst sich bei Benetzung vollständig auf. Ohne Maßstab. Mit freundlicher Genehmigung der Springer-Verlag GmbH.

Der Nachweis einer asymmetrischen Quellung innerhalb des spiralisierten Bereichs der Strahlen wurde durch Atomkraftmikroskopie an eingebetteten Querschnitten erzielt. Die Ergebnisse zeigen bei Benetzung eine starke Quellung der Schicht im konvexen Bereich, wo hingegen sich die Schicht im konkaven Bereich in Ihrem Volumen kaum verändert (Abb. 18D, E). Veränderungen von Quellungseigenschaften durch die vorrangegangene Einbettung der Proben sind nach D. KLOCKE (pers. Mitteilung) nicht zu erwarten, da durch Kontrollversuche an Insektenkutikula (KLOCKE, unveröffentlichte Daten) eine Änderung der Materialeigenschaften durch eindringendes Kunstharz ausgeschlossen werden konnte. Flughühner sind demnach die erste Tiergruppe, in der eine funktionelle, hygroskopische Bewegung nachgewiesen werden konnte.

4.2.4 Keratin

Die Anordnung der Keratinfasern in der konkaven Schicht gibt die Ausdehnungsrichtung der Quellung vor. Die Fasern sind um 90° zu denen der konvexen Schicht versetzt und schräg zur Längsrichtung des Strahls orientiert. Die Fasern der konvexen Schicht sind kürzer und repräsentieren möglicherweise lediglich die Enden der Fasern aus der konkaven Schicht, da Übergänge beider Schichten nachgewiesen werden konnten. Von JOUBERT & MACLEAN (1973) beschriebene Poren auf der Oberfläche der konvexen Seite, welche sie für mögliche Schlüsselstrukturen der Funktionsmorphologie hielten, konnten nicht nachgewiesen werden. Die Oberfläche ist jedoch stark amorph strukturiert (Abb. 17), sodass bei hohem Kontrast im rasterelektronenmikroskopischen Bild dunkle Schatten auftreten, welche mit Poren verwechselt werden können. Die Untersuchungen von DYCK (1973) über die Oberflächen von Federästen und Strahlen verschiedener Vogelarten (ohne Flughühner) geben ebenfalls keine Hinweise auf Poren in den Federnstrukturen.

Die chemischen Interaktionen der Keratinfasern mit dem eindringenden Wasser wurden in dieser Arbeit nicht untersucht. Röntgenbeugungsexperimente von RIJKE (1972) und JOUBERT & MACLEAN (1973) zeigten jedoch, dass bei Benetzung wahrscheinlich eine Strukturveränderung des Keratins auftritt. Bereits der berühmte Chemiker LINUS PAULING erwähnte, dass der Federschaft als die komplexeste natürliche Faserstruktur beschrieben worden ist (in PAULING & COREY 1951). Zwar postulierten FILSHIE & ROGERS bereits 1962 einen Aufbau des Federkeratins aus Mikrofibrillen, jedoch ist bis heute sehr wenige über die gesamte Faserstruktur des Keratins einer Feder bekannt (LINGHAM-SOLIAR et al. 2010). Ebenfalls liegen, mit Ausnahme von RIJKE (1972) und JOUBERT & MACLEAN (1973), keine Untersuchungen zur Hydratisierung von Federkeratin vor, welches jedoch nach FILSHIE & ROGERS (1962) teilweise ähnlich dem α -Keratin aufgebaut ist. Untersuchungen an Wolle (α -Keratin) haben gezeigt, dass Wassermoleküle hauptsächlich an Amino-Gruppen des Keratins binden (Leeder & Watt 1965). DANILATOS & POSTLE (1981) untersuchten die

mechanischen Eigenschaften von Schafwolle bei Benetzung mit Wasser und bei unterschiedlichen Luftfeuchtigkeiten. Sie beschrieben eine größere Wasseraufnahme und eine stärkere Quellung der Keratinfasern bei direkter Benetzung, sodass hierbei, im Gegensatz zu hohen Luftfeuchtigkeiten, unterschiedliche mechanische Eigenschaften auftraten. Diese Ergebnisse können als Anhaltspunkt dienen um die Formveränderung der Federstrahlen bei direkter Benetzung, jedoch nicht bei hohen Luftfeuchtigkeiten, zu erklären. Für weitergehende Aussagen zur Interaktionen von Wasser mit Federkeratin fehlen bisher jedoch grundlegende Forschungsarbeiten.

4.2.5 Selbstorganisation des Randsaums und der Wassertransport

Die funktionsmorphologischen Untersuchungen zeigten erstmals, dass der bei den spezialisierten Flughuhnfedern stark ausgeprägte Randsaum ebenfalls eine wichtige Haltestruktur beim Wassertransport darstellt. Bei der Wasseraufnahme umschließt dieser passiv die Ventralseite der Feder und umhüllt somit den in die Federstruktur eingeschlossenen Wassertropfen (Abb. 21B). Der dunenartige Randsaum übernimmt somit eine Doppelfunktion und dient neben der Isolation im trockenen Zustand (z.B. in kalten Wüstennächten) dem Wassertransport bei Benetzung. Veränderungen der Wasseraufnahmekapazität bei Federn mit abgeschnittenem Randsaum werden in Teil III diskutiert.

Für die Selbstorganisation des Randsaums ist es jedoch wichtig, dass die Federn während der Wasseraufnahme nicht eng aufeinander liegen, sodass eine Entfaltung des Randsaums möglich ist. Durch das Aufstellen des Brustgefieders vor und während der Benetzung mit Wasser (GEORGE 1969) wird dieser Zustand gewährleistet. Eine effektive Wasseraufnahme ist somit auf die gezielte Bewegung der Federn angewiesen, welche durch ein kompliziertes System ungestreifter Federmuskeln bewegt werden (LANGLEY 1903, HOMBERGER & DE SILVA 2000). Nach Aufnahme des Wassers liegt das Gefieder der Flughühner dem Körper wieder an (GEORGE 1969), wobei das Brust- und Bauchgefieder möglicherweise aktiv am Körper gehalten wird. Bereits 1884 beschreibt HELM, dass die Ausprägung von

Federmuskeln an die Lebensweise angepasst ist und bei Vögeln welche ihr Gefieder häufig reinigen auch sehr stark ausgebildet ist. Im Rahmen dieser Arbeit konnten die Federmuskeln der Flughühner nicht untersucht werden, jedoch ist anzunehmen, dass diese durch die Beanspruchung beim Wassertransport besonders ausgeprägt sind.

Im Flug sind von den spezialisierten Brustfedern nur die Spitzen sichtbar, welche durch ihren engmaschigen Aufbau (Abb. 8) das darunter befindliche Wasser vor starker Verdunstung schützen und dem Flughuhn eine aerodynamische Oberfläche verleihen. Vorhergehende Überlegungen, dass das Wasser im relevantem Maße nicht nur in, sondern auch zwischen dem Federfluren im Federhain transportiert wird, konnte aufgrund von Fotos fliegender Tiere ausgeschlossen werden. Die Federflure treten hierbei durch das aufgenommene Wasser hervor, wo hingegen der Federhain deutlich als Einbuchtung zu erkennen ist (Abb. 31), und somit als Wasserspeicher ausgeschlossen werden kann.

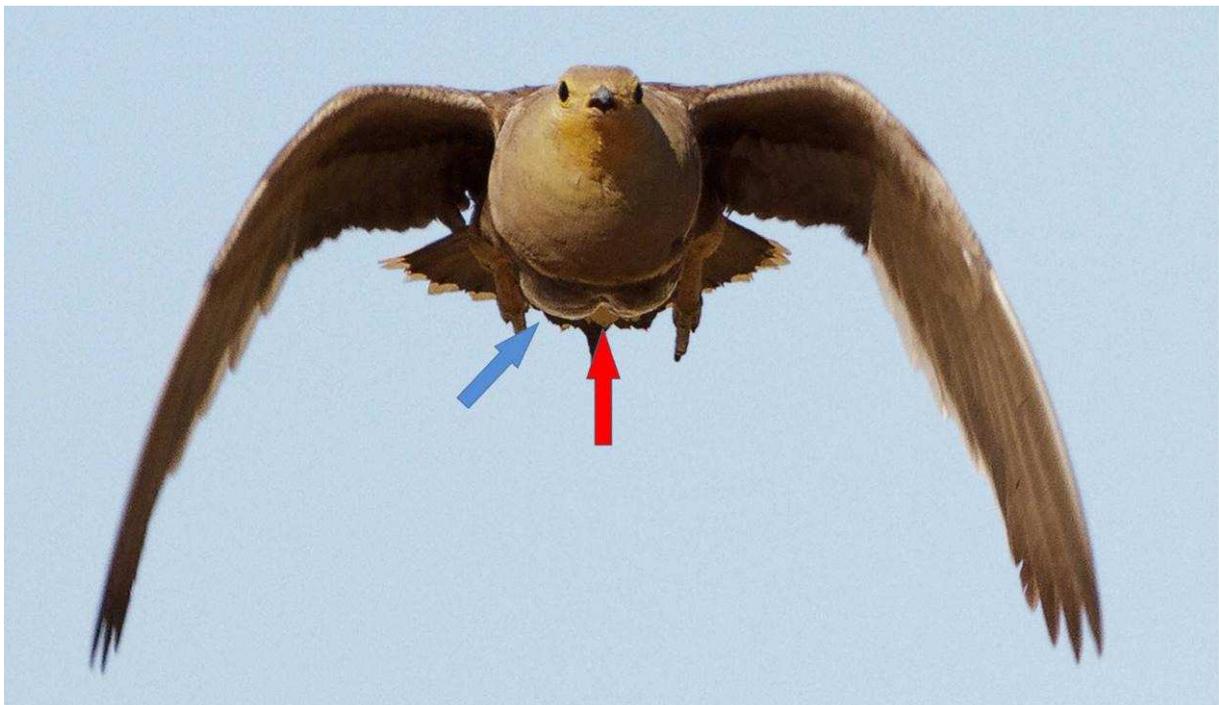


Abb. 31: Männliches Namaqua-Flughuhn mit Wasser gefüllten Brustfedern im Flug. Die hervortretende Federflure (blauer Pfeil) und der als Furche angedeutete Federhain (roter Pfeil) sind deutlich zu erkennen. Mit freundlicher Genehmigung von Hugh Chittenden.

4.2.6 Das Tränken der Jungen und die Trocknung der Federstruktur

Durch die vorliegenden Untersuchungen konnte der letzte Schritt des Wassertransports, das Tränken der Jungen, nicht abgedeckt werden. Strukturen für eine gezielte Abgabe des Wassers sind in der Morphologie der Federn nicht zu erkennen. Flughühner sind jedoch wie Tauben zum Saugtrinken in der Lage (ZWEERS 1982). Diese Form der Flüssigkeitsaufnahme tritt nur in wenigen Vogelfamilien auf und ermöglicht u.a. dem Pirol (*Oriolus oriolus*) Tau- oder Regentropfen von Blättern zu trinken (WASSMANN 1990, 2004). Hierbei ist es den Vögeln durch Unterdruckerzeugung im Schnabel möglich, ohne Nutzung der Schwerkraft zu trinken (ZWEERS 1982, WASSMANN 1990, 2004). Diese Fähigkeit ermöglicht den Flughuhnküken wahrscheinlich das Wasser aus dem durchnässten Gefieder des Männchens heraus zu saugen. Zur Prüfung dieser Hypothese wären Untersuchungen an lebenden Küken notwendig, die im Rahmen dieser Arbeit nicht durchgeführt werden konnten. GEORGE (1969) beschreibt jedoch in Freilandbeobachtungen den Trinkvorgang als ein bis zu 10 Minuten langes, regungsloses verharren der Flughuhnküken vor dem Elterntier, sodass die Wasseraufnahme durch Saugtrinken als gesichert angesehen werden kann. Überschüssiges Wasser entfernt das Männchen nach dem Trinkvorgang durch ein Sandbad (GEORGE 1969).

Die bei der Trocknung sich wieder spiralisierenden Strahlen bilden nun erneut eine zusammenhängende Federfahne. Diese vollständig erneuerbaren Verknüpfungen stellen einen bisher nicht beschriebenen Selbstreparaturmechanismus der spezialisierten Federn dar. Während bei normalen Strukturfedern der Vogel aktiv zerzauste Bereiche mithilfe des Schnabels wieder zusammenführen muss (BEZZEL & PRINZINGER 1990), reicht bei den Brustfedern der Flughühner lediglich eine Benetzung mit anschließender Trocknung der Feder um die Federfahne vollständig wieder herzustellen.

Anzumerken bleibt, dass selbst über 120 Jahre altes Museumsmaterial (z.B. Sandflughuhn, 1877) bei Benetzung die gleichen Strukturveränderungen aufweist

und in keiner Weise von Federn heutiger Aufsammlungen (z.B. Namaqua-Flughuhn, 2011) abweicht. Der hier beschriebene Mechanismus zur Veränderung der Federmorphologie kann somit sehr lange Zeiträume überdauern, was darauf zurückzuführen ist, dass die Feder während Ihrer funktionellen Zeit im Gefieder bereits einen abgestorbenen Körperanhang darstellt.

Die Möglichkeit des Transportes von Flüssigkeiten in einem dreidimensionalen Gitter außerhalb des Körpers ist im Tierreich neben den Flughühnern lediglich bei Weibchen der ölsammelnden Bienen (Centridini) und bei Männchen der Prachtbienen (Euglossini) bekannt. Pflanzenöle werden hierbei zur Ernährung oder als Träger für Duftstoffe mithilfe der Beinbehaarung gesammelt und transportiert (VOGEL 1974, 1986, 1990, DRESSLER 1982, LUNAU 1992). In diesen Fällen bleibt die Transportstruktur jedoch unverändert (L. PASTRIK, pers. Mitteilung), wo hingegen sich Flughuhnfedern in einzigartiger Weise erst dann in eine Transportstruktur verwandeln, wenn sie mit dem zu transportierenden Medium in Kontakt treten.

4.3 Tibet-Flughuhn

Das **Tibet-Flughuhn** stellt durch seine hochmontane Lebensweise eine Sonderform innerhalb der Flughühner dar. Es ist die einzige Flughuhnart bei der noch keine Wasseraufnahme beobachtet worden ist (DE JUANA 1997). Auch der hohe Anteil von Dunenästen legt nahe, dass die Brustfedern hauptsächlich der Isolation dienen. Im Gegensatz zu allen anderen untersuchten Flughuhnarten weist die Morphologie der Brustfedern nur Strahlen mit einer Windung auf, welche jedoch zu keinem effektiven Wassertransport befähigen. Dieser Unterschied in der Mikrostruktur könnte durch einen sekundären Funktionswandel der spezialisierten Federn erklärt werden, der wahrscheinlich auf dem Lebensraumwechsel der Tibet-Flughühner ins Hochgebirge basiert. Durch ständige Verfügbarkeit von Trinkwasser ist der Wassertransport überflüssig, wo hingegen tiefere Temperaturen eine bessere Isolation erforderten. Prinzipiell kann jedoch nicht ausgeschlossen werden, dass das Tibet-Flughuhn einen

ursprünglichen Gefiedertyp aufweist, der sich nicht von Wasser transportierenden Federn ableitet. Unter der Annahme, dass die Flughuhn-Gattungen *Pterocles* sowie *Syrhaptus* monophyletisch sind, ist jedoch eine einmalige Reduktion des Wassertransports wahrscheinlicher, als eine mehrmalige Evolution der dafür notwendigen Strukturen in beiden Gattungen.

4.4 Vergleichsarten

Ringeltauben und Kernbeißer weisen im Brustbereich einfache Strukturfedern auf, die durch Haken- und Bogenstrahlen apikal eine feste Federfahne ausbilden und basal Dunenäste (*Pars plumacea*) aufweisen. Bei Ringeltaubenfedern kann die Federfahne darüber hinaus bei sog. Pelzdunen vollständig fehlen. Die Brustfedern dieser exemplarisch ausgewählten Landvögel dienen der aerodynamischen Formung des Körpers (Federfahne) sowie der Isolation (*Pars plumacea*). Funktionell entsprechen sie den Rückenfedern der Flughühner und sind ähnlich aufgebaut. Aufgrund der näheren Verwandtschaft zeigen Ringeltaubenfedern möglicherweise eine größere Ähnlichkeit zu den Flughühnern als die filigraneren Kernbeißerfedern. Beide Vogelarten zeigen im Aufbau der Strahlen jedoch keine Übereinstimmungen mit den spezialisierten Brustfedern der Flughühner.

Kormorane gehören zu den wenigen Vögeln deren Gefieder, ähnlich dem der Flughühner, regelmäßig durchnässt. Die Benetzbarkeit von Kormoranfedern wurde, wie auch beim nahe verwandten Altwelt-Schlangehalsvogel (*Anhinga melanogaster*), auf die Federstruktur zurückgeführt (RIJKE 1968, RIJKE et al. 1989). Die Annahme, dass diese Tiere mit Körpertemperaturen von ca. 42 °C vollständig durchnässen und trotzdem in arktischen Regionen überwintern können wurde u.a. als „Kormoran-Paradox“ diskutiert (z.B. SCHMID et al. 1995, WILSON & GRÉMILLET 1996, GRÉMILLET et al. 1998, 1999, 2001). Aus dem hieraus abgeleiteten Wärmeverlust wurde allgemein auf einen extrem hohen Nahrungsbedarf geschlossen, welcher wiederum als schädlich für kommerziell genutzte Fischpopulationen angesehen wurde (GRÉMILLET et al. 1998). Erst im Jahr 2005 zeigten GRÉMILLET et al., dass Kormoranfedern durch

einen unterschiedlichen Aufbau der Federfahne nur im Randbereich benetzen. Bei Tauchgängen wird somit der Auftrieb verringert, der Kormoran durchnässt jedoch nicht vollständig und verliert somit auch weniger Körperwärme (GRÉMILLET et al. 2005). Darüber hinaus wurden bei den jetzigen Untersuchungen stark ausgeprägte Reibungsradien dokumentiert, welche die Federlagen eng miteinander verbinden. Dies widerspricht der Hypothese von RIBAK et al. (2005), dass Wasser auch zwischen den Federn ins Gefieder eindringen kann. Kormoranfedern nehmen Wasser nicht aktiv auf, es dringt beim Tauchen wahrscheinlich durch den Wasserdruck in die Strukturen ein (vgl. ELOWSON 1984). Die wasserundurchlässige Federfahne ähnelt der von Ringeltauben, der wasserdurchlässige Randsaum zeigt hingegen keine funktionellen Gemeinsamkeiten mit den spezialisierten Brustfedern der Flughühner. Lappentaucher (Podicipedidae) sind nah mit Flughühnern verwandt (HACKETT et al. 2008) und weisen im trockenen Zustand ebenfalls spiralisierte Strahlen im Brustgefieder auf (vgl. Tafel 16, Abb. 9h in CHANDLER 1916, Renntaucher *Aechmophorus occidentalis*). In der vorliegenden Arbeit wurden Brustfedern von Zwergtauchern untersucht, welche denen des Renntauchers sehr ähneln. Die Strahlen weisen eine einfache bis doppelte Verdrillung auf und entspiralisieren sich bei Benetzung (JOUBERT & MACLEAN 1973, EIGENE DATEN). Im durchnässten Zustand zeigen die Strahlen jedoch keine rechtwinklige Orientierung zur Federfahne wie die der Flughühner, sondern liegen der losen Federfahne in einem flachen Winkel an. Diese Formveränderung wurde anhand von isolierten Strahlen bereits von JOUBERT & MACLEAN (1973) abgebildet. Aufgrund der stark ans Wasser gebundenen Lebensweise aller Lappentaucher (BAUER & GLUTZ VON BLOTZHEIM 1966) ist jedoch eine Nutzung dieser Federstrukturen zum Transport von Wasser sehr unwahrscheinlich und bisher nicht beschrieben worden. Möglicherweise fördern die Federstrukturen jedoch die Wasseraufnahmefähigkeit des Gefieders um bei Tauchgängen den Auftrieb zu verringern. Ähnlich dem Kormoran suchen Zwergtaucher ihre Nahrung (u.a. kleine Fische) hauptsächlich unter Wasser (BAUER & GLUTZ VON BLOTZHEIM 1966), sodass eine gezielte Verringerung des Auftriebs

einen Vorteil darstellen würde. Ebenfalls zeigen schwimmende Zwergtaucher eine deutliche Durchnässung der Körperfedern (Abb. 32). Die von JOUBERT & MACLEAN (1973) als offensichtlich angeführte Erklärung, dass die Strukturveränderung der bereits durchnässten Federn der weiteren Wasserabweisung dient ist unverständlich, da nasse Strukturen nicht wasserabweisend wirken können. Die veränderliche Mikrostruktur des Zwergtauchers ist darüber hinaus für das Verständnis der Evolution des Wassertransports bei Flughühnern wichtig und wird in Teil V diskutiert.



Abb. 32: Adulter Zwergtaucher mit Jungtier und nassem Körpergefieder. Mit freundlicher Genehmigung von Matthias Hendel, Zoo Dresden.

5. Zusammenfassung

Die Pterylographie des Namaqua-Flughuhns und der Ringeltaube wurde beschrieben und in einem Literaturvergleich 116 weiteren Arten gegenübergestellt. Die besondere Anordnung der Brust- und Bauchfedern des Flughuhns wies kaum Ähnlichkeiten zu anderen Arten auf und dient wahrscheinlich der Optimierung des Wassertransports.

Die Morphologie der Brustfedern von neun Flughuhnarten (Namaqua-Flughuhn, Doppelband-Flughuhn, Tüpfelflughuhn, Braunbauchflughuhn, Gelbkehl-Flughuhn, Sandflughuhn, Dreibinden-Flughuhn, Streifenflughuhn, Tibetflughuhn) sowie von vier Vergleichsarten (Ringeltaube, Kernbeißer, Kormoran, Zwergtaucher) wurde beschrieben und miteinander verglichen. Am Beispiel des Namaqua- und Doppelband-Flughuhns wurde die Funktionsmorphologie des Wassertransports erstmals detailliert beschrieben sowie interne Strukturen aufgezeigt, welche eine Strukturveränderung bei Benetzung auslösen. Die Sonderstellung der Lebensweise des Tibet-Flughuhns wurde mit der Federstruktur verglichen. Weitere Erklärungsansätze zur Hydratisierung des Keratins, der Rolle der Federmuskeln beim Wassertransport sowie das Trinken der Jungen aus dem Gefieder wurden diskutiert. Untersuchungen an ebenfalls benetzbaren Kormoranfedern zeigten keine funktionsmorphologischen Übereinstimmungen mit den Brustfedern der Flughühner. Der Zwergtaucher wies eine den Flughühnern sehr ähnliche Mikrostruktur der Brustfedern auf, welche ebenfalls bei Benetzung einer Strukturveränderung unterliegt. Diese Ähnlichkeiten beruhen wahrscheinlich auf der nahen Verwandtschaft beider Taxa und sind nicht auf eine gleiche Funktion des Gefieders zurückzuführen.

Teil II

**Benetzungseigenschaften
der
Flughuhnfedern**

1. Einleitung

Warum Federn im Allgemeinen stark wasserabweisende Eigenschaften aufweisen, ist bis heute noch nicht eindeutig geklärt (YANG et al. 2006). Als Grund wird hierfür entweder das Einfetten des Gefieders mit Bürzeldrüsensekret bzw. Puderdünen angegeben (WEITZEL & LENNERT 1951, BEZZEL & PRINZINGER 1990, BUSCHING 2005), oder die Mikrostruktur der Federn wird ausschließlich für die wasserabweisende Wirkung des Gefieders verantwortlich gemacht (FABRICIUS 1956, RUTSCHKE 1960, KENNEDY 1970, STARK 1982). Ein Zusammenwirken beider Mechanismen wird ebenfalls postuliert (z.B. STUBBS 1910, BORMASHENKO et al. 2007), wobei einige Autoren entweder den Einfluss der strukturellen Parameter (RIJKE 1970, BERGMANN 1987) bzw. des hydrophoben Federmaterials (STEPHENSON & ANDREWS 1997) als dominanter einstufen.

Die Benetzbarkeit von Oberflächen wird durch den Kontaktwinkel angegeben, wonach Winkel unter 90° als hydrophil und über 90° als hydrophob angesehen werden (ZHENG et al. 2004). Materialabhängige Kontaktwinkel können an flachen und chemisch homogenen Oberflächen optisch bestimmt werden (QUÉRÉ 2008). Raue Oberflächen können jedoch durch ihre Strukturierung Kontaktwinkel aufweisen, die von den eigentlichen Materialeigenschaften stark abweichen (ZHENG et al. 2004, QUÉRÉ 2008, BORMASHENKO et al. 2008). Bei Kenntnis der Strukturparameter lassen sich diese jedoch mithilfe der Formeln von CASSIE & BAXTER (1944) bzw. WENZEL (1936) berechnen (ZHENG et al. 2004, BORMASHENKO et al. 2006, 2008).

Mithilfe der Ansätze von CASSIE & BAXTER (1944) wurden bereits die Kontaktwinkel von Federn verschiedener Vogelarten berechnet (siehe RIJKE 1968, 1970, RIJKE et al. 1989, RIJKE & JESSER 2010, 2011), wobei in diesen Fällen der zugrunde liegende Materialkontaktwinkel willkürlich auf 90° festgelegt wurde.

Ziel dieses Kapitels ist es, die materialabhängigen Kontaktwinkel, sowie die strukturellen Parameter der Federn des Flughuhns bzw. der Vergleichsarten zu

ermitteln und daraus die eigentlichen Benetzungseigenschaften zu berechnen. Es wird diskutiert, ob es sich bei der ungewöhnlichen Hydrophilie der Flughuhnfedern um eine spezielle Material- oder Struktureigenschaft bzw. um ein Zusammenwirken beider Komponenten handelt. Hieraus ergeben sich ebenfalls Hinweise zur Erklärung der allgemein stark wasserabweisenden Eigenschaften von Vogelfedern.

2. Material und Methoden

2.1 Material

Zur Bestimmung des materialabhängigen Kontaktwinkels wurden unverzweigte Federäste aus dem apikalen Bereich von Brustfedern verwendet. Die ca. 6-8mm langen Proben wurden einem männlichem Doppelband-Flughuhn (*P. bicinctus*), einem Kormoran (*Phalacrocorax carbo*) und einem Kernbeißer (*Coccothraustes coccothraustes*) entnommen. Die drei Proben des Doppelband-Flughuhns, des Kormorans und des Kernbeißers verblieben unbehandelt. Zusätzliche drei Proben des Kernbeißers wurden, zur Entfernung von möglicherweise vorhandenen Oberflächenfetten, eine Minute mit Aceton getränkt.

Zur Vermessung der Mikrostruktur wurden unbehandelte Brustfedern von Doppelband-Flughuhn, Kormoran (Federfahne & Randsaum), Kernbeißer, Gimpel (*Pyrrhula pyrrhula*), Mauersegler (*Apus apus*) und Nymphensittich (*Nymphicus hollandicus*) verwendet.

Herkunft des Federmaterials bereits erwähnter Arten ist in Teil I. aufgeführt. Die Federproben des Gimpels, Mauerseglers und des Nymphensittichs stammten aus dem Institut für Zoologie der Universität Bonn.

2.2 Methoden

2.2.1 Messung des materialbedingten Kontaktwinkels θ

Mithilfe eines Binokulares (Zeiss Discovery V12 SteREO) mit eingebauter Kamera (AxioCam Icc 3) und einer Bildanalyse Software (AxioVision Release 4.8.1) wurde der durchschnittliche Durchmesser der Federastspitzen (auf 1,5mm Länge) der Brustfedern des Doppelband-Flughuhns, Kormorans und Kernbeißers artspezifisch bestimmt.

Die Messung des materialabhängigen Kontaktwinkels wurde an einem Tensiometer (DCAT 21, DataPhysics Instruments GmbH) am Institut für Textil- und

Verfahrenstechnik Denkendorf durchgeführt. Bei diesem Verfahren wurde der materialabhängige Kontaktwinkel aus Kapillarkräften ermittelt, die während des Eintauchens einer Probe in destilliertes Wasser auftreten. Hierzu wurde eine Federastspitze auf eine Probenhalterung geklebt, welche sich während des Messvorgangs selbständig ins Wasser hinein bewegt. Die Eintauchtiefe wurde vorher auf 1,5mm festgelegt und der artspezifische Durchmesser der Proben in das Messprogramm eingefügt. Nach erfolgter Messung wurde der berechnete Kontaktwinkel ausgegeben. Zu jeder Probenart (je drei Federäste) wurden 13-17 Messungen durchgeführt.

Die Ergebnisse wurden statistisch mit OpenOffice Calc 3.3 ausgewertet und mit Microsoft Excel 2010 grafisch dargestellt.

2.2.2 Messung und Berechnung der Strukturparameter

Die Mikrostrukturen der Brustfedern aller untersuchten Arten wurden mithilfe eines Binokulares (s.o) mit eingebauter Kamera (s.o.) fotografiert und mit der Bildanalyse Software AxioVision (s.o.) sowie ImageJ 1.42 (<http://rsb.info.nih.gov/ij/>) vermessen. Hierbei wurden nach RIJKE (1970) der Durchmesser der Federäste ($2r$) sowie ihr Abstand zueinander ($2d$) aufgenommen (Abb. 33B). Zusätzlich wurden bei den Flughuhnfedern die Höhe (h) der Federäste gemessen. Zum Vergleich der strukturbedingten Benetzungseigenschaften von Vogelfedern wurde die von RIJKE (1970) eingeführte Formel $[(r+d)/r]$ verwendet.

Für die Berechnung des Rauigkeitskoeffizient (r') der Federstrukturen der Flughühner wurde die reelle Oberfläche einer willkürlich gewählten Flächengröße durch ihre geometrisch projizierte Oberfläche geteilt. Die reelle Oberfläche wurde näherungsweise aus den Strukturdaten der Federäste ($2r$, $2d$, h) berechnet, in welcher die Federstrahlen nicht berücksichtigt wurden.

2.2.3 Berechnung des eigentlichen Kontaktwinkels θ_A

Aus den Ergebnissen des materialabhängigen Kontaktwinkels (θ) und der Strukturparameter wurde mithilfe der Formeln von CASSIE & BAXTER (1944) (1a), bzw. von WENZEL (1936) (2a) der eigentliche Kontaktwinkel (θ_A) berechnet. Wie auch bei RIJKE (1970) wurde bei hydrophoben Federstrukturen die Formel von CASSIE & BAXTER (1944) angewendet, da hierbei eine heterogene Benetzung auftrat und Luftpolster zwischen den Federästen verblieben (Abb. 33A). Anzumerken bleibt, dass die in RIJKE (1970) verwendete, vereinfachte Form der CASSIE & BAXTER-Berechnungen nicht angewendet wurde, da diese nicht für Materialkontaktwinkel über 90° genutzt werden kann.

Für die Berechnung des eigentlichen Kontaktwinkels der Flughuhnfedern wurde die Formel von WENZEL (1936) genutzt, da hier eine homogene Benetzung (ohne Luftpolster) einer strukturierten Oberfläche vorlag (Abb. 33B).

1) Formel nach CASSIE & BAXTER (1944)

$$a) \quad \cos \theta_A = f_s \cos \theta - f_a$$

$$b) \quad f_s = ((\pi r / (r + d)) (1 - \theta_A / 180^\circ))$$

$$c) \quad f_a = 1 - r \sin \theta / (r + d)$$

θ = materialabhängigen Kontaktwinkels; r = halber Durchmesser eines Federastes; d = halber Abstand zwischen zwei Federästen (nach RIJKE 1970).

2) Formel nach WENZEL (1936)

$$a) \quad \cos \theta_A = r' \cos \theta$$

r' = Rauigkeitskoeffizient, welcher das Verhältnis der reellen Oberfläche zur geometrisch projizierten Oberfläche angibt.

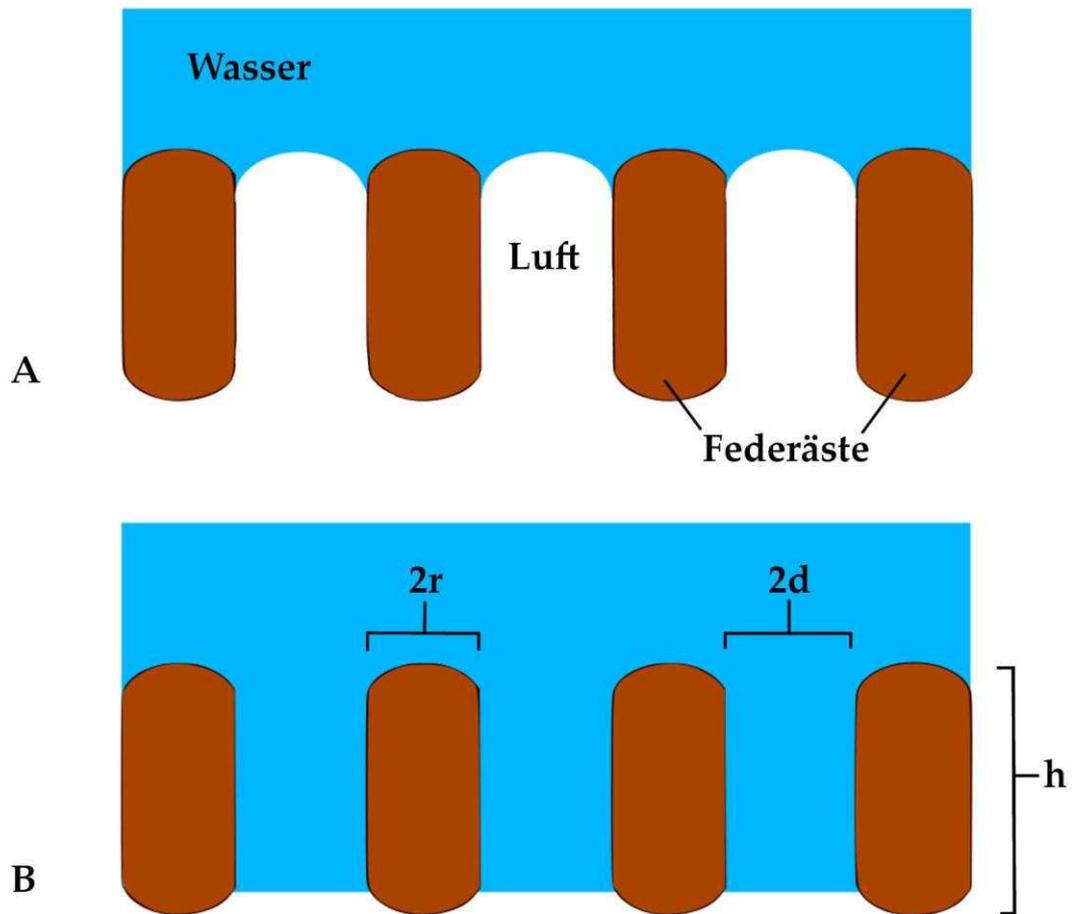


Abb. 33: Schematische Querschnitte durch Federäste (Strahlen nicht dargestellt) zweier Federfahnen mit unterschiedlichen Benetzungseigenschaften. **A)** Heterogene Benetzung mit Luftpolstern zwischen den Federästen (nach CASSIE & BAXTER 1944), sowie **B)** homogene Benetzung (nach WENZEL 1936). Messstrecken $2r$, $2d$ und h in **B)** eingezeichnet.

3. Ergebnisse

3.1 Materialbedingter Kontaktwinkel

Der durchschnittliche Durchmesser der Federastspitzen (auf 1,5mm Länge) der Brustfedern betrug beim männlichem Doppelband-Flughuhn $31,2\mu\text{m}$ ($n=9$), beim Kormoran $70,2\mu\text{m}$ ($n=12$) und beim Kernbeißer $29,4\mu\text{m}$ ($n=12$). Diese Ergebnisse wurden für die Probenspezifikationen der Tensiometer-Messungen benötigt.

Mit einem durchschnittlichen Kontaktwinkel von $83,6^\circ$ ($n=13$) ist die Flughuhnfeder als hydrophil anzusehen. Die Kormoranfeder ($92,8^\circ$, $n=13$), die unbehandelte Kernbeißerfeder ($96,5^\circ$, $n=14$), sowie die mit Aceton behandelte Kernbeißerfeder ($94,5^\circ$, $n=17$) sind hydrophob (Abb. 34). Der Unterschied zwischen den Messungen der Flughuhnfeder und der Kormoranfeder ist signifikant (Zweiseitiger t-Test, $p < 0,05$), zwischen der Flughuhnfeder und der naturbelassenen, sowie der mit Aceton behandelten Kernbeißerfeder hochsignifikant (Zweiseitiger t-Test, $p < 0,01$). Die Kormoranfeder, sowie die naturbelassene und die behandelte Kernbeißerfeder zeigen untereinander keine signifikanten Unterschiede.

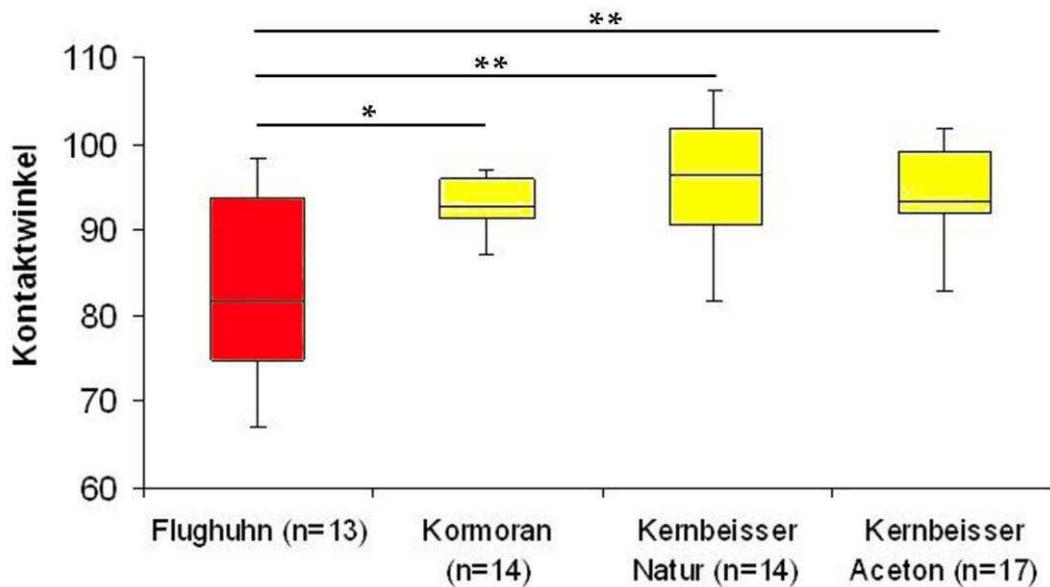


Abb. 34: Materialbedingte Kontaktwinkel der Brustfedern des Doppelband-Flughuhns, Kormorans und Kernbeißers (Natur & Aceton behandelt). Zweiseitiger t-Test (unterschiedliche Varianz) * = $p < 0,05$, ** = $p < 0,01$.

3.2 Strukturparameter

Durchschnittswerte ($n=15$, wenn nicht anders angegeben) der Durchmesser der Federäste ($2r$), des Abstand zwischen den Federästen ($2d$), der hieraus berechneten $(r+d)/r$ -Werte (nach RIJKE 1970) sowie die Höhe der Federäste der Flughühner (h) sind in Tabelle 2. angegeben.

Tab. 2: Strukturparameter der unterschiedlichen Brustfedern nach RIJKE (1970).

Probenart	2r	2d	(r+d)/r	h
Kormoran (Federfahne)	37,4µm	238,1µm	7,4	
Kormoran (Randsaum)	33,1µm	352,3µm	11,7	
Kernbeißer	24,9µm	257µm	11,3	
Gimpel	21,4µm	240,8µm	12,2	
Nymphensittich	23,3µm	231,8µm	11	
Mauersegler	19,1µm	227,3µm	12,9	
Doppelband- Flughuhn	17,1µm (n=8)	240µm (n=10)	15	107µm (n=13)

Zur Bestimmung des Rauigkeitskoeffizienten (r') wurde die reelle Oberfläche einer willkürlich gewählten Flächengröße (= projizierte Flächengröße) näherungsweise mithilfe der Strukturparameter (**2r**, **2d**, **h**) bestimmt (Tabelle 3).

Tab. 3: Grundlagen und Berechnung des Rauigkeitskoeffizienten (r').

Projizierte Flächengröße	385.650µm ²
Reelle Oberfläche	706.650µm ²
$r' = \text{reelle Oberfläche} / \text{projizierte Flächengröße}$	1,83

3.3 Eigentlicher Kontaktwinkel

Aus dem materialbedingten Kontaktwinkel und den Strukturparametern wurde der eigentliche Kontaktwinkel für das Doppelband-Flughuhn, den Kormoran (Federfahne & Randsaum) sowie für den Kernbeißer (Natur & Aceton) mithilfe der Formeln von CASSIE & BAXTER (1944) bzw. WENZEL (1936) ermittelt (Tabelle 4).

Tab. 4: Materialbedingter/eigentlicher Kontaktwinkel sowie Benetzungseigenschaft von Brustfedern der Vergleichsarten (nach CASSIE & BAXTER 1944) und des Doppelband-Flughuhns (nach WENZEL 1936).

Probenart	Materialbedingter Kontaktwinkel θ	Eigentlicher Kontaktwinkel θ_A	Benetzungseigenschaft
Ergebnisse der Berechnungen nach CASSIE & BAXTER (1944)			
Kormoran (Federfahne)	92,8°	151°	hydrophob
Kormoran (Randsaum)	92,8°	150,6°	hydrophob
Kernbeißer (Natur)	96,5°	157,9°	hydrophob
Kernbeißer (Aceton)	94,5°	157,3°	hydrophob
Ergebnis der Berechnungen nach WENZEL (1936)			
Doppelband- Flughuhn	83,6°	78,2°	hydrophil

4 Diskussion

4.1 Kontaktwinkelmessung

Kontaktwinkel können mithilfe eines Wassertropfens optisch durch ein Goniometer bestimmt werden (z.B. BARTHLOTT & NEINHUIS 1997, BORMASHENKO et al. 2007). Dies ist jedoch nur an flachen und chemisch homogenen Oberflächen möglich (MARMUR 2006, QUÉRÉ 2008). Der materialbedingte Kontaktwinkel unebener Flächen wird dagegen von der Struktur beeinflusst, wobei hydrophile/hydrophobe Oberflächen hierbei noch hydrophiler/hydrophober werden (HERMINGHAUS 2000). COMANNS et al. (2011) konnten zeigen, dass die unstrukturierte Unterseite einer Schuppe der wassersammelnden Texanischen Krötenechse (*Phrynosoma cornutum*) Kontaktwinkel von 60-70° aufwies, wo hingegen die strukturierte Oberseite Kontaktwinkel von unter 10° besaß. Da Vogelfedern, wie Reptilienschuppen, ebenfalls aus β -Keratin bestehen, war eine Beeinflussung des Kontaktwinkels durch die Struktur anzunehmen, jedoch eine optische Bestimmung nicht möglich.

Mithilfe eines Tensiometers konnte der materialbedingte Kontaktwinkel an Federn durch Adhäsionskräfte jedoch direkt ermittelt werden. Diese Methode ist für die Bestimmung von Benetzungseigenschaften textiler Fasern etabliert (HOFMANN 2002). Aufgrund des sehr aufwändigen Messverfahrens konnten nur wenige Proben verschiedener Vogelarten miteinander verglichen werden.

4.2 Morphologie und Benetzung bei Federn

4.2.1 Strukturelle Unterschiede

RIJKE (1970) geht davon aus, dass die strukturellen Parameter der Federn hauptsächlich, aber nicht ausschließlich, für die Benetzungseigenschaften verantwortlich sind. Um die Federstrukturen vergleichbar zu machen berechnete er für Brustfedern verschiedener Vogelarten einen Kennwert aus der Formel $(r+d)/r$.

Nach RIJKE (1970, 1987) spiegeln die $(r+d)/r$ -Werte direkt die Benetzungseigenschaften der Federn wieder, wobei Werte um 5-6 (z.B. bei Anatidae)

auf eine sehr gute Wasserabweisung hindeuten. Neben der Fähigkeit der Wasserabweisung unterscheidet RIJKE (1970) noch die Wasserdichtigkeit bei aquatischen Vögeln, welche ihr Optimum bei $(r+d)/r$ -Werten zwischen 4-6 erreichen sollen. Landvögeln mit hohen Werten um 6-11 sind nach RIJKE (1970) lediglich auf eine erhöhte Wasserabweisung evolviert, da sie durch ihre Lebensweise keinem Wasserdruck ausgesetzt sind. ELOWSON (1984) kritisiert RIJKES-Ansatz, da die $(r+d)/r$ -Werte auch in Gruppen von Wasservögeln stark variieren und die vorausgesagten Benetzungseigenschaften im Experiment teilweise nicht nachvollzogen werden konnten.

Die $(r+d)/r$ -Werte der untersuchten Landvögel (Kernbeißer, Gimpel, Nymphensittich & Mauersegler) von 11-12,9 stimmen weitgehend mit der Beschreibung von RIJKE (1970) überein und würden daher wahrscheinlich keine hohe Wasserdichtigkeit aufweisen. Mit einem ähnlichen Wert von 11,7 trifft dies auch auf den Randsaum der Kormoranfeder zu. Dieser kann somit, auch aufgrund der unverhakten Strahlen, leicht von Wasser durchdrungen werden, jedoch durch seine starken wasserabweisende Eigenschaften an Land schnell wieder trockenen. Die Federfahne des Kormorans liegt dagegen mit 7,4 und stark verhakten Strahlen nah am Optimum der Wasserdichtigkeit. Der $(r+d)/r$ -Wert der Flughuhnfeder ist mit 15 deutlich höher als alle von RIJKE (1970) berechneten Werte aus 45 Vogelarten. Dies unterstreicht die strukturelle Sonderstellung der Flughuhn-Brustfedern und weist, wie bei den Landvögeln, auf eine sehr geringe Wasserdichtigkeit hin, welche für eine gute Wasseraufnahme obligatorisch ist.

Aufgrund einer hohen Variabilität und der Nichtberücksichtigung des Materialkontaktwinkels ist die Kritik von ELOWSON (1984) an RIJKES $(r+d)/r$ -Werten gerechtfertigt, jedoch geben diese einen erste Hinweise auf Benetzungseigenschaften von Federn, welche aber experimentell überprüft werden müssen.

4.2.2 CASSIE & BAXTER-Modell

Das Benetzungsmodell für poröse Oberflächen von CASSIE & BAXTER (1944) wurde von RIJKE (1968) auf Federstrukturen übertragen und in zahlreichen weiteren Publikationen (RIJKE 1970, RIJKE et al. 1989, RIJKE & JESSER 2010, 2011) angewendet. RIJKES Ansatz wurde von ELOWSON (1984, 1987) u.a. mit der Begründung kritisiert, dass die chemischen Eigenschaften der Oberfläche (materialbedingter Kontaktwinkel) einen größeren Einfluss auf die Benetzung aufweisen als die Federstruktur und, dass das Modell von CASSIE & BAXTER (1944) nicht auf Federn übertragbar ist. Neuere Studien von BORMASHENKO et al. (2007, 2008) konnten jedoch das Benetzungsregime von CASSIE & BAXTER (1944) in Federn eindeutig nachweisen. RIJKE (1970) hatte jedoch nicht den materialbedingten Kontaktwinkel einer Feder bestimmt, sondern für alle Berechnungen einen Wert von 90° verwendete. In der vorliegenden Arbeit wurde der materialbedingte Kontaktwinkel einer Feder nun mithilfe eines Tensiometers gemessen und in die Berechnungen eingefügt, sodass die Methode von RIJKE (1968) deutlich verfeinert werden konnte.

Der Randsaum sowie die Federfahne des Kormorans besitzen den gleichen Materialkontaktwinkel ($92,8^\circ$) und unterscheiden sich lediglich in ihrer Struktur. Der hieraus errechnete eigentliche Kontaktwinkel (θ_A) zeigt nur minimale Unterschiede ($150,6^\circ$ bzw. 151°) und beschreibt die hohe Hydrophobie der gesamten Kormoranfeder. Bei der Kernbeißer-Feder wurde dagegen unter gleichbleibender Struktur, durch eine Aceton-Behandlung, der Materialkontaktwinkel verändert ($96,5^\circ$ bzw. $94,5^\circ$). Hierbei unterschied sich der berechnete eigentliche Kontaktwinkel ebenfalls kaum ($157,9^\circ$ bzw. $157,3^\circ$).

Diese Ergebnisse zeigen, dass die Struktur den eigentlichen Kontaktwinkel gegenüber dem Kontaktwinkel des Federmaterials deutlich erhöht. Kleinere Veränderungen in jeweils nur einem Parameter wirken sich kaum auf den eigentlichen Kontaktwinkel aus. Für die vorliegende Benetzungsart ist jedoch ein Materialkontaktwinkel von mindestens 90° erforderlich, wobei die Hydrophobie durch die allgemeine Federstruktur in jedem Fall stark erhöht wird. Um ein stark

wasserabweisendes Gefieder zu erhalten ist ein Vogel somit nicht gezwungen den Materialkontaktwinkel seiner Federn (z.B. durch Einfetten) deutlich zu erhöhen, solange dieser bereits hydrophob ist.

4.2.3 WENZEL-Model

Durch den einzigartig hydrophilen Materialkontaktwinkel und dem Fehlen von Luftpolstern bei Benetzung kann das Modell von CASSIE & BAXTER (1944) in Bezug auf die Flughuhnfedern nicht angewendet werden. HERMINGHAUS (2000) beschreibt, dass durch Strukturierung einer hydrophilen Oberfläche diese noch hydrophiler wird. Demnach wurde untersucht, wie stark der hydrophile Materialkontaktwinkel durch die Struktur noch weiter herabgesetzt wird. Um diese Absenkung abzuschätzen wurde das Benetzungsmodell von WENZEL (1936) für raue Oberflächen verwendet und die Feder als Oberfläche betrachtet.

Bei einem Materialkontaktwinkel von $83,6^\circ$, wurde durch die Berechnung ein eigentlicher Kontaktwinkel von $78,2^\circ$ bestimmt. Diese relativ geringe Reduktion kann damit erklärt werden, dass die Oberfläche der Strahlen bei der Bestimmung der reellen Oberfläche vernachlässigt wurden. Das Ergebnis ist jedoch als Maximalwert anzusehen, da durch eine feinere Strukturierung der eigentliche Kontaktwinkel noch weiter herabgesetzt wird. Ein deutlicher Einfluss der von RIJKE (1970) verwendeten Strukturparameter (Durchmesser und Abstand der Federäste) kann hierbei jedoch ausgeschlossen werden, da diese die reelle Oberfläche kaum verändern.

4.3 Weitere strukturelle Einflüsse

4.3.1 Ausrichtung der Federstrahlen

Nach KENNEDY (1970) übt die Ausrichtung der distalen Strahlen einen großen Einfluss auf die wasserabweisenden Eigenschaften einer Feder aus. Hiernach zeigen Federn deren distale Strahlen zur Rachis hin ausgerichtet sind einen besseren Abperleffekt auf, als Federn deren Strahlen parallel zur Rachis, bzw. zum Federrand weisen.

Die mit den Flughühnern eng verwandte Ringeltaube besitzt Strahlen, die mit ca. 30° auf die Rachis ausgerichtet sind. Die Strahlen der Flughühner weisen hingegen zum Federrand hin und können somit nicht, wie nach KENNEDY (1970) postuliert, Wasser gerichtet zur Federspitze hin ableiten. Da die Strahlen hierbei durch die Federfahne verlaufen, leiten diese möglicherweise das Wasser gezielt durch die Feder. Diese Annahmen ließen sich im Rahmen dieser Arbeit jedoch nicht überprüfen. Ebenfalls sind die Strahlen der Flughühner an ihrer Basis stark spiralisiert, sodass es nicht möglich war einen klaren Winkel zu bestimmen. Die hydrophilen Eigenschaften der Flughuhnfeder verbieten darüber hinaus eine direkte Übertragung des Modells von KENNEDY (1970), da keine hydrophoben Abperleffekte zu erwarten sind.

4.3.2 Hierarchische Strukturierung

BORMASHENKO et al. (2007) postulierten, dass die starke Wasserabweisung von Federn durch das CASSIE & BAXTER-Modell insbesondere auf ihre, aus zwei Größenebenen bestehende, hierarchische Struktur zurückzuführen ist. Dieser von ihnen als „two-scaled structure“ beschriebener Aufbau besteht aus großen sowie kleinen Elementen (Federäste & Strahlen).

Dieser Aufbau fand sich, aufgrund einer allgemein ähnlichen Federstruktur, bei allen untersuchten Arten. Die Flughuhnfedern zeigten hierbei die geringsten Unterschiede in der Breite der Äste und Strahlen, sodass diese Federstruktur hiernach zumindest nicht auf eine starke Wasserabweisung optimiert ist. BORMASHENKO et al. (2007) quantifizieren in ihrer Arbeit jedoch weder den Effekt der „two-scaled structure“, noch definieren sie ein Maß für den Grad der Hierarchie um ggf. unterschiedliche Federn miteinander zu vergleichen. Im Rahmen dieser Arbeit wurden die Ansätze von BORMASHENKO et al. (2007) nicht weiter verfolgt, da diese für die hydrophile Flughuhnfeder nicht relevant sind.

5. Zusammenfassung

Die Benetzungseigenschaften von Vogelfedern wurden von vielen Autoren entweder mit den Oberflächeneigenschaften des Materials oder durch Strukturparameter erklärt. Die von RIJKE (1970) postulierten $(r+d)/r$ -Werte können nur eingeschränkt zur Bestimmung der Benetzungseigenschaften verwendet werden, da u.a. die Eigenschaften des Federmaterials fehlen. Die Werte sind jedoch ein gutes Maß für die Wasserdichtigkeit von Federn.

Durch direkte Bestimmung des materialabhängigen Kontaktwinkels konnten die Berechnungen zur eigentlichen Benetzbarkeit hydrophober Federn (nach RIJKE 1970, CASSIE & BAXTER 1944) entscheidend verfeinert werden. Hierbei wurde gezeigt, dass die Oberflächeneigenschaften des Federmaterials und die Federstruktur für die allgemein starke Wasserabweisung verantwortlich sind. Darüber hinaus muss der Materialkontaktwinkel einen hydrophoben Wert (über 90°) aufweisen, um eine wasserabweisende Benetzungsart zu garantieren, jedoch übt dieser keinen größeren Einfluss auf den eigentlichen Kontaktwinkel aus. Die allgemeine Federstruktur erhöht den materialabhängigen Kontaktwinkel sehr stark (über 50°), wobei große Unterschiede in der Morphologie (z.B. Kormoran & Kernbeißer) die Steigerung nur geringfügig (ca. 6°) verändert. Für die gute Benetzbarkeit der Flughuhnfedern ist der hydrophile Kontaktwinkel des Federmaterials verantwortlich. Die Struktur der Feder verringert darüber hinaus den Kontaktwinkel. Änderungen in den von RIJKE (1970) definierten Strukturparametern sind jedoch für die Hydrophobie nicht entscheidend, da diese die reelle Oberfläche kaum verändert. Die Morphologie der Flughuhnfeder ist jedoch für die Wasseraufnahme durch eine geringe Dichtigkeit optimiert.

Zusätzlich wurde gezeigt, dass weitere Ansätze zur Bestimmung der wasserabweisenden Eigenschaften von Federn (siehe KENNEDY 1970, BORMASHENKO et al. 2007) nicht auf Flughuhnfedern angewendet werden können.

Teil III

**Aufnahmekapazitäten
der
Flughuhnfedern**

1. Einleitung

Bereits CADE & MACLEAN (1967) beschrieben eine sehr hohe Wasseraufnahmekapazität der spezialisierten Flughuhnfedern im Vergleich zu anderen Vogelarten. Als vorläufiges Ergebnis zeigten CADE & MACLEAN (1967), dass Brustfedern des Namaqua-Flughuhns (♂) fast doppelt so viel Wasser speichern können wie ein synthetischer Schwamm, oder ein Papierhandtuch. THOMAS & ROBIN (1977) erweiterten die Benetzungsversuche von CADE & MACLEAN (1967) um Federn weiterer Flughuhnarten und postulierten für Federn allgemein eine Sättigungsfunktion nach der Michaelis-Menten-Theorie.

Ziel des hier vorgestellten Kapitels ist es die Aufnahmekapazitäten der Brustfedern von Flughühnern, Vergleichsarten sowie von technischen Materialien zu bestimmen. Durch die Bestimmung der zeitabhängigen Wasseraufnahme soll das Sättigungsverhalten der Federn und technischen Materialien untereinander verglichen werden. Auch wird die Aufnahmekapazität von Flughuhnfedern ohne Randsaum, sowie im Verbund bestimmt, um zu prüfen, wie groß der Einfluss des Federrandes auf die Aufnahmekapazität ist, bzw. ob Wasser auch zwischen den Federn in größerem Maße gespeichert wird.

Ebenfalls soll geprüft werden, ob Flughuhnfedern tatsächlich, wie von CADE & MACLEAN (1967) postuliert wurde, eine deutlich höhere Effizienz bei der Speicherung von Wasser aufweisen als heute verwendete Materialien. Die Aufnahmekapazität ist hierbei entscheidend für den zu erwartenden Nutzen der Umsetzung des biologischen Vorbilds in neue technische Strukturen.

2. Material und Methoden

2.1 Material

Zur Bestimmung der Aufnahmekapazitäten wurden Brustfedern von Männchen des Namaqua- sowie des Doppelband-Flughuhns verwendet. Als Vergleichsarten wurden Buchfink (*Fringilla coelebs*), Kanarienvogel (*Serinus serinus* forma *domestica*), Haussperling (*Passer domesticus*), Goldammer (*Emberiza citrinella*), Gimpel, Kernbeißer, Buntspecht (*Dendrocopus major*) und Nymphensittich ausgewählt.

Als technische Vergleichsmaterialien wurden ein Schaumstoff-Schwamm mit Scheuervlies (Topfreiniger-Optiwisch, B&S Haushaltswaren GmbH), eine Naturfaser-Viskose (Schwammtücher-Optiwisch 18x20cm, SPONTEX) sowie ein reißfestes Papiervlies (Tischset 24x40cm, Motel One) verwendet.

Herkunft des Federmaterials bereits erwähnter Arten ist in Teil I. und Teil II. aufgeführt. Die Brustfedern von Buchfink, Kanarienvogel, Haussperling und Buntspecht stammten aus dem Institut für Zoologie der Universität Bonn. Die Federproben der Goldammer wurden einem Exemplar aus dem Institut für Nutzpflanzenwissenschaften und Ressourcenschutz - Abteilung Tierökologie (Universität Bonn) entnommen.

2.2 Methoden

Die Bestimmung der Aufnahmekapazität von Wasser wurde nach THOMAS & ROBIN (1977) durchgeführt. Hierbei wurden die Federn bzw. technischen Materialien nach Bestimmung ihres Trockengewichts, jeweils für 15s, 30s, 60s, 120s und 240s auf eine Wasseroberfläche (Aqua dest.) aufgebracht. Am Ende jedes Zeitintervalls wurden die Federn (ohne Tropfenbildung) entnommen, mit einer digitalen Feinwaage (KERN AEJ 220-4M) gewogen und bis zur nächsten Messung wieder zurückgelegt. Entgegen THOMAS & ROBIN (1977) wurden die Federn hierbei mit ihrer Dorsalseite auf die Wasseroberfläche aufgebracht, da aufgrund der sehr unterschiedlichen

Federkrümmung keine einheitliche Benetzung der Ventralseite möglich war. Ebenfalls steht im lebenden Vogel die Oberseite der Federn mit der Umwelt in Kontakt, sodass diese für die Untersuchung aussagekräftiger ist. Nach Bestimmung der Wasseraufnahme nach 240s wurden die Proben vollständig unter Wasser gedrückt und ggf. verbleibende Luftblasen mechanisch entfernt, sodass das Gewicht nach einer Totalbenetzung gemessen werden konnte.

Zusätzlich wurde bei zehn Federn des Namaqua-Flughuhns vor der Bestimmung der Aufnahmekapazität der Randsaum entfernt.

Auch die Wasseraufnahmekapazität von Flughuhnfedern (*P. bicinctus*) im Verbund wurde bestimmt. Hierzu wurden 19 Einzelfedern in natürlicher Orientierung auf einer Plexiglasscheibe (2cm x 1,5cm x 3mm) befestigt (Abb. 35). Die Federspitzen wurden hierzu in fünf Reihen, mit einem Abstand von jeweils 2mm, in Bohrlöcher ($\varnothing=0,4\text{mm}$) gesteckt. Die parallel angeordneten Reihen hatten ebenfalls einen Abstand von 2mm und bildeten zueinander versetzt eine sechseckige Grundfläche (48mm^2). Die Aufnahmekapazität des Federverbunds wurde durch Tränken in Aqua dest. bestimmt, wobei durch ruckartige Eintauch-Bewegungen die natürliche Wasseraufnahme nachgeahmt wurde. Die Ergebnisse wurden (nach 60s) mit der summierten Aufnahmekapazität der Einzelfedern verglichen.

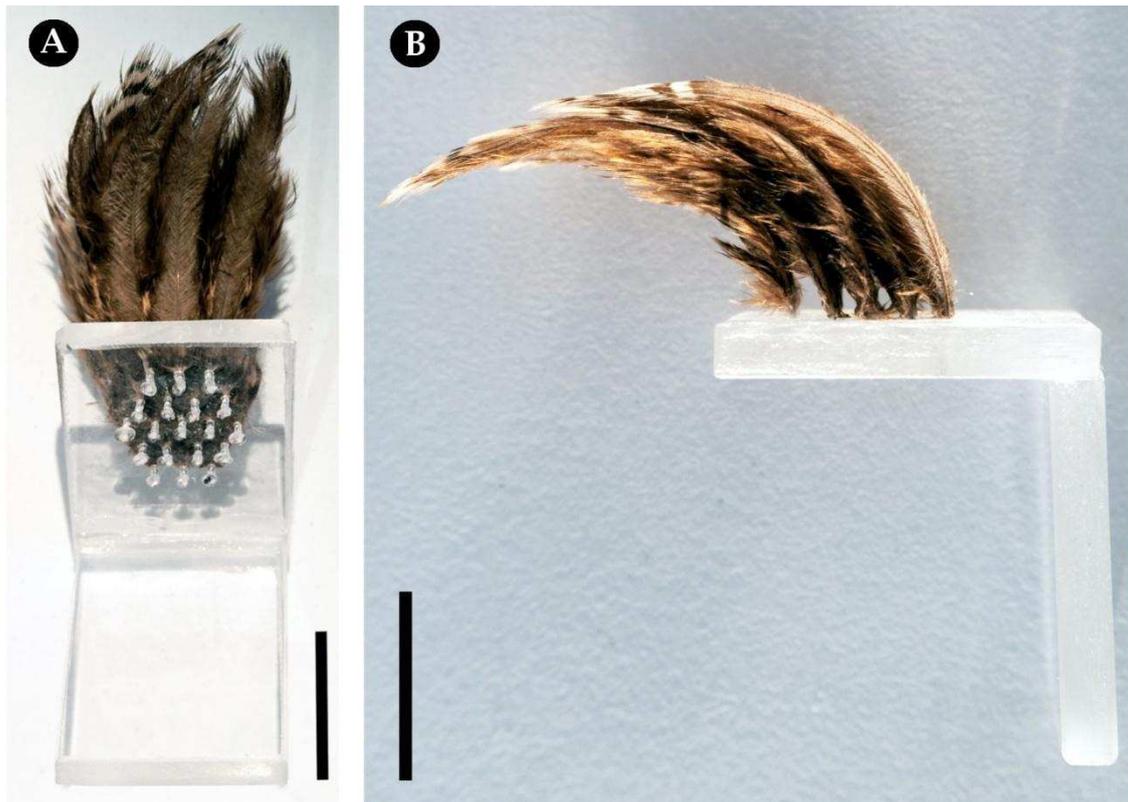


Abb. 35: Halterung zur Bestimmung der Aufnahmekapazität von Federn im Verbund (mit 19 Federn von *P. bicinctus*) in ventraler (A) und lateraler (B) Ansicht. Maßstab je 1cm.

Die Ergebnisse wurden statistisch mit OpenOffice Calc 3.3 ausgewertet. Mithilfe von Microsoft Excel 2010 sowie PAST 2.17c (HAMMER et al. 2001) wurden die Grafiken erstellt und mit GIMP 2.6.7 überarbeitet.

3. Ergebnisse

3.1 Flughuhnfedern

3.1.1 Einzelfedern

Bei der zeitabhängigen Wasseraufnahme nach THOMAS & ROBIN (1977) zeigen die Flughuhnfedern bereits nach 15 Sekunden ihre maximalen Aufnahmekapazität. In den weiteren 225 Sekunden können keine anhaltenden Steigerungen, jedoch Schwankungen in der Wasseraufnahme festgestellt werden. Gegenüber den unversehrten Federn beider Arten zeigen die des Namaqua-Flughuhns ohne Randsaum eine um ca. 30% verringerte Aufnahmekapazität (Abb. 36).

Die Brustfedern der Flughühner speichern unter totaler Benetzung durchschnittlich das 20,6-fache (Doppelband-Flughuhn, n=11) bzw. das 20-fache (Namaqua-Flughuhn, n=10) ihres eigenen Trockengewichts (Abb. 38). Die Unterschiede dieser relativen Aufnahmekapazitäten sind statistisch nicht signifikant ($p > 0,05$). Brustfedern des Namaqua-Flughuhns dessen Randsaum entfernt wurde, speichern durchschnittlich das 18,1-fache (n=10) ihres Trockengewichts (Abb. 38). Die Abnahme der Aufnahmekapazität im Vergleich zu intakten Brustfedern von Doppelband- und Namaqua-Flughuhn ist statistisch aufgrund eines Ausnahmewerts der randlosen Federn nicht signifikant ($p > 0,05$). Ohne diesen Extremwert ist die Verringerung der Wasseraufnahme durch das Entfernen des Randsaums hochsignifikant ($p < 0,01$).

3.1.2 Federn im Verbund

Die Aufnahmekapazität der gesamten 19, nicht im Verbund stehender, Einzelfedern (Trockengewicht: 0,0674g) beträgt 1,53g Wasser und somit durchschnittlich das 22,7-fache des eigentlichen Trockengewichts einer Feder des Doppelband-Flughuhns.

Im Verbund beträgt die durchschnittlich aufgenommene Wassermenge der gleichen Federn 1,32g (n=15), sodass hierbei eine Federn durchschnittlich nur das 20,6-fache ihres Trockengewichts an Wasser aufnehmen kann.

3.2 Vergleichsarten

Die zeitliche Aufnahmekapazität nach THOMAS & ROBIN (1977) weist bei den Vergleichsarten (je n=10) allgemein einen linearen Anstieg der aufgenommenen Wassermenge auf (Abb. 36).

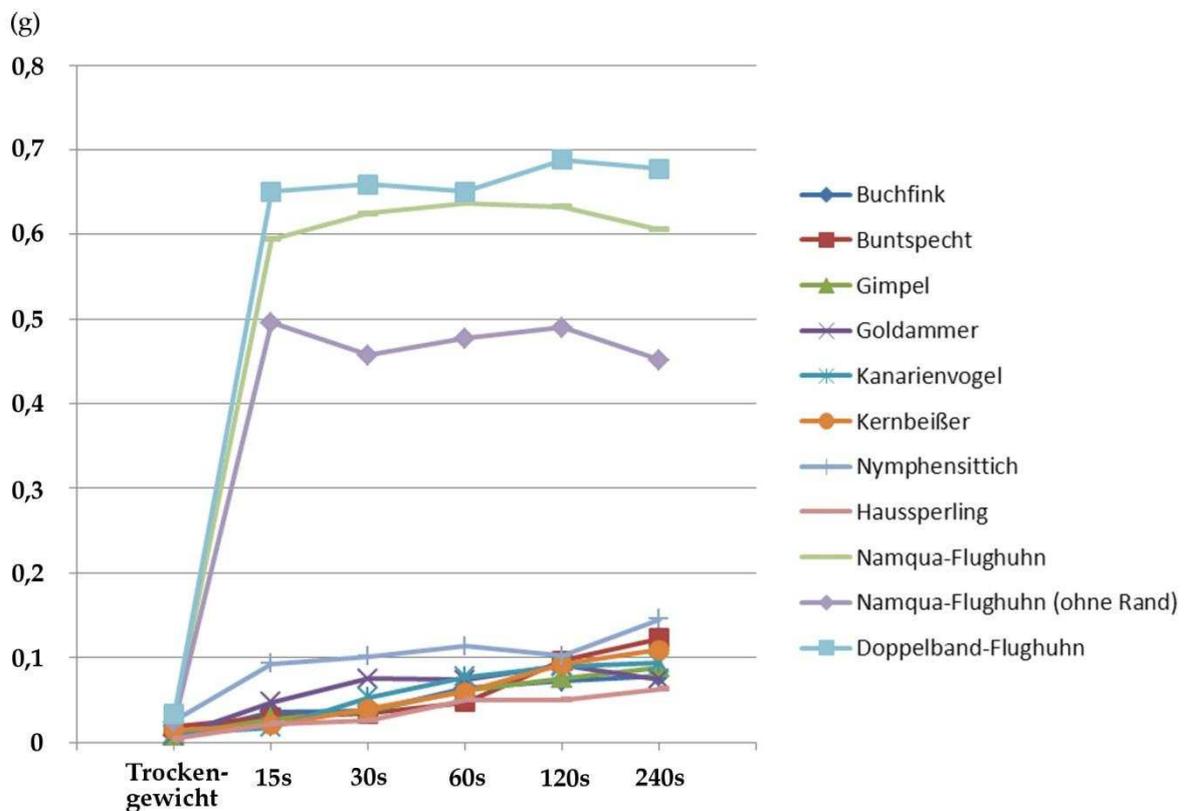


Abb. 36: Zeitabhängige Wasseraufnahme aller Federn nach THOMAS & ROBIN (1977). Im Gegensatz zum allgemein linearen Anstieg der aufgenommenen Wassermenge bei den Vergleichsarten erreichen die Flughuhnbrustfedern bereits nach wenigen Sekunden ihre maximale Aufnahmekapazität.

Unter totaler Benetzung speichern die Brustfedern durchschnittlich (je n=10) das 15,4-fache (Buchfink), 10,1-fache (Kanarienvogel), 11-fache (Haussperling), 14,8-fache (Goldammer), 15,6-fache (Gimpel), 11,8-fache (Kernbeißer), 12,6-fache (Buntspecht) bzw. 11,1-fache (Nymphensittich) ihres eigenen Trockengewichts (Abb. 38). Die relativen Aufnahmekapazitäten sind bei Gimpel und Haussperling signifikant ($p < 0,05$) bzw. bei Buchfink, Kanarienvogel, Goldammer, Kernbeißer, Buntspecht sowie Nymphensittich hochsignifikant ($p < 0,01$) geringer als die der beiden Flughuhnarten.

3.3 Technische Materialien

Die Ergebnisse der zeitabhängigen Wasseraufnahme nach THOMAS & ROBIN (1977) weisen große Unterschiede innerhalb der technischen Materialien auf (je n=6). Während das Scheuervlies, der Schwamm und das Papiervlies über den gesamten Messzeitraum linear Wasser aufnehmen, erreicht die Naturfaser-Viskose bereits nach 15 Sekunden einen Maximalwert (Abb. 37).

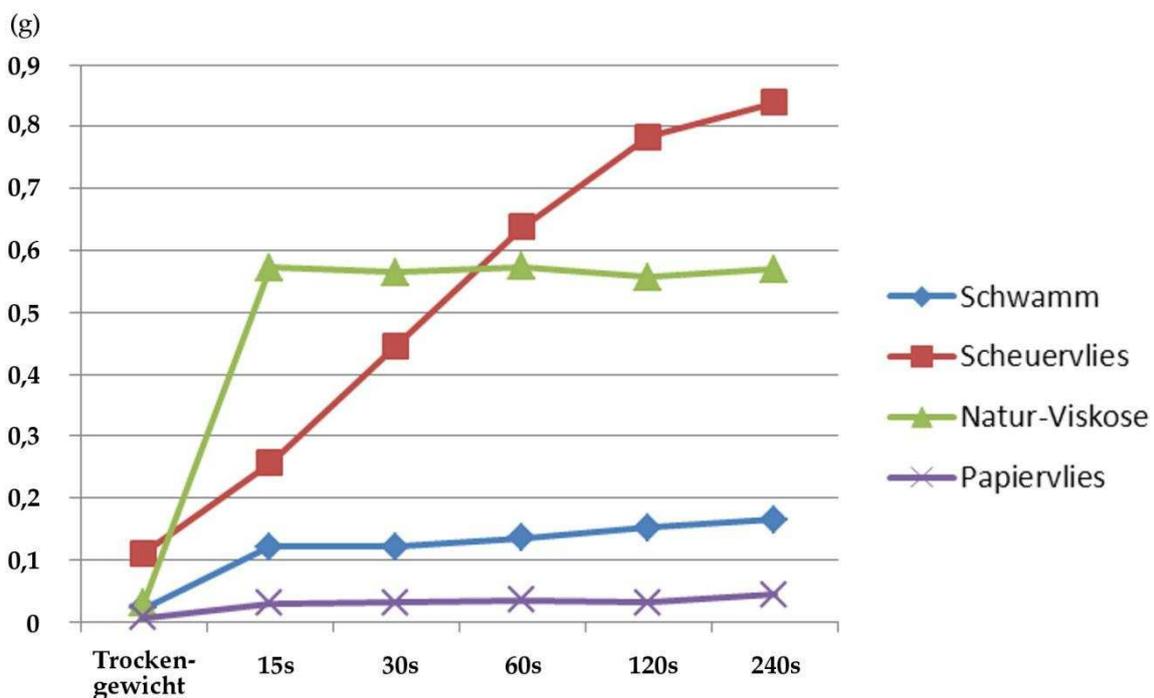


Abb. 37: Zeitabhängige Wasseraufnahme der technischen Materialien nach THOMAS & ROBIN (1977). Im Gegensatz zum linearen Anstieg der aufgenommenen Wassermenge beim Scheuervlies, Schwamm und Papiervlies zeigt die Naturfaser-Viskose ein sofortiges Erreichen ihrer maximalen Aufnahmekapazität.

Die technischen Materialien speichern durchschnittlich (je n=6) unter totaler Benetzung das 47,3-fache (Schwamm), 7,7-fache (Scheuervlies), 18,1-fache (Naturfaser-Viskose) bzw. 8,3-fache (Papiervlies) ihres eigenen Trockengewichts (Abb. 38). Bei allen technischen Materialien ist die relative Aufnahmekapazität im Vergleich zu den intakten Flughuhnfedern hochsignifikant geringer ($p < 0,01$; Ausnahme: Naturfaser-Viskose zu Doppelbandflughuhn signifikant geringer, $p = 0,017$) bzw. beim Schwamm hochsignifikant höher ($p < 0,01$).

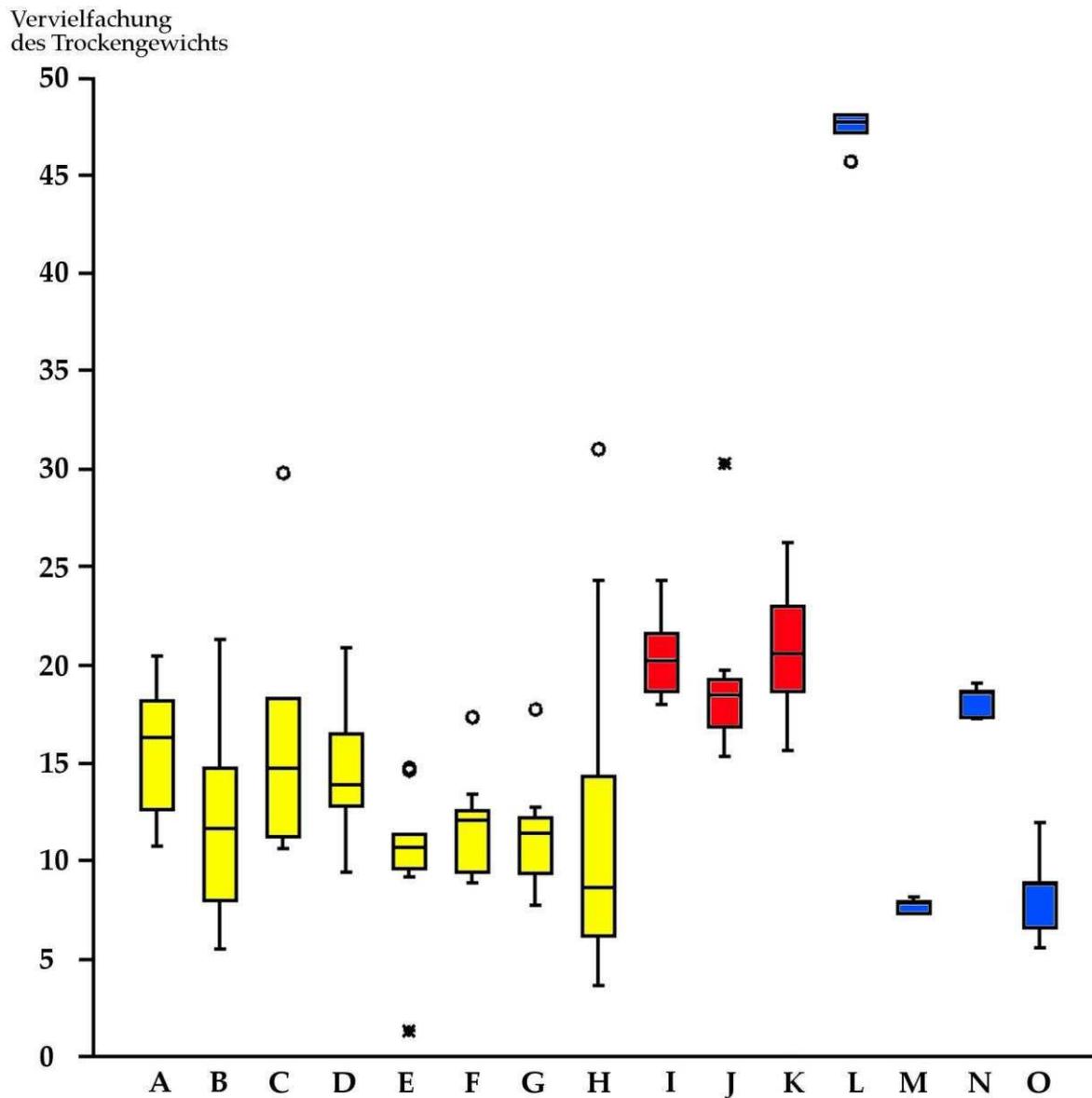


Abb. 38: Boxplots der Aufnahmekapazitäten in Bezug auf das Trockengewicht aller Proben (Federn je $n=10$, Ausnahme: Doppelband-Flughuhn mit $n=11$; technische Materialien je $n=6$). Vergleichsarten sind gelb (A=Buchfink, B=Buntspecht, C=Gimpel, D=Goldammer, E=Kanarienvogel, F=Kernbeißer, G=Nymphensittich, H=Haussperling), Flughühner rot (I=Namaqua-Flughuhn, J=Namaqua-Flughuhn ohne Rand, K=Doppelband-Flughuhn) und technische Materialien blau (L=Schwamm, M=Scheuervlies, N=Naturfaser-Viskose, O=Papiervlies) dargestellt. Mit Ausnahme des Schwammes ist die relative Aufnahmekapazität der Flughuhnfedern größer als die aller Vergleichsarten und technischen Materialien. Statistische Unterschiede aus Übersichtsgründen nicht abgebildet, siehe Text.

4. Diskussion

Die Benetzungsversuche zeigen deutlich, dass Brustfedern von Flughühnern, wie bereits in der Literatur beschrieben (siehe CADE & MACLEAN 1967, THOMAS & ROBIN 1977), signifikant bzw. hochsignifikant mehr Wasser aufnehmen können als die anderer Arten. Hierbei erreichen diese Federn ihre maximale Aufnahmekapazität schon in wenigen Sekunden, hingegen die Wasseraufnahme bei den Vergleichsarten im Allgemeinen linear ansteigt und auch nach einigen Minuten noch nicht beendet ist.

Die von THOMAS & ROBIN (1977) postulierte Sättigungsfunktion für die Benetzung von Vogelfedern nach der Michaelis-Menten-Theorie wird hier widerlegt, da bei keiner Feder eine derartige Sättigungskurve nachgewiesen werden konnte. Die von THOMAS & ROBIN (1977) gewählte Darstellung ihrer Ergebnisse suggeriert lediglich eine derartige Sättigungsfunktion, da über den Zeitverlauf das Gewicht des bereits aufgenommenen Wassers vernachlässigt wurde. Da lediglich Grafiken, jedoch keine Originaldaten von THOMAS & ROBIN (1977) publiziert sind, können keine weiteren Vergleiche mit dieser Untersuchung durchgeführt werden.

Die Ergebnisse von CADE & MACLEAN (1967) beziehen sich dagegen auf die totale Aufnahmekapazität und sind für die Brustfedern des männlichen Namaqua-Flughuhns mit den nun erhobenen Werten identisch. Lediglich die geringere Aufnahmekapazität beim Doppelband-Flughuhn Männchen (ca. 15-fache des Trockengewichts) unterscheidet sich von der jetzigen Untersuchung (20,6-fache des Trockengewichts), sodass die Daten von CADE & MACLEAN (1967) für Vergleiche herangezogen werden können.

Die Reduzierung der Aufnahmekapazität der Flughuhnfedern bei entferntem Randsaum (ca. -30%) bestätigt die Bedeutung dieser Struktur für den Wassertransport, welche in der funktionsmorphologischen Analyse (Teil I.) bereits beschrieben wurde.

Die Aufnahmekapazitäten der Federn im künstlichen Verbund sind gegenüber Einzelfedern leicht reduziert, da bei den Versuchen die Federn fixiert werden

mussten und somit eine für den Wassertransport ideale Positionierung des fragilen Randsaums nicht möglich war. Hierbei wurde eine Wassermenge von 1,32g mithilfe von 19 Federn (auf einer Grundfläche von 0,48cm²) aufgenommen. Nach CADE & MACLEAN (1967) nehmen die Brustfedern von Flughühnern bis zu 40g Wasser auf, sodass für diese Menge rechnerisch mindestens 361 Federn (auf einer Grundfläche von ca. 14,5cm²) benötigt werden. Diese Werte stimmen sehr gut mit der Untersuchung der Pterylographie (Teil I.) überein, wobei 380 spezialisierte Brustfedern beim Namaqua-Flughuhn vorgefunden wurden. Die Ergebnisse lassen ebenfalls den Schluss zu, dass keine größeren Mengen Wasser zwischen den Federn gespeichert werden und die Einzelfeder die eigentliche Transporteinheit darstellt.

Der bereits von CADE & MACLEAN (1967) durchgeführte Vergleich der Wasseraufnahmekapazität von Federn mit technischen Materialien wurde in dieser Untersuchung weitergeführt und vertieft. CADE & MACLEAN (1967) beschrieben hierbei, dass ein synthetischer Schwamm und ein Papierhandtuch weniger Wasser aufnehmen können (6,3 bzw. 6,1-fache des Trockengewichts) als die Brustfeder eines männlichen Flughuhns. Die in dieser Versuchsreihe gemessenen Werte des Namaqua-Flughuhns liegen jedoch mit nur dem 9-fachen des Trockengewichts deutlich unter denen bei Totalbenetzung (vgl. ca. 20-fach), sodass bei den nicht näher beschriebenen Versuchen von einer zeitlich eng begrenzten Benetzung ausgegangen werden muss. Bei den jetzigen Untersuchungen wurden gezielt nur technische Materialien verwendet, welche einer mehrfachen Benetzung Stand halten, da es sich bei den Flughuhnfedern ebenfalls um ein wiederverwendbares System handelt.

In der zeitabhängigen Aufnahmekapazität ähneln der Schwamm, das Scheuer- sowie das Papiervlies den Federn der Vergleichsarten, da die relativ geringe Wasseraufnahme ebenfalls linear ansteigt. Die im direkten Vergleich höhere Wasseraufnahme des Scheuervlieses resultiert dabei aus dem höheren Trockengewicht der Proben. Unter Totalbenetzung liegen die relativen Aufnahmekapazitäten beim Scheuer- und Papiervlies (7,7 bzw. 8,3-fache des

Trockengewichts) sogar unter den Werten der Vergleichsarten (10,1 bis 15,6-fache des Trockengewichts). Die neuen Untersuchungen zur zeitabhängigen Aufnahmekapazität bestätigen somit die Ergebnisse von CADE & MACLEAN (1967). Diese werden jedoch durch die extreme Aufnahmekapazität des Schwammes mit einer 47,3-fachen Erhöhung des Eigengewichtes (unter Totalbenetzung) relativiert. Anzumerken bleibt, dass hierbei eine mechanische Kraft aufgewendet werden muss, um die im Inneren befindliche Luft herauszupressen. Die schaumartige Struktur des Schwammes entzieht sich darüber hinaus einem direkten Vergleich mit den Federn und anderen faserbasierten Materialien. Die zeitabhängige Wasseraufnahme der Naturfaser-Viskose gleicht hingegen der einer Flughuhnfeder, da bereits in den ersten Sekunden das Maximum erreicht wird und bei Totalbenetzung eine ähnliche Aufnahmekapazität (18,1-fache des Trockengewichts) gegeben ist. Diese Ähnlichkeiten resultieren jedoch auf einer anderen Form der Flüssigkeitsspeicherung, da in der Naturfaser-Viskose das Material (Zelluloseacetat) aufquillt und vornehmlich kein Raumvolumen mit Wasser aufgefüllt wird. Gegenüber allen technischen Materialien sind die Brustfedern der Flughühner schneller in der Wasseraufnahme und weisen (mit Ausnahme des Schwamms) eine höhere, relative Aufnahmekapazität unter Totalbenetzung auf, sodass sie als Vorbild für neue faserbasierte Materialien zur Flüssigkeitsaufnahme geeignet sind.

5. Zusammenfassung

Die zeitabhängige Wasseraufnahme, sowie die totale Aufnahmekapazität von Brustfedern von Flughühnern, Vergleichsarten sowie technischen Materialien wurden gemessen und verglichen. Die Flughuhnfedern sowie die Naturfaser-Viskose erreichten hierbei bereits in den ersten Sekunden ihre volle Aufnahmekapazität, alle anderen Federn und Materialien wiesen dagegen einen linearen Anstieg der Sättigung auf. Unter Totalbenetzung erreichten die Flughuhnfedern, mit Ausnahme des Schwammes, die größte relative Aufnahmekapazität. Die von CADE & MACLEAN (1967) beschriebene bessere Wasseraufnahme von Flughuhnfedern gegenüber technischen Materialien kann somit nur bedingt bestätigt werden. Anzumerken bleibt jedoch, dass die extrem hohe Aufnahmekapazität des Schwammes lediglich verfügbar ist, wenn die in der Schaumstruktur befindliche Luft herausgepresst wird. Die Flughuhnfedern ohne Randsaum nahmen ca. 30% weniger Wasser auf. Dies unterstreicht die Relevanz dieser bisher nicht beachteten Struktur für den Wassertransport der Flughühner. Durch die Aufnahmekapazitäten von Federn im Verbund konnte die Mindestanzahl spezialisierter Federn errechnet werden, welche für den Transport der von CADE & MACLEAN (1967) publizierten Wassermengen erforderlich ist. Die berechnete Federanzahl stimmte hierbei annähernd mit der in der Pterylographie (Teil I.) ermittelten Federanzahl überein. Die von THOMAS & ROBIN (1977) postulierte Sättigungsfunktion für die Benetzung von Vogelfedern nach der Michaelis-Menten-Theorie konnte widerlegt werden.

Aufgrund einer schnelleren Wasseraufnahme und (mit Ausnahme des Schwammes) einer höheren, relativen Aufnahmekapazität unter Totalbenetzung als andere getestete, technische Materialien sind Brustfedern von Flughühnern als Vorbild für neue Materialien zur Flüssigkeitsaufnahme geeignet.

Teil IV

Computersimulation und textiler Nachbau der Flughuhnfedern

1. Einleitung

Computersimulationen werden heute oftmals in der Produktentwicklung eingesetzt um die Eigenschaften von Produkten oder Verfahren vorauszusagen (HUSSLAGE et al. 2003). Dieses Konzept wird ebenfalls in der Bionik angewendet (LEPORA et al. 2013), wobei z.B. mithilfe einer biomechanischen Gestaltoptimierung (CAO-Methode) sogar Bauteilkonstruktionen verbessert werden können (MATTHECK & BETHGE 1998).

Um die Wasserhaltefähigkeit der aufgerichteten Strahlen der Flughuhnfeder zu testen, wurden in Kooperation mit dem Institut für Numerische Simulation der Universität Bonn Computersimulationen durchgeführt. Hierzu wurden zunächst die Mikrostrukturen der Federfahne digital modelliert und für die folgenden Berechnungen ein fallender Wassertropfen darin eingefügt. Um eventuelle Optimalitätseigenschaften der Federn festzustellen, wurden darüber hinaus die Abstände der Strahlen verändert und die Simulationsergebnisse verglichen. Des Weiteren diente die vereinfachte Struktur der Simulationsrechnung als Grundlage für den textilen Nachbau.

Mithilfe einer Machbarkeitsstudie sollte geklärt werden, ob es mit heutigen technischen Mitteln möglich ist die Grundstruktur der wassertransportierenden Federn nachzuahmen. In Zusammenarbeit mit dem Institut für Textil- und Verfahrenstechnik Denkendorf wurden hierzu durch Beflockung Textilproben angefertigt, dessen Fasern ähnliche Abmessungen (Länge, Durchmesser) und Abstände wie die der Federstrahlen aufwiesen. Zusätzlich sollte die Wasseraufnahmekapazität des textilen Nachbaus ermittelt werden, um diese mit dem biologischen Vorbild sowie mit aktuell genutzten technischen Materialien zu vergleichen.

2. Material und Methoden

2.1 Material

2.1.1 Datengrundlage der Computersimulation

Strukturparameter der nassen Federfahne des Flughuhns (*P. bicinctus*) wurden zur Erstellung der digitalen Geometrie aufgenommen, vereinfacht und in Gitterzellen übertragen (siehe Tabelle 5). Eine Gitterzelle besitzt eine Kantenlänge von $7\mu\text{m}$.

Tab. 5: An der Flughuhnfeder gemessene Strukturparameter (*P. bicinctus*) und daraus vereinfachte Maße/Gitterzellen als Grundlage für die Computersimulation. Gitterzelle: $7\mu\text{m} \times 7\mu\text{m} \times 7\mu\text{m}$.

Messstrecke/Winkel	Gemessene Längen/Winkel	Vereinfachte Längen/Winkel und Gitterzellen
Breite der Federäste	$17,1\mu\text{m}$ (n=8)	$21\mu\text{m}$ / 3 Gitterzellen
Höhe der Federäste	$107\mu\text{m}$ (n=13)	$105\mu\text{m}$ / 15 Gitterzellen
Abstand der Federäste untereinander	$240\mu\text{m}$ (n=10)	$238\mu\text{m}$ / 34 Gitterzellen
Breite der Strahlen	$21,6\mu\text{m}$ (n=14) basal, bis $7\mu\text{m}$ apikal	$14\mu\text{m}$ / 26 Gitterzellen
Länge der Strahlen	$971,3\mu\text{m}$ (n=11)	$994\mu\text{m}$ / 142 Gitterzellen
Abstand der Strahlen einer Seite eines Federastes	$60,3\mu\text{m}$ (n=22)	$91\mu\text{m}$ / 13 Gitterzellen
Winkel der Strahlen zur Federfahne	94° (n=16)	90°

2.1.2 Textilbestandteile und Beflockungsgerät

Als Textilbestandteile wurden verwendet: Substrat aus Teflon-Folie (9,5cm x 9,5cm), Klebstoff (Mecoflock/Mecodur, Kissel+Wolf GmbH) sowie Flockfasern aus Polyamid (PA 6.6, LEMO Maschinenbau GmbH) mit 1,5mm Länge, 20 μ m Durchmesser und 3,3dtex (dtex = Maßeinheit textiler Feinheit nach ISO 1144).

Für die elektrostatische Beflockung wurde ein Beflockungsgerät (SPG 40, Schenk GmbH) verwendet.

Material zur Bestimmung der Aufnahmekapazität von Wasser ist in Teil III. aufgeführt.

2.2 Methoden

2.2.1 Simulationserstellung

Mithilfe der vereinfachten Strukturdaten wurde die Geometrie der Flughuhnfeder im dreidimensionalen Strömungslöser NaSt3DGPF (GRIEBEL et al. 1998) digital modelliert und ein Simulationsgebiet festgelegt. Hierzu wurde unter gleichen Bedingungen eine veränderte Geometrie mit 30% weniger Strahlen erstellt.

Die Simulationen wurden als Zweiphasensystem (Wasser/Luft) mit Oberflächenspannung betrachtet. Bei Simulationsbeginn wurde ein Wassertropfen (Volumen: 0,034mm³) mittig in die Geometrie eingebracht. Um die benötigte Rechenzeit zu verkürzen wurde dem Tropfen eine anfängliche Fallgeschwindigkeit von 0,5 m/s vorgegeben. In Zeitschritten von 3x10⁻⁶ms wurde sein Verhalten in beiden Geometrien über einen Zeitraum von 1,6 bzw. 1,8ms berechnet. Hierzu wurde ein Rechnerverbund mit über 32 CPUs (Intel Xeon X7560 2.226 GHz) und 512GB Arbeitsspeicher verwendet. Die Visualisierung der Ergebnisse wurde mit den Open-Source Programm ParaView 3.1.4 (<http://www.paraview.org/>) erstellt.

NaSt3DGPF wurde am Institut für Numerische Simulation der Universität Bonn entwickelt.

2.2.2 Elektrostatische Beflockung

Die Teflon-Folie wurde einseitig auf einer Fläche von 7cm x 7cm mit einer 0,25mm dicken Schicht Kleber überzogen und, mit dieser Seite nach unten gerichtet, in die Beflockungsmaschine eingespannt. Mithilfe eines Siebes wurde eine definierte Menge an Flockfasern gleichmäßig auf eine Metallauflage verteilt und diese unterhalb der Teflon-Folie in die Beflockungsmaschine eingesetzt. Unter Anlegung eines elektrischen Feldes wurden die Flockfasern negativ aufgeladen und vom geerdeten Substrat (Teflon-Folie) angezogen bis alle Fasern hieran hafteten. Aufgrund der Feldlinien blieben die Fasern senkrecht zur Teflon-Folie im Kleber stecken. Um zu vermeiden, dass die Flockfasern ihre Ausrichtung nach Aufhebung des elektrischen Feldes verlieren, wurde die Spannung bis zur Verfestigung des Klebers, bei Nutzung eines Heißluftgebläses ca. 1-2 Minuten, aufrechterhalten. Dieser Vorgang wurde mit unterschiedlichen Fasermengen (0,2; 0,4; 0,48; 0,53; 0,71 und 0,8g) durchgeführt.

Die Faserabstände der erstellten Textile wurden mithilfe eines Stereomikroskops (Zeiss Discovery V12 SteREO) und einer Bildanalyse-Software (AxioVision Release 4.8.1) vermessen. Die Textilprobe, deren Faserabstände der Strahlenabstände in der Flughuhnfeder am meisten ähnelten, wurde für die Bestimmung der Wasseraufnahmekapazität ausgewählt. Hierzu wurde von 10 ca. 1cm² großen Textilproben die Teflon-Folie abgelöst und das Trockengewicht bestimmt. Nach einem Bad in Aqua dest. (240 Sekunden) wurden die Textilproben im benetzten Zustand gewogen. Die Bestimmung der Aufnahmekapazität ist in Teil III. erläutert.

3. Ergebnisse

3.1 Computersimulation

Das Simulationsgebiet wies eine Größe von 0,5mm x 1,2mm x 0,6mm auf. Die kleinste aufgelöste Struktur betrug 14µm, da jeweils zwei Gitterzellen benötigt wurden um eine Geometrie darzustellen. Die Flughuhngeometrie (Abb. 39A-C) sowie die veränderte Geometrie (Abb. 39D) wurden in das Simulationsgebiet eingepasst. Der vor Beginn der Simulation in die Strukturen eingebrachte Wassertropfen (Abb. 39E) besaß eine ellipsoide Form.

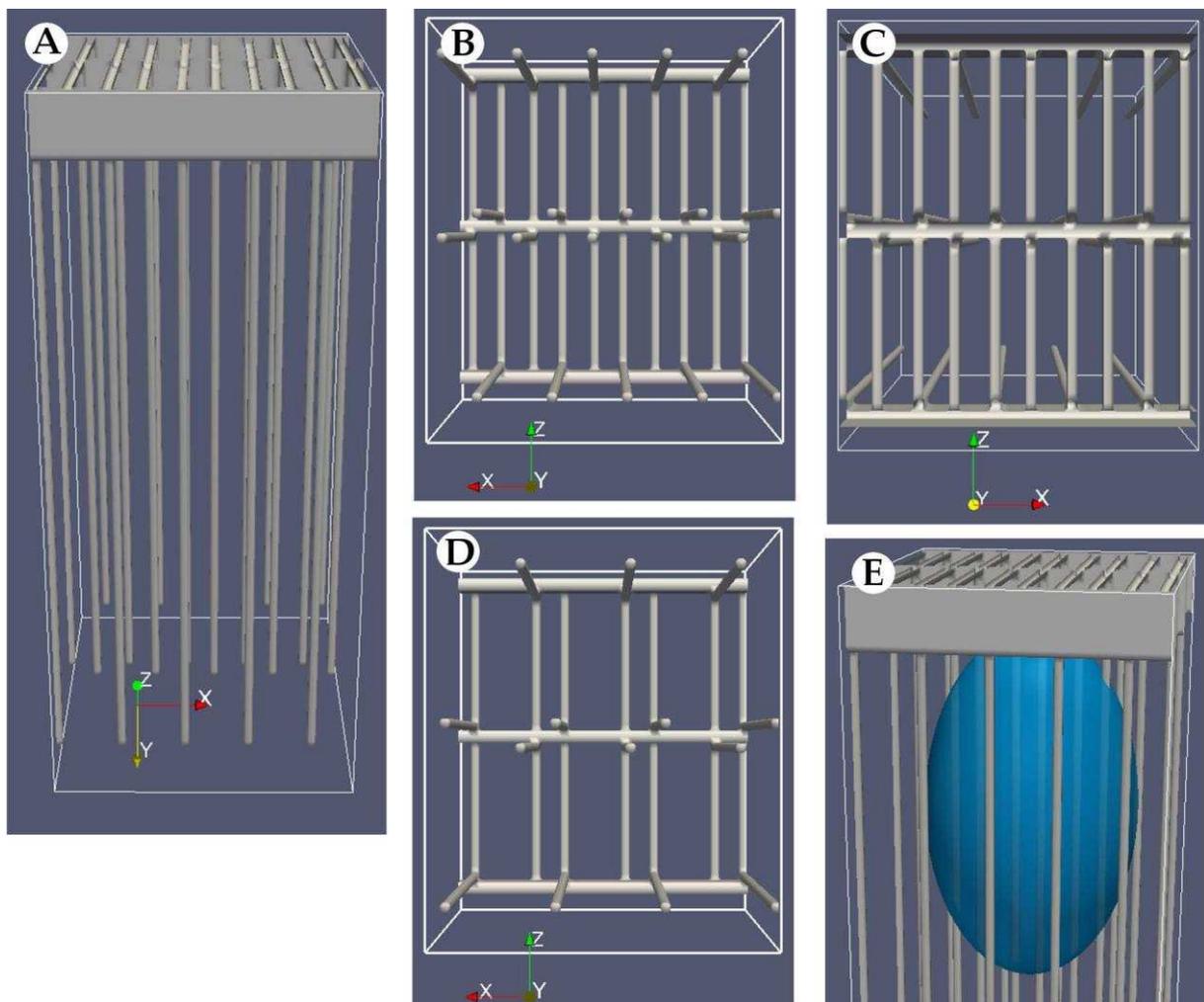


Abb. 39: Simulationsgebiet (0,5x1,2x0,6mm) mit modellierter Geometrie. Laterale (A), ventrale (B) und dorsale Ansicht (C) auf die Flughuhngeometrie. Ventrale Ansicht auf die veränderte Geometrie (D) mit 30% weniger Strahlen. Anfangszustand der Simulation mit eingefügten Wassertropfen (E) in die Flughuhngeometrie (lateraler Bildausschnitt).

Während der Simulation wird der fallende Wassertropfen in beiden Geometrien unterschiedlich stark abgebremst (Abb. 40). Der Tropfen in der Flughuhngeometrie kommt hierbei nach 1,1ms zum Stillstand, wo hingegen er in der veränderten Geometrie auch nach 1,8ms keinen stationären Zustand angenommen hat. Die nach dem Stillstand des Tropfens in der Flughuhngeometrie eintretende negative Geschwindigkeit ist auf eine Verformung des Tropfens durch Oberflächenspannungskräfte zurückzuführen.

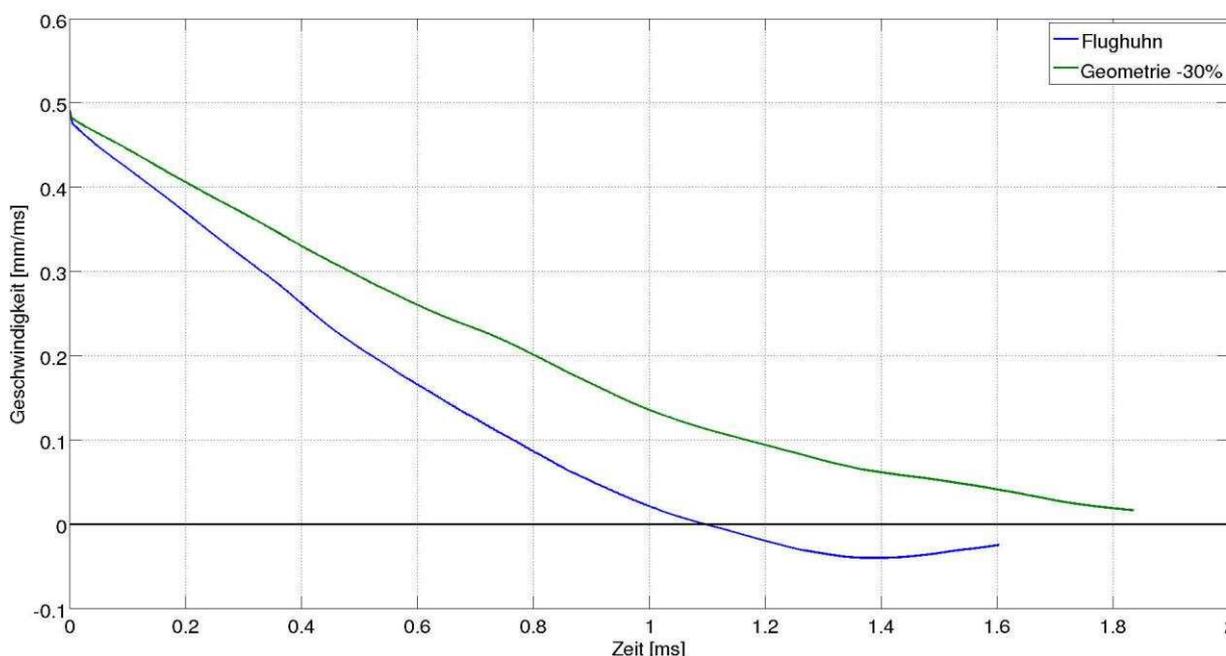


Abb. 40: Fallgeschwindigkeit des Wassertropfens während der Simulationszeit innerhalb der Flughuhngeometrie (blau) und der veränderten Geometrie (grün) mit 30% weniger Strahlen.

Die Positionen der Wassertropfen (Massenschwerpunkt) in beiden Geometrien zeigen während der Simulationen ebenfalls deutliche Unterschiede (Abb. 41). Während der Tropfen innerhalb der Flughuhngeometrie insgesamt nur etwas mehr als 0,2mm an Höhe verliert, fällt der Tropfen innerhalb der veränderten Geometrie auch nach ca. 0,35mm weiter. Durch die Verformung zeigt sich nach 1,1ms in der Flughuhngeometrie ein leichter Aufstieg des Wassertropfens. Abb. 42 stellt die Positionen der Tropfen in beiden Simulationen während der Zeitpunkte $t=1,2\text{ms}$ (A) und $t=1,8\text{ms}$ (B) dar.

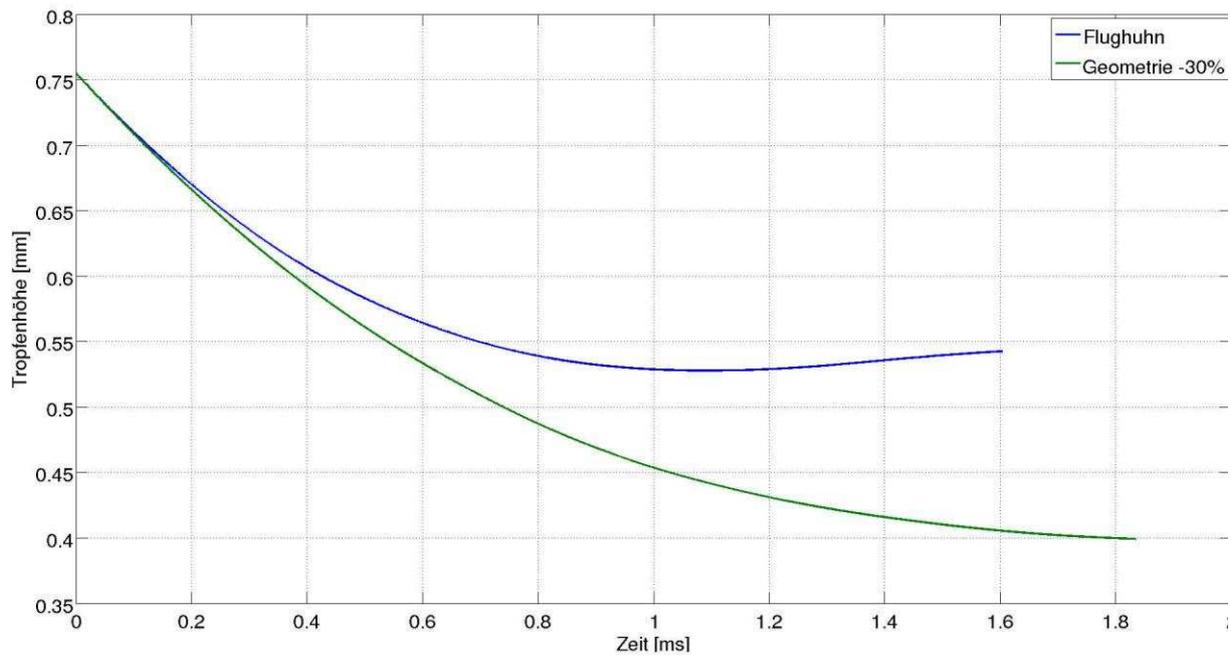


Abb. 41: Höhe des Wassertropfens (Massenschwerpunkt) während der Simulationszeit innerhalb der Flughuhngeometrie (blau) und der veränderten Geometrie (grün) mit 30% weniger Strahlen.

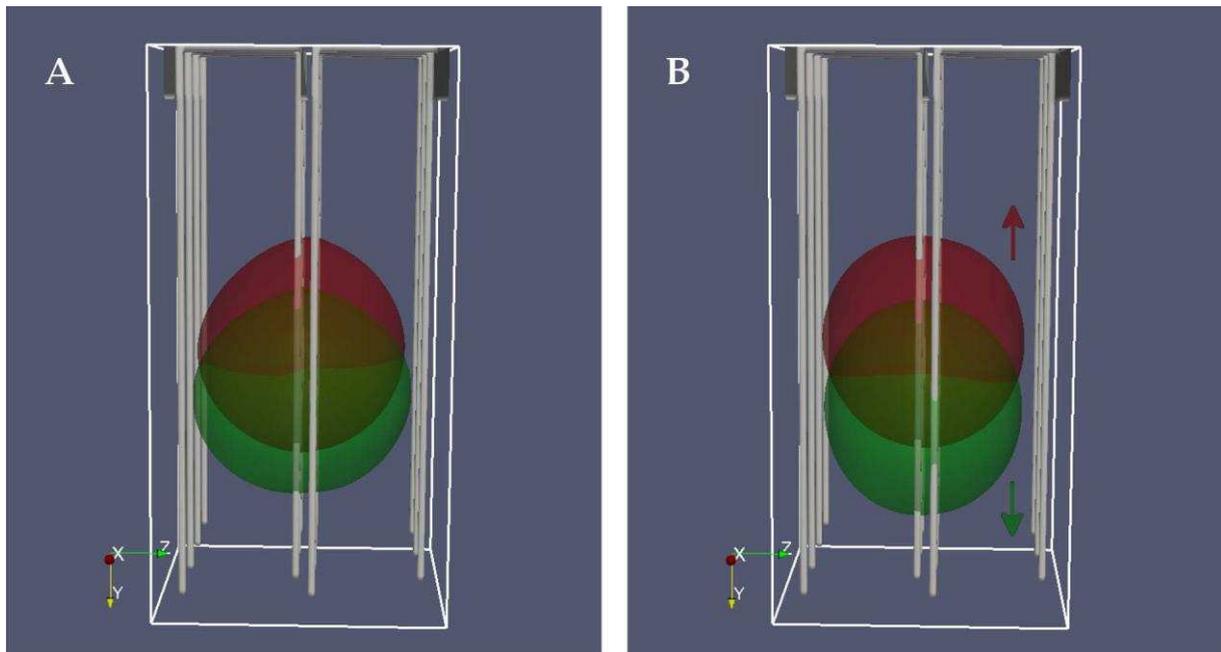


Abb. 42: Überlagerte Tropfenpositionen (rot=Flughuhngeometrie, grün=veränderte Geometrie) beider Simulationen zum Zeitpunkt $t=1,2\text{ms}$ (A) und $t=1,8\text{ms}$ (B). Pfeile in B zeigen die jeweilige Bewegungsrichtung an.

3.2 Textiler Nachbau

Die erstellten Textilproben (Abb. 43) weisen eine relativ gleichmäßige Beflockung auf, wobei in den Randbereichen eine Ausdünnung der Faserdichte zu erkennen ist. Die Fasern sind trotz ihrer generell senkrechten Ausrichtung zur Teflon-Folie häufig unregelmäßig verkippt (Abb. 44).

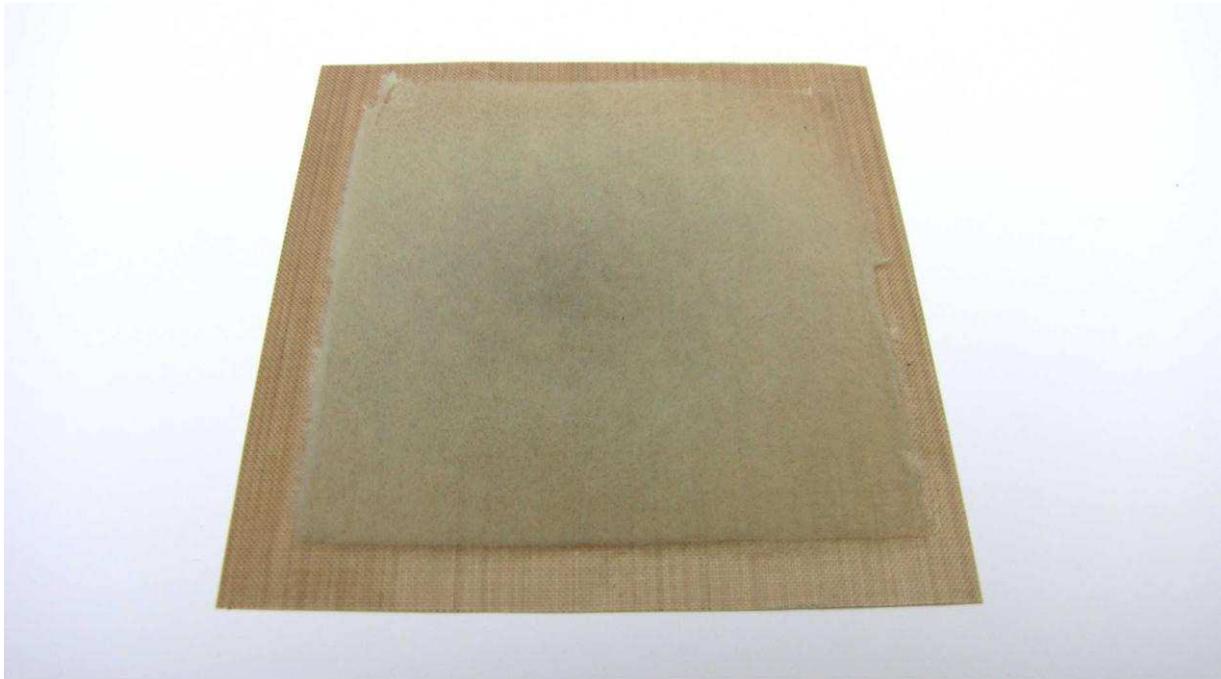


Abb. 43: Gesamtansicht einer auf Teflon-Folie (9,5cm x 9,5cm) aufgebrachten Textilprobe (7cm x 7cm) mit einer verwendeten Fasermenge von 0,2g Fasern. Die Dichte der Beflockung nimmt in den Randbereichen leicht ab. Dorsalansicht.

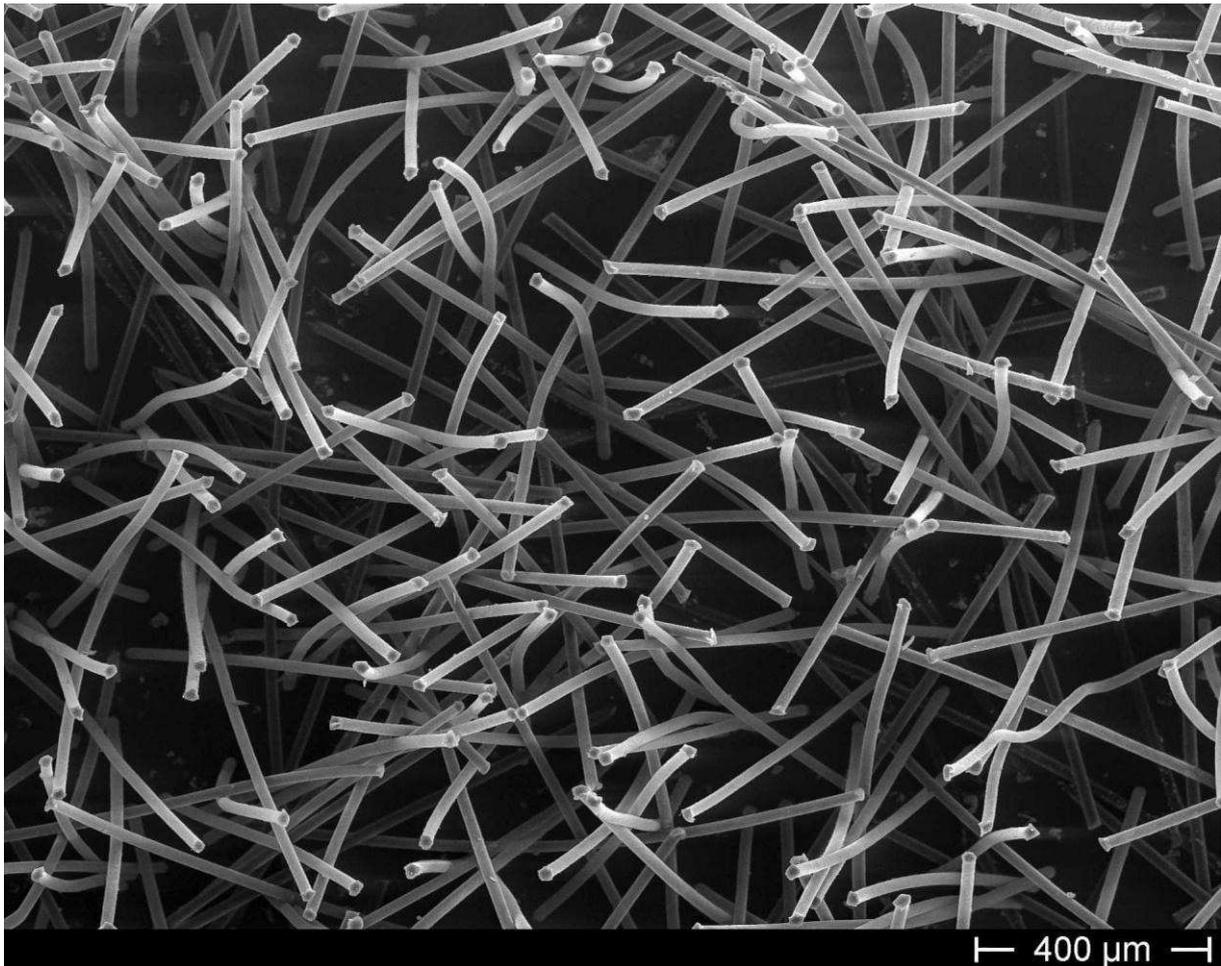


Abb. 44 Rasterelektronenmikroskopisches Bild der Faserausrichtung einer Textilprobe mit 0,2g Fasermenge. Trotz allgemein vertikaler Ausrichtung liegen viele Fasern verkippt vor. Dorsalansicht.

Die durchschnittlichen Faserabstände der mit unterschiedlichen Fasermengen erstellten Textilproben wurden mithilfe eines Stereomikroskops vermessen (Tab. 6).

Tab. 6: Durchschnittliche Faserabstände (n=35) bei Textilproben mit unterschiedlichen Fasermengen.

Probe	1	2	3	4	5	6
Fasermenge	0,2g	0,4g	0,48g	0,53g	0,71g	0,8g
Faserabstand	149µm	135µm	111µm	88µm	79µm	68µm

Die mit einer Fasermenge von 0,2g erstellte Textilprobe war mit einem durchschnittlichen Faserabstand von $149\mu\text{m}$ ($n=35$) der Flughuhnfeder, bzw. der vereinfachten Simulation (ca. $150\mu\text{m}$) sehr ähnlich und wurde für die Bestimmung der Wasser-Aufnahmekapazität verwendet.

Bei Benetzung erfolgte umgehend eine vollständige Durchnässung ohne erkennbare Lufteinschlüsse in der Struktur. Das Textil wies durchschnittlich eine 10,6-fache Aufnahmekapazität ($n=10$), im Bezug zum Trockengewicht, auf (Abb. 45). Diese relative Wasseraufnahmekapazität bei vier Minuten Benetzungszeit war hochsignifikant ($p < 0,01$) geringer als die des Doppelband-Flughuhns und der Naturfaser-Viskose sowie hochsignifikant ($p < 0,01$) größer als die des Schwammes, Scheuervlieses und Papiervlieses.

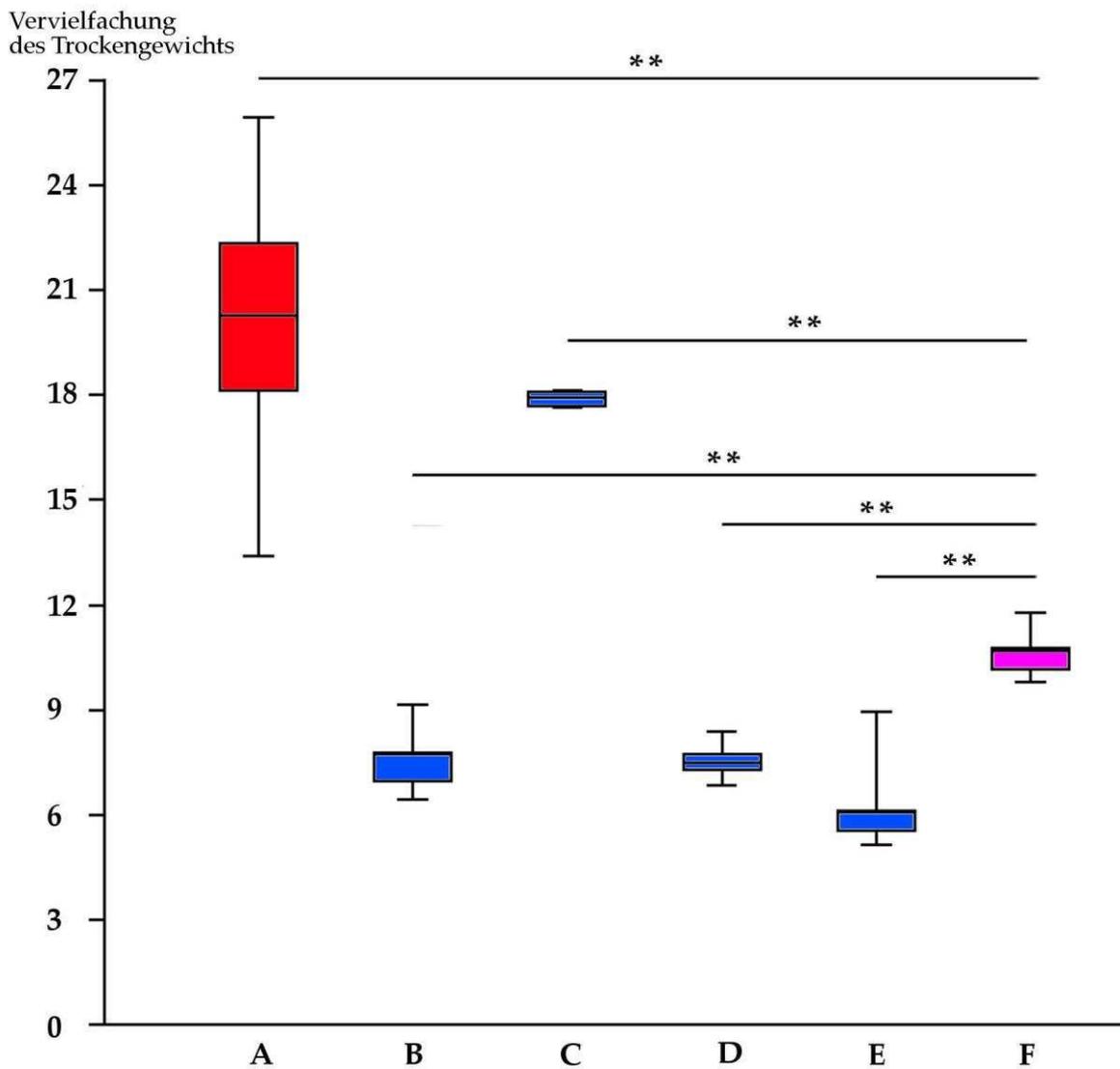


Abb. 45: Wasseraufnahmekapazität unter vier Minuten Benetzungszeit beim Doppelband-Flughuhn (A, n=11), Schwamm (B, n=6), Naturfaser-Viskose (C, n=6), Scheuervlies (D, n=6), Papiervlies (E, n=6) sowie Flughuhn-Textil (F, n=10) im Bezug zum Trockengewicht. Zweiseitiger t-Test (unterschiedliche Varianz) * = $p < 0,05$, ** = $p < 0,01$.

4. Diskussion

Die durchgeführten Simulationen zeigen deutlich das extreme Wasserhaltevermögen der Flughuhnfedern, da ein Wassertropfen mit einer Fallgeschwindigkeit von 0,5m/s bereits auf einer Länge von 0,2mm in der Struktur zum Stillstand kommt (siehe Abb. 41). Bereits eine Verringerung der Strahlenanzahl um 30% hat dagegen ein nur halb so großes Haltevermögen zur Folge. Für weitere Untersuchungen dieses Phänomens wären zusätzliche Simulationen mit veränderten Parametern hilfreich gewesen, jedoch konnten aufgrund der nur begrenzt verfügbaren Rechenzeit am Computercluster keine weiteren Simulationen durchgeführt werden. Möglicherweise würden engere Abstände zwischen den Strahlen eine verbesserte Wasserhaltefähigkeit der Gesamtstruktur zur Folge haben, welche durch ein erhöhtes Strukturvolumen jedoch auch weniger Flüssigkeit transportieren könnte.

Die aus den Simulationen gewonnenen Ergebnisse bestätigen somit die optimierten Eigenschaften des biologischen Vorbildes und dienen in ihrer reduzierten Form als Grundlage für den textilen Nachbau.

Es konnte gezeigt werden, dass es mit heutiger Verfahrenstechnik möglich ist ein Textil zu erstellen, dessen Mikrostruktur der Flughuhnfeder ähnelt, und welches Wasser auf die gleiche Weise speichern kann. Die bei Benetzung eintretende Strukturveränderung der Flughuhnfeder konnte im Rahmen dieser Arbeit technisch jedoch nicht nachgebildet werden, da textile Verbundmaterialien in der benötigten Größenordnung ($\sim 20\mu\text{m}$) fehlen. Mit einer 10,6-fachen Wasseraufnahmekapazität zeigte das Textil nach vier Minuten eine geringere Wasseraufnahme als die Flughuhnfeder oder die Naturfaser-Viskose, jedoch eine signifikant höhere Wasseraufnahme als der Schwamm, das Scheuer- und Papiervlies (Abb. 45). Die große Differenz zum natürlichen Vorbild kann u.a. durch das Fehlen eines Randsaums erklärt werden, der für ca. 30% der Aufnahmekapazität in der Flughuhnfeder verantwortlich ist (siehe Teil 3). Ebenfalls konnte der in der Feder bestehende hohe Ordnungsgrad der Mikrostrukturen mithilfe der

Beflockungstechnik nicht erreicht werden, sodass nicht das größtmögliche Volumen zwischen den Fasern erstellt werden konnte. Bei der Viskose unterliegt die Wasserspeicherung einem anderen System, da hier das aufquellende Material (Zelluloseacetat) und nicht vornehmlich das Raumvolumen die Flüssigkeit aufnimmt, sodass beide Systeme nur bedingt vergleichbar sind. Die besseren Wasseraufnahmekapazitäten des Textils im Gegensatz zum Schwamm beruhen darauf, dass in der Schaumstruktur nach vierminütiger Benetzung Luft verbleibt, welche ohne mechanische Einwirkung das Eindringen von Wasser verhindert. Scheuer- und Papiervlies besitzen in Bezug auf das aufgenommene Wasser ein höheres Eigengewicht als das Flughuhn inspirierte Textil. Das neu entwickelte Textil zeigt somit deutliche funktionelle Unterschiede zu den gängigen Methoden bei der Wasserspeicherung in faserbasierten Produkten. Mögliche Vorteile sind hierbei der Verzicht auf quellende Materialien, welche sich bei häufigem Gebrauch stark abnutzen sowie das vollständige Durchtränken der Struktur ohne mechanische Krafteinwirkung. Als Nachteil ist jedoch die empfindliche, senkrechte Ausrichtung der Fasern zu nennen, welche unter Druck zerstört wird. Bei dem vorgestellten Prototyp könnte jedoch, durch die Wahl eines stärkeren Klebers, die Widerstandsfähigkeit der Faserausrichtung gegenüber Scherkräften erhöht werden. Darüber hinaus könnte durch einen künstlichen Randsaum die Aufnahmekapazität verbessert werden, indem z.B. eine weitere Gewebeschicht auf die freien Enden der Fasern aufgelegt wird. Die hydrophilen Eigenschaften des Textils beruhen auf dem verwendeten Polyamid PA 66, mit einem Kontaktwinkel von $68.5 \pm 1.8^\circ$ (EXTRAND 2002). Für die Aufnahme anderer Flüssigkeiten (z.B. Ölen) wäre es möglich mithilfe von gängigen Ausrüstungen die chemischen Eigenschaften der Oberfläche zu verändern. Das neue Prinzip zur Aufnahme von Flüssigkeiten in technischen Materialien könnte somit nicht nur in Bereichen der Wasserspeicherung (i.w.S. Befeuchtung, Wassertransport, Kühlung) eine Alternative zu herkömmlichen Verfahren darstellen, sondern auch als Ausgangspunkt für die Entwicklung eines textilen Koaleszers zur Auftrennung von Öl-Wasser Emulsionen agieren.

5. Zusammenfassung

In einer Computersimulation konnte das extreme Wasserhaltevermögen der Flughuhnfedern nachgebildet werden. Eine digitale Verringerung der Strahlenanzahl hatte hierbei einen überproportional großen Verlust der Wasserhaltefähigkeit zur Folge, sodass die ursprüngliche Morphologie hierzu als optimiert betrachtet werden kann. Die vereinfachte Struktur der Simulation diente als Vorlage für einen textilen Nachbau, welcher mithilfe von Beflockungstechnik angefertigt wurde. Die in der Feder beobachtete Strukturveränderung konnten hierbei nicht nachgebildet werden. Mit einer 10,6-fachen Wasseraufnahmekapazität, in Bezug auf das Trockengewicht, reicht das neu entwickelte Textil nicht an die Kapazität des biologischen Vorbilds (20,6-fache Wasseraufnahmekapazität) heran. Hierfür ist wahrscheinlich das Fehlen eines Randsaumes, bzw. ein verringerter Ordnungsgrad innerhalb der Mikrostrukturen verantwortlich. Im Gegensatz zur Naturfaser-Viskose ist die Wasseraufnahme ebenfalls geringer, da das Material der Naturfaser-Viskose zusätzlich quillt. Gegenüber dem Schwamm nimmt das Textil bei vierminütiger Benetzung jedoch hochsignifikant mehr Wasser auf, da hier keine Luft in der Struktur verbleibt. Das neu entwickelte Textil zeigt somit strukturelle und funktionelle Unterschiede zu heute verwendeten Materialien zur Wasserspeicherung. Mithilfe von Ausrüstungen zur chemischen Oberflächenveränderung wäre eine Aufnahme anderer Flüssigkeiten (z.B. Öl) durch den textilen Nachbau der Flughuhnfedern möglich.

Teil V

**Betrachtungen zur
Evolution des Wassertransports**

Betrachtungen zur Evolution des Wassertransports

Obwohl bereits seit über 40 Jahren Publikationen über die Wasseraufnahme der Flughühnfedern vorliegen (siehe CADE & MACLEAN 1967, GEORGE 1969, JOUBERT & MACLEAN 1973), wurden bisher keine Hypothesen zur Evolution dieses einzigartigen Verhaltens formuliert.

Dem Wassertransport der Flughühner ähnlich ist das sogenannte „*Belly-soaking*“ der Regenpfeifer (Charadriidae). Bei sehr hohen Temperaturen am Brutplatz benetzten hierbei Altvögel ihr Brustgefieder mit Wasser und setzten sich anschließend auf ihr Gelege oder die Jungvögel (MACLEAN 1975). Der Zweck dieses Verhaltens wurde in zahlreichen Publikationen diskutiert und besteht wahrscheinlich in der Kühlung der Eier, Jungvögel und/oder des brütenden Altvogels (MACLEAN 1975, SCHARDIEN & JACKSON 1979, SEYMOUR & ACKERMAN 1980, AMAT & MASERO 2007, 2009). Sporadisch konnte dieses Verhalten auch in anderen Vogelfamilien, z.B. bei den Sternidae (GRANT 1981), Rhynchopidae (STRONG & MIYAKO 2004), Recurvirostridae (GOUNTER 1984) und Hirundinidae (JACKSON & SCHARDIEN 1981) nachgewiesen werden. Oftmals tritt „*Belly-soaking*“ jedoch nur in besonders heißen Perioden auf (BEGG & MACLEAN 1976). In Deutschland wurde es bisher nur einmal von GATTER (1971) bei Flussregenpfeifern (*Charadrius dubius*) nachgewiesen. Im Gegensatz zum Verhalten der Flughühner wurde jedoch eine Wasseraufnahme durch die Jungvögel in keinem Fall beschrieben. Darüber hinaus weisen die Federstrukturen der Regenpfeiferartigen keine Merkmale auf, welche auf eine Spezialisierung zur Wasseraufnahme schließen lassen (EIGENE DATEN, unveröff.).

Der hohe adaptive Wert des Wassertransports der Flughühner für die Besiedlung von Trockengebieten steht bei oberflächlicher Betrachtung im Widerspruch zu seiner Einzigartigkeit. Diese Gegensätzlichkeit kann durch zwei Merkmale der Flughühner erklärt werden, welche notwendige Präadaptationen für die Evolution des Wassertransports darstellen.

Die bei Benetzung veränderlichen Mikrostrukturen der Brustfedern sind ebenfalls bei den mit den Flughühnern nahe verwandten und phylogenetisch älteren (HACKETT et al. 2008) Lappentauchern zu finden (siehe Zwergtaucher, Teil I.). Die bisher unbekannte Formveränderung bei Lappentaucherfedern ist möglicherweise zur besseren Durchnässung des Gefieders evolviert, um den bei der Unterwasserjagd störenden Auftrieb zu verringern. Ohne dieses Merkmal wäre ein effektiver Wassertransport bei den Flughühnern nicht möglich. Des Weiteren setzt die Wasseraufnahme aus dem Gefieder die Fähigkeit der Jungen zum Saugtrinken voraus, zu der neben den Tauben und Flughühnern nur wenige Vogelarten, wie z.B. der Pirol *Orilolus oriolus* (WASSMANN 1990, 2004), befähigt sind (WICKLER 1961, ZWEERS 1982). Die Kombination beider Merkmale war somit eine Voraussetzung für die Evolution des Wassertransports und kann nur bei den mit den Flughühnern nächstverwandten Stelzrallen und Tauben auftreten. Letztere decken den Nahrungs- und Flüssigkeitsbedarf ihrer Jungen jedoch durch eine selbstproduzierte Kropfmilch (GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER 1980), sodass ein Wassertransport nicht benötigt wird. Die Gefiederstruktur sowie das Trinkverhalten der ebenfalls nahe verwandten, und auf Madagaskar mit nur drei Arten endemisch vorkommenden Stelzrallen ist bisher nicht bekannt.

Ein möglicher Ablauf der Evolution des Wassertransports ist in vier Stufen vorstellbar:

- 1) Da Flughühner an ihren Brutplätzen oft Temperaturen von 40-50°C (THOMAS & ROBIN 1977), teilweise bis zu 73°C (GEORGE 1970), ausgesetzt sind, ist es wahrscheinlich, dass Mechanismen zum Schutz der Eier, Jungvögel sowie der brütenden Altvögel vor Überhitzung evolviert sind. Hierbei ist eine anfänglich, unregelmäßige Kühlung durch „*Belly-soaking*“, ähnlich der Regenpfeifer, vorstellbar.
- 2) Aufgrund der dauerhaften Besiedlung von heißen Standorten könnte bei den Flughühnern das eigentlich seltene Phänomen des „*Belly-soakings*“ zu einem permanenten Verhalten während der Jungenaufzucht ausgeprägt worden sein.

Durch die veränderlichen Mikrostrukturen könnte hierbei eine größere Wasseraufnahme und somit auch eine effektivere Kühlung gewährleistet worden sein.

3) Bei regelmäßiger Benetzung des Gefieders mit Wasser, ist eine (anfangs zufällige) Aufnahme durch die zum Saugtrinken befähigten Jungen wahrscheinlich. Diese Art der Wasserversorgung erhöhte hierbei die Überlebenswahrscheinlichkeit der Brut, sodass das anfänglich nur zur Kühlung genutzte Verhalten einem Funktionswandel unterlag um zu einem späteren Zeitpunkt ausschließlich der Wasserversorgung zu dienen. Die somit erlangte Unabhängigkeit von nahen Wasserstellen ermöglichte den Flughühnern nun die Besiedlung von trockeneren Regionen und somit auch die Vermeidung von zahlreichen, terrestrischen Nesträubern.

4) Da zu erwarten ist, dass die Menge des transportierten Wassers in direktem Zusammenhang mit dem Bruterfolg steht, liegt ein großer Selektionsdruck auf der spezialisierten Federstruktur. Zur Erhöhung der Aufnahmekapazität haben sich möglicherweise im Laufe der Evolution die Federstrahlen stark verlängert sowie ein Randsaum ausgebildet.

Das genaue Alter des Wassertransports ist aufgrund fehlender Fossilien nicht zu ermitteln. Wenn der Wassertransport jedoch als Autapomorphie der Flughühner (beim Tibet-Flughuhn sekundär verloren) angesehen wird, so ist von einem Mindestalter dieser Verhaltensweise von 28 Millionen Jahren auszugehen.

Gesamtzusammenfassung

Flughühner (Pteroclididae) leben in den Trockengebieten Afrikas und Asiens. Die Altvögel tragen über große Strecken Wasser zu ihren Jungen, das sie in ihren Brustfedern transportieren. Obwohl bisher schon einige Publikationen zur extremen Wasseraufnahmekapazität der Brustfedern vorliegen, ist die Funktionsmorphologie des Wassertransports bisher ungeklärt.

Ziele der Arbeit sind die Aufklärung der **Funktionsmorphologie**, der **Benetzungseigenschaften** sowie der **Kapazität der Wasseraufnahme** der Flughuhnfedern. Durch **Computersimulationen** sollten die Strukturparameter für eine ideale Wasserspeicherung ermittelt werden. Die Ergebnisse sollen als Vorlagen für ein **bionisches Textil** verwendet werden. Zusätzlich sollten Hypothesen zur möglichen **Evolution des Wassertransports** der Flughühner formuliert werden.

Zur Klärung der **Funktionsmorphologie** wurde die Anordnung der Federn (Pterylographie) der Flughühner im Brustbereich erfasst und mit anderen Vogelarten verglichen. Es zeigte sich, dass die Brustfedern der Flughühner im Vergleich zu 118 anderen Vogelarten in ihrer Anordnung abweichen. Sie wurden mithilfe von Lichtmikroskopie, Rasterelektronenmikroskopie und Rasterkraftmikroskopie detailliert beschrieben. Wenn die Federmikrostrukturen benetzt werden verändert sich ihre Morphologie. Diese Formveränderung konnte auf eine interne Quellstruktur zurückgeführt werden und ist der erste Nachweis einer gezielten hygroskopischen Bewegung bei Tieren.

Die **Benetzungseigenschaften** der Federn der Flughühner und der Vergleichsarten wurden untersucht, um zu klären, ob die jeweiligen hydrophilen bzw. hydrophoben Eigenschaften durch die Struktur oder durch die Oberflächeneigenschaften zu erklären sind. Hierzu wurde der materialabhängige Kontaktwinkel sowie die strukturellen Parameter der Federn ermittelt und daraus der eigentliche Kontaktwinkel berechnet. Die Hydrophobie der Vergleichsarten ist auf die

Oberflächeneigenschaften und die Federstruktur zurückzuführen. Im Gegensatz dazu ist bei den Flughühnern der hydrophile Kontaktwinkel des Federmaterials für die gute Benetzbarkeit verantwortlich.

Die **Wasseraufnahmekapazität** der Brustfedern der Flughühner, Vergleichsarten sowie technischen Materialien (z.B. Schwamm & Naturfaser-Viskose) wurde bestimmt. Beim Eintauchen der Flughuhnfedern und der Naturfaser-Viskose in Wasser, erreichen diese sofort ihre maximale Aufnahmekapazität, während allen anderen Federn und Materialien Wasser langsamer aufnehmen. Bei Totalbenetzung erreichen Flughuhnfedern (mit Ausnahme des Schwammes) die größte relative Aufnahmekapazität. Aufgrund dieser Ergebnisse wurden Flughuhnfedern als vielversprechendes bionisches Vorbild eingestuft.

Für die **Computersimulationen** wurde digital die Mikrostruktur der Flughuhnfeder nachgebildet, um das extreme Wasserhaltevermögen nachzustellen. Eine digitale Veränderung der natürlichen Strukturen hatte eine Verschlechterung der Wasserhaltefähigkeit zur Folge, sodass die Morphologie der Flughuhnfedern als optimiert betrachtet wurde.

Die Simulation diente als Vorlage für einen **textilen Nachbau**, der durch Beflockungstechnik angefertigt wurde. Dieser Nachbau hat zwar eine geringere Wasseraufnahmekapazität als das biologische Vorbild, jedoch weist er teilweise signifikant höhere Aufnahmekapazitäten auf als heute verwendete Materialien.

Des Weiteren wurde eine Hypothese zum **Evolutionsverlauf** des Wassertransports der Flughühner vorgestellt. Hierbei wird ein Übergang von einem anfänglichem Kühlungsverhalten der Brut zu einem späteren Tränken der Jungen postuliert.

Summary

Sandgrouses (Pteroclididae) live in the arid areas of Africa and Asia. The adult birds transport water in their breast feathers over long distances to their young. Although some publications have been available on the extreme water absorption capacity of the breast feathers the functional morphology of the water transport is still unclear. Objectives of the work are to elucidate the **functional morphology**, the **wetting properties** and the **water absorption capacity** of the sandgrouse feathers. Using **computer simulations**, the structural parameters for the best water storage should be determined. The results will be used as templates for a biomimetic **textile replica**. In addition, hypotheses on the possible evolution of water transport of the sandgrouses should be formulated.

The Pterylography of sandgrouses has been described and compared with 118 different species. In sandgrouses, the arrangement of the breast and abdominal feathers differs significantly from other taxa. The breast feather structures of sandgrouses and four comparison species were documented. The **function of morphology** in the transportation of water is analyzed in detail by using light microscopy, scanning electron microscopy and atomic force microscopy and structural changes to internal feather structures when wetted, were documented for the first time.

The established determination of **wetting properties** of feathers could be significantly refined by inclusion of the material-dependent contact angle. Here, it was demonstrated that the surface properties of the feathers, as well as the feather structure are responsible for strong water repellency in non-sandgrouse species. The hydrophilic contact angle of the feather material is responsible for the strong wettability of the sandgrouse feathers.

Water absorption capacity was compared between breast feathers of sandgrouses, non-sandgrouse species and technical materials (e.g. sponge & natural fibre viscose).

Sandgrouse feathers and natural viscose reached full capacity within a few seconds, while all other feathers and the technical materials tested showed a linear increase of saturation. In total wetting, the sandgrouse feathers reached the highest relative absorptive capacity with the exception of the sponge. Due to a rapid water intake and a high absorption capacity, the breast feathers of sandgrouses were proposed as an attractive model for new materials adapted for fluid uptake.

In **computer simulations**, the extreme water retention capacity of the sandgrouse feathers could be simulated. A digital changing of this structure resulted in a disproportional loss of the water-holding capacity, therefore the natural morphology can already be considered as optimized.

Furthermore, this simulation was used as a template for a **textile replica**, which was produced by flocking. The structural changes observed in the feathers could not be reproduced in the replica, which had a lower water absorption capacity compared to the biological model. The novel textile exhibited structural and functional differences to technical materials used these days and reached in some cases a significantly better absorption capacity.

Moreover, a hypothesis on the **evolution** of water transport was presented for the first time. Consideration of preadaptations such as a transition from an initial cooling behavior for the brood developing into a later mechanism for water transport to the young birds was postulated.

Danksagung

Herrn **Prof. Dr. Dieter Wittmann** danke ich sehr für die Idee zu dieser Arbeit, seiner konstruktiven Kritik zu allen Zeiten während ihrer Entstehung und die Anstellung am Institut. Darüber hinaus möchte ich mich sehr für sein Vertrauen bedanken, das er mir bei der Erstellung dieser Arbeit große Freiräume gab, sich aber bei Fragen immer Zeit nahm um diese ausführlich zu klären.

Herrn **Prof. Dr. Gerhard von der Emde** möchte ich nicht nur für die Übernahme des Koreferats sehr herzlich danken, sondern auch für sein Interesse an dieser Arbeit während ihrer gesamten Entstehungszeit. Seine Anregungen und vor allem die Aufnahme in das Graduiertenkolleg Bionik haben diese Arbeit grundlegend positiv beeinflusst.

Für Ihre Bereitschaft und Zeit zur Teilnahme an der Promotionskommission möchte ich Herrn **Prof. Dr. Maximilian Weigend** und Herrn **Prof. Dr. Jes Rust** sehr herzlich danken.

Für die Durchführung der Simulationen innerhalb des BMBF-Projekts möchte ich mich bei Herrn **Prof. Dr. Michael Griebel** und Herrn **Alexander Rüttgers** vom Institut für Numerische Simulation in Bonn bedanken. Besonders Herrn Rüttgers bin ich für die zahlreichen Gespräche zur digitalen Umsetzung der Mikrostruktur zu großem Dank verpflichtet. Bei Herrn **Dr. Thomas Stegmaier**, Herrn **Dr. Andreas Scherrieble** und vor allem bei Frau **Cigdem Kaya** vom Institut für Textil- und Verfahrenstechnik Denkendorf möchte ich mich für zahlreiche konstruktive Projekttreffen, Bereitstellung verschiedener Ausrüstungen und vor allem für die Möglichkeit des textilen Nachbaus der Flughuhnfeder sehr herzlich bedanken. Herrn **Dr. Henry Roßmaier** von der Henkel AG & Co. KgaA möchte ich für die Bereitstellung von Labormaterial und die Durchführung von Analysen danken.

Dem Graduiertenkolleg „**Bionics – Interactions across Boundaries to the Environment**“ möchte ich sehr herzlich für die Aufnahme, Weiterbildung und

Anregung von Kooperationen danken. Besonders möchte ich mich hierbei bei Herrn **Prof. Dr. Helmut Schmitz** und Herrn **Dr. David Klocke** bedanken, welche die Untersuchungen am Atom-Kraft-Mikroskop erst ermöglichten. Allen Teilnehmern des Graduiertenkollegs bin ich für die zahlreichen Anregungen, Diskussionen und der freundschaftlichen Atmosphäre während sämtlicher Veranstaltungen zu großem Dank verpflichtet.

Herr **Lars Pastrik** war mir während meiner Dissertation immer ein kompetenter Ansprechpartner bei vielfältigen Fragen. Die Zusammenarbeit mit ihm bei verschiedenen Messverfahren, Berechnungen sowie in allgemeinen Diskussionen war immer eine sehr große Hilfe und freundschaftlich geprägt. Bei Frau **Jula Werres** und Herrn **Martin Piefke** möchte ich mich u.a. bei der Erstellung von Fotos der Flughühner und Federn bedanken.

Herrn **Dr. Matthias Schindler** und Herrn **Dr. André Hamm** danke ich für konstruktive Kritik und die Möglichkeit bei verschiedenen Kursen und Exkursionen Lehrerfahrung zu sammeln. Frau **Ingrid Nüssle** danke ich für die Erstellung von Dünnschnitten, sowie Ihre tägliche Hilfe bei der Beschaffung von benötigten Materialien. Herrn **Uwe Sarter** möchte ich für die Erstellung von Versuchsaufbauten und praktischen Tipps für die verschiedensten technischen Probleme danken. Herrn **Fred König** bin ich für seine jahrelange Pflege der Nahrungspflanzen der Flughühner und Frau **Mari-Rose Wirts** für ihre Hilfe bei bürokratischen Fragen dankbar. Darüber hinaus möchte ich allen Mitarbeitern, Doktoranden, Diplomanden, Bachelor/Master-Kandidaten und Ehemaligen der Tierökologie für eine wunderschöne Zeit auf Gut Melb danken.

Folgenden Personen möchte ich für Ihre Hilfe bei der Beschaffung von Federproben, Literatur und weiterer Unterstützung danken:

Frau **Dr. van den Elzen**, Herrn **Darius Stiels** (beide ZFMK), Frau **Jutta Kasimir** (Trophäendienst c.c., Windhoek), Herrn **Klaus Völker** (Institut für Zoologie, Bonn),

Herrn **Matthias Hendel** (Zoo Dresden), der Nationalparkverwaltung des **Ruaha National Parks** (Msembe, Tansania), Herrn **Markus Lambertz** (Institut für Zoologie, Bonn), Herrn **Michael Bennemann**, Herrn **Philipp Comanns** (beide Institut für Biologie II, Aachen), Frau **Liz Baker** (Iringa, Tansania) und Herrn **Hugh Chittenden** (Eshowe, Südafrika). Den Praktikanten **Elaine Verhaert** und **Kai Gerschlauser** möchte ich für Hilfe bei der Aufnahme und Digitalisierung von Daten danken.

Meiner Lebensgefährtin **Claudia Stommel** (Institut für Zoo- und Wildtierforschung, Berlin) und Frau **Dr. Miriam Wilmes** (Institut für Medizinische Mikrobiologie, Immunologie und Parasitologie, Bonn) bin ich für Korrekturen sowie eine inhaltlich kritische Durchsicht der Arbeit zu großem Dank verpflichtet. Darüber hinaus möchte ich mich bei Claudia für Ihre Geduld, Unterstützung und ihr Verständnis für zahlreiche wochenendlosen Wochen bedanken.

Meiner Familie, insbesondere **meinen Eltern** möchte ich für die große Unterstützung während des Diplom- und Promotionsstudiums danken. Ohne Ihre Geduld seit meinen Kindertagen unzählige Naturbücher, Tierfilme und Zoobesuche zu ertragen, wäre diese Arbeit niemals entstanden. Meiner Tochter **Lara** habe ich diese Arbeit gewidmet, da sie mir jederzeit die nötige Kraft schenkte die Dissertation erfolgreich zu beenden.

Dem Bundesministerium für Bildung und Forschung (**BMBF**) möchte ich für die Finanzierung des Projektes „**Entwicklung umweltfreundlicher Trennverfahren für Ölemulsionen – Innovationen durch Transfer der Funktionen spezialisierter Insekten und Vögel**“ innerhalb der Maßnahme **BIONA** (Bionische Innovationen für nachhaltige Produkte und Technologien) sehr herzlich danken, sowie dem **Deutschen Zentrum für Luft- und Raumfahrt** welches diese Fördermaßnahme als Projektträger begleitet hat.

Literaturverzeichnis

ALDRICH, E. C. (1956). Pterylography and molt of the Allen hummingbird. *The Condor*, 58(2), 121–133.

AMAT, J. A., & MASERO, J. A. (2008). Belly-soaking: a behavioural solution to reduce excess body heat in the Kentish plover *Charadrius alexandrinus*. *Journal of Ethology*, 27(3), 507–510.

AMAT, J. A., & MASERO, J. A. (2007). The functions of belly-soaking in Kentish plovers *Charadrius alexandrinus*. *Ibis*, 149, 91–97.

ARCHER, G. F., & GODMAN, E. M. (1937). *The birds of British Somaliland and the Gulf of Aden* (2nd ed.). London: Gurney and Jackson.

BAKER, A. J., PEREIRA, S. L., & PATON, T. A. (2007). Phylogenetic relationships and divergence times of Charadriiformes genera: multigene evidence for the Cretaceous origin of at least 14 clades of shorebirds. *Biology Letters*, 3(2), 205–210.

BARTHLOTT, W., & NEINHUIS, C. (1997). Purity of the sacred lotus, or escape from contamination in biological surfaces. *Planta*, 202(1), 1–8.

BAUER, K. M., & GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N. (1966). *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. (Niethammer, Günther, Ed.) (Vol. Band 1. Gaviiformes - Phoenicopteriformes). Frankfurt am Main: Akademische Verlagsgesellschaft.

BEGG, G. W., & MACLEAN, GORDON L. (1976). Belly-soaking in the Whitecrowned Plover. *The Ostrich*, 47, 65.

BERGER, A. J., & LUNK, W. A. (1954). The Pterylosis of the Nestling "Coou Ruficeps." *The Wilson Bulletin*, 66(2), 119–126.

BERGMANN, H.-H. (1987). *Die Biologie des Vogels*. Wiesbaden: AULA-Verlag.

BERGMANN, H.-H. (2010). Aves, Vögel. In Westheide, Wilfried & Rieger, Gunde (Eds.), *Spezielle Zoologie. Teil 2: Wirbel- oder Schädeltiere* (2nd ed.). Heidelberg: Spektrum Akademischer Verlag.

BEZZEL, E. (1985). *Kompendium der Vögel Mitteleuropas: Nonpasseriformes - Nichtsingvögel*. Wiesbaden: AULA-Verlag.

BEZZEL, E., & PRINZINGER, R. (1990). *Ornithologie* (2nd ed.). Stuttgart: Ulmer.

- BÖCK, P. (1984). *Der Semidünnschnitt*. München: J. F. Bergmann Verlag.
- BONAPARTE, C. L. (1831). *Saggio di una distribuzione metodica degli animali vertebrati*. Rome: Antonio Boulzaler.
- BORMASHENKO, E., BORMASHENKO, Y., STEIN, T., WHYMAN, G., & BORMASHENKO, E. (2007). Why do pigeon feathers repel water? Hydrophobicity of penna, Cassie–Baxter wetting hypothesis and Cassie–Wenzel capillarity-induced wetting transition. *Journal of Colloid and Interface Science*, 311(1), 212–216.
- BORMASHENKO, E., POGREB, R., STEIN, T., WHYMAN, G., ERLICH, M., MUSIN, A., MACHAVARIANI, V., AURBACH, D. (2008). Characterization of rough surfaces with vibrated drops. *Physical Chemistry Chemical Physics*, 10(27), 4056.
- BORMASHENKO, E., STEIN, T., WHYMAN, G., BORMASHENKO, Y., & POGREB, R. (2006). Wetting Properties of the Multiscaled Nanostructured Polymer and Metallic Superhydrophobic Surfaces. *Langmuir*, 22(24), 9982–9985.
- BOULTON, R. (1927). Ptilosis of the House Wren (*Troglodytes aedon aedon*). *The Auk*, 44(3), 387–414.
- BOWEN, W. W. (1930). *Nyctiperdix*, Roberts: Fifth Preliminary Paper on the Birds Collected during the Gray African Expedition: 1929. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 82, 145–148.
- BUSCHING, W.-D. (2005). *Einführung in die Gefieder- und Rumpfungs-kunde* (2. Auflage.). Wiebelsheim: AULA-Verlag.
- BUXTON, P. A. (1923). *Animal Life in Deserts, a Study of the Fauna in Relation to the Environment*. London: Arnold.
- CABANIS, J. L. (1868). Protokoll der VII. Monats-Sitzung. *Journal für Ornithologie*, 16(6), 407–415.
- CADE, T. J., & MACLEAN, G. L. (1967). Transport of water by adult sandgrouse to their young. *The Condor*, 69(4), 323–343.
- CASSIE, A. B. D., & BAXTER, S. (1944). Wettability of porous surfaces. *Transactions of the Faraday Society*, 40, 546–551.
- CHANDLER, A. C. (1916). A study of the structure of feathers: With reference to their taxonomic significance. *University of California Publications in Zoology*, 13(11), 243–446.

- CLARK, H. L. (1893). The Pterylography of the Pileated Woodpecker (*Ceophloeus pileatus*). *Science*, 565, 302–303.
- CLARK, H. L. (1901). The pterylosis of *Podargus*: with notes on the pterylography of the Caprimulgi. *The Auk*, 18(2), 167–171.
- CLARK, H. L. (1918). The Pterylosis of the Wild Pigeon. *The Auk*, 35(4), 416–420.
- CLARK, H. L. (1945). The Pteryloses of Some Australian Birds. *The Auk*, 62(1), 70–74.
- CLENCH, M. H. (1970). Variability in body pterylosis, with special reference to the genus *Passer*. *The Auk*, 87(4), 650–691.
- CLENCH, M. H. (1992). Pterylography of birds-of-paradise and the systematic position of Macgregor's Bird-of-Paradise (*Macgregoria pulchra*). *The Auk*, 109(4), 923–928.
- CLENCH, M. H. (1995). Body pterylosis of woodcreepers and ovenbirds (Dendrocolaptidae and Furnariidae). *The Auk*, 112(3), 800–804.
- COMANNS, P., EFFERTZ, C., HISCHE, F., STAUDT, K., BÖHME, W., & BAUMGARTNER, W. (2011). Moisture harvesting and water transport through specialized micro-structures on the integument of lizards. *Beilstein Journal of Nanotechnology*, 2, 204–214.
- DANILATOS, G. D., & POSTLE, R. (1981). Dynamic mechanical properties of keratin fibers during water absorption and desorption. *Journal of Applied Polymer Science*, 26, 193–200.
- DE BALSAC, H. H. (1936). Biogéographie des mammifères et des oiseaux de l'Afrique du Nord. *Bulletin Biologique de France et de Belgique*, 21.
- DEL JUANA, E. (1997). Family Pteroclididae (Sandgrouse). In *Handbook of the Birds of the World* (Vol. 4. Sandgrouse to Cuckoos). Barcelona: Lynx Edicions.
- DEMAY, I. S. (1940). A study of the pterylosis and pneumaticity of the screamer. *The Condor*, 42(2), 112–118.
- DOVE, C. J. (1997). Quantification of microscopic feather characters used in the identification of North American plovers. *The Condor*, 99, 47–57.
- DRESSLER, R. L. (1982). Biology of the orchid bees (Euglossini). *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13, 373–394.
- DYCK, J. (1973). Feather structure: the surface of barbs and barbules. *Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere*, 90, 550–566.

- ELOWSON, A. M. (1984). Spread-Wing Postures and the Water Repellency of Feathers: A Test of Rijke's Hypothesis. *The Auk*, 101, 371–383.
- ELOWSON, A. M. (1987). Response to AM Rijke. *The Auk*, 104(1), 142–143.
- ERICSON, P. G., ENVALL, I., IRESTEDT, M., & NORMAN, J. A. (2003). Inter-familial relationships of the shorebirds (Aves: Charadriiformes) based on nuclear DNA sequence data. *BMC Evolutionary Biology*, 3(1), 16.
- EXTRAND, C. (2002). Water Contact Angles and Hysteresis of Polyamide Surfaces. *Journal of Colloid and Interface Science*, 248(1), 136–142.
- FABRICIUS, E. (1956). What makes the plumage of birds waterproof? *Zoologisk revy*, 18, 71–83.
- FILSHIE, B. K., & ROGERS, G. E. (1962). An Electron Microscope Study of the fine Structure of Feather Keratin. *The Journal of Cell Biology*, 13, 1–12.
- FISHER, H. I. (1939). Pterylosis of the black vulture. *The Auk*, 56(4), 407–410.
- FISHER, H. I. (1942). The Pterylosis of the Andean Condor. *The Condor*, 44(1), 30–32.
- FOSTER, M. S. (1967). Pterylography and age determination in the Orange-crowned Warbler. *The Condor*, 69(1), 1–12.
- FRISCH, O. VON. (1970). Zur Brutbiologie und Zucht des Spiessflughuhns (*Pterocles alchata*) in Gefangenschaft. *Journal für Ornithologie*, 111(2), 189–195.
- GATTER, W. (1971). Wassertransport beim Flußregenpfeifer (*Charadrius dubius*). *Die Vogelwelt*, 92, 100–103.
- GEORGE, U. (1969). Über das Tränken der Jungen und andere Lebensäußerungen des Senegal-Flughuhns, *Pterocles senegallus*, in Marokko. *Journal für Ornithologie*, 110(2), 181–191.
- GEORGE, U. (1970). Beobachtungen an *Pterocles senegallus* und *Pterocles coronatus* in der Nordwest-Sahara. *Journal für Ornithologie*, 111(2), 175–188.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N., & BAUER, K. M. (1980). *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. (Glutz von Blotzheim, Urs N., Ed.) (Vol. Band 9. Columbiformes - Piciformes). Wiesbaden: Akademische Verlagsgesellschaft.

- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N., & BAUER, K. M. (1982). *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. (Glutz von Blotzheim, Urs N., Ed.) (Vol. Band 8/I Charadriiformes (3. Teil)). Wiesbaden: Akademische Verlagsgesellschaft.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N., BAUER, K. M., & BEZZEL, E. (1977). *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. (Glutz von Blotzheim, Urs N., Ed.) (Vol. Band 7. Charadriiformes (2. Teil)). Wiesbaden: Akademische Verlagsgesellschaft.
- GMELIN, J. F. (1789). *Caroli a Linné systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Editio decima tertia, aucta, reformata* (Vol. 2. Aves). Leipzig: Georg Emanuel Beer.
- GOULD, J. (1843). Nine new birds, collected during the recent voyage of HMS Sulphur. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 11, 103–107.
- GOULD, J. (1850). William Yarrell Esq. V.P., in the Chair. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 18(1), 89–98.
- GOUTNER, V. (1984). Belly-soaking in the Avocet. *Ostrich*, 55(3), 167–168.
- GRANT, G. S. (1981). Belly-soaking by Incubating Common, Sandwich, and Royal Terns. *Journal of Field Ornithology*, 52, 244.
- GRÉMILLET, D., CHAUVIN, C., WILSON, R. P., LE MAHO, Y., & WANLESS, S. (2005). Unusual feather structure allows partial plumage wettability in diving great cormorants *Phalacrocorax carbo*. *Journal of Avian Biology*, 36(1), 57–63.
- GRÉMILLET, D., WILSON, R. P., WANLESS, S., & PETERS, G. (1999). A tropical bird in the Arctic (the cormorant paradox). *Marine Ecology Progress Series*, 188, 305–309.
- GRÉMILLET, D., TUSCHY, I., & KIERSPEL, M. (1998). Body temperature and insulation in diving Great Cormorants and European Shags. *Functional Ecology*, 12, 386–394.
- GRÉMILLET, D., WANLESS, S., CRASS, D. N., LINTON, D., HARRIS, M. P., SPEAKMAN, JOHN R., & LE MAHO, Y. (2001). Foraging energetics of arctic cormorants and the evolution of diving birds. *Ecology Letters*, 4, 180–184.
- GRIEBEL, M., DORNSEIFER, T. & NEUNHOEFFER T. (1998) *Numerical Simulation in Fluid Dynamics, a Practical Introduction*. Philadelphia: SIAM.
- HACKETT, S. J., KIMBALL, R. T., REDDY, S., BOWIE, R. C. K., BRAUN, E. L., BRAUN, M. J., ... YURI, T. (2008). A Phylogenomic Study of Birds Reveals Their Evolutionary History. *Science*, 320(5884), 1763–1768.

- HAMMER, Ø, HARPER, D.A.T., & RYAN, P.D. (2001). PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4(1).
- HELM, F. (1884). Ueber die Hautmuskeln der Vögel, ihre Beziehungen zu den Federfluren und ihre Functionen. *Journal für Ornithologie*, 32(3-4), 321–379.
- HERMINGHAUS, S. (2000). Roughness-induced non-wetting. *EPL (Europhysics Letters)*, 52(2), 165.
- HOESCH, W. (1955). *Die Vogelwelt Südwestafrikas*. Windhoek: S.W.A. Wissenschaftliche Gesellschaft.
- HOFMANN, A. (2002). Tensiometer zur Charakterisierung von Flüssigkeiten und deren Grenzflächen. *GIT Labor Fachzeitschrift*, 4/2002, 436–439.
- HOLMES, R. T. (1966). Molt cycle of the Red-backed Sandpiper (*Calidris alpina*) in western North America. *The Auk*, 83(4), 517–533.
- HOMBERGER, D. G., & DE SILVA, K. N. (2000). Functional Microanatomy of the Feather-Bearing Integument: Implications for the Evolution of Birds and Avian Flight. *American Zoologist*, 40, 553–574.
- HUMPHREY, P. S., & CLARK, G. A. (1961). Pterylosis of the Mallard duck. *The Condor*, 63(5), 365–385.
- HUSSLAGE, B., VAN DAM, E., DEN HERTOEG, D., STEHOUWER, P., & STINSTRA, E. (2003). Collaborative Metamodeling: Coordinating Simulation-based Product Design. *Concurrent Engineering*, 11(4), 267–278.
- ICZN (2000). *Internationale Regeln für die Zoologische Nomenklatur. Offizieller Deutscher Text*. (Kraus, Otto, Trans.) (4th ed.). Keltern-Weiler: Goecke & Evers.
- ILLIGER, J. K. W. (1811). *Prodromus Systematis Mammalium et Avium*. Salfeld.
- JACKSON, J. A., & SCHARDIEN, B. J. (1981). Belly-soaking as a possible thermoregulatory mechanism in nesting Purple Martin. *North American Bird Bander*, 6(1), 12–13.
- JOUBERT, C. S. W., & MACLEAN, G. L. (1973). The structure of the water-holding feathers of the Namaqua Sandgrouse. *Zoologica Africana*, 8(2), 141–152.
- KALCHREUTER, H. (1979). Zur Mauser der äquatorialen Flughühner *Pterocles exustus* und *P. decoratus*. *Bonner zoologische Beiträge*, 30(1-2), 102–116.

- KENNEDY, R. J. (1970). Directional Water-shedding Properties of Feathers. *Nature*, 227(5259), 736–737.
- KLOCKE, D., & SCHMITZ, H. (2012). Material properties of photomechanical infrared receptors in pyrophilous *Melanophila* beetles and *Aradus* bugs. *Acta Biomaterialia*, 8(9), 3392–3399.
- LANGLEY, J. N. (1903). On the sympathetic system of birds, and on the muscles which move the feathers. *The Journal of Physiology*, 30(3-4), 15–252.
- LEEDER, J. D., & WATT, I. C. (1965). The Role of Amino Groups in Water Absorption by Keratin. *The Journal of Physical Chemistry*, 69(10), 3280–3284.
- LEPORA, N. F., VERSCHURE, P., & PRESCOTT, T. J. (2013). The state of the art in biomimetics. *Bioinspiration & Biomimetics*, 8(1), 013001.
- LICHTENSTEIN, H. (Ed.). (1823). *Verzeichniss der Doubletten des Zoologischen Museums der Königl. Universität zu Berlin: nebst Beschreibung vieler bisher unbekannter Arten von Säugethieren, Vögeln, Amphibien und Fischen*. Berlin.
- LINGHAM-SOLIAR, T., BONSER, R. H. C., & WESLEY-SMITH, J. (2009). Selective biodegradation of keratin matrix in feather rachis reveals classic bioengineering. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1685), 1161–1168.
- LINNAEUS, C. (1758). *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Tomus I. Editio decima, reformata. Holmiae. (Laurentii Salvii)*.
- LINNAEUS, C. (1766). *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Tomus I. Editio duodecima, reformata. Holmiae. (Laurentii Salvii)*.
- LINNAEUS, C. (1771). *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis* (Vol. v. 1, pt. 2). Leibzig.
- LLOYD, P., LITTLE, R. M., & CROWE, T. M. (2001). The breeding biology of the Namaqua Sandgrouse, *Pterocles namaqua*. *Ostrich*, 72(3-4), 169–178.
- LLOYD, P., LITTLE, R. M., CROWE, T. M., & SIMMONS, R. E. (2001). Rainfall and food availability as factors influencing the migration and breeding activity of Namaqua Sandgrouse, *Pterocles namaqua*. *Ostrich*, 72(1-2), 50–62.

- LLOYD, P., DURRANS, L., GOUS, R., LITTLE, R. M., & CROWE, T. M. (2000). The diet and nutrition of the Namaqua sandgrouse, an arid-zone granivore. *Journal of Arid Environments*, 44(1), 105–122.
- LLOYD, P., LITTLE, R. M., & CROWE, T. M. (2001). Food availability and seasonal variation in nest predation pressure as factors influencing the timing of breeding of Namaqua sandgrouse in the Nama Karoo, South Africa. *African Zoology*, 36(1), 1–11.
- LUNAU, K. (1992). Evolutionary aspects of perfume collection in male euglossine bees (Hymenoptera) and of nest deception in bee-pollinated flowers. *Chemoecology*, 3(2), 65–73.
- MACLEAN, G. L. (1967). Die systematische Stellung der Flughühner (Pteroclididae). *Journal für Ornithologie*, 108(2), 203–217.
- MACLEAN, G. L. (1968). Field studies on the sandgrouse of the Kalahari desert. *Living Bird*, 7, 209–235.
- MACLEAN, G. L. (1975). Belly-soaking in the Charadriiformes. *Journal of the Bombay Natural History Society*, 72, 74–82.
- MACLEAN, G. L. (1983). Water Transport by Sandgrouse. *BioScience*, 33(6), 365–369.
- MARMUR, A. (2006). Soft contact: measurement and interpretation of contact angles. *Soft Matter*, 2(1), 12.
- MATTHECK, C., & BETHGE, K. (1998). The structural optimization of trees. *Naturwissenschaften*, 85(1), 1–10.
- MAUERSBERGER, G. (1995). *Urania-Tierreich Vögel*. Leipzig: Jena; Berlin: Urania-Verlag.
- MCDOWELL, S. (1947). Pterylography of the Drongo (*Dicrurus modestus coracinus*). *The Auk*, 64, 303.
- MEADE-WALDO, E. G. B. (1896). Sand Grouse breeding in captivity. *Zoologist*, 3, 298–299.
- MEADE-WALDO, E. G. B. (1906). Sandgrouse. *The Avicultural magazine (New Ser.)*, 4, 219–222.
- MEINERTZHAGEN, R. (1954). *Birds of Arabia*. London: Oliver and Boyd.
- MEWALDT, L. R. (1958). Pterylography and natural and experimentally induced molt in Clark's Nutcracker. *The Condor*, 60(3), 165–187.

- MILLER, A. H., & FISHER, H. I. (1938). The pterylosis of the California condor. *The Condor*, 40(6), 248–256.
- MLÍKOVSKÝ, J. (2002). *Cenozoic birds of the world. Part 1: Europe*. Ninox Press, Praha, Europe.
- MOURER-CHAUVIERÉ, C. (1992). Un ganga primitif (Aves, Columbiformes, Pteroclididae) de très grande taille dans le paléogène des phosphorites du Quercy (France). *Comptes rendus de l'Académie des sciences. Série 2, Mécanique, Physique, Chimie, Sciences de l'univers, Sciences de la Terre*, 314(2), 229–235.
- MOURER-CHAUVIERÉ, C. (1993). Les gangas (Aves, Columbiformes, Pteroclididae) du Paleogene et du Miocene inferieur de France. *Palaeovertebrata*, 22(2-3), 73–98.
- MUNK, K. (2002). *Grundstudium Biologie - Zoologie* (1st ed.). Heidelberg, Berlin: Spektrum Akademischer Verlag.
- NITZSCH, C. L. (1840). *System der Pterylographie*. Halle: Eduard Anton.
- OHMART, R. D. (1967). Comparative molt and pterylography in the quail genera *Callipepla* and *Lophortyx*. *The Condor*, 69(6), 535–548.
- PALLAS, P. S. (1773). *Reise durch verschiedene Provinzen des Rußischen Reichs. Zweyter Theil, zweytes Buch vom Jahr 1771*. St. Petersburg: Kayserliche Academie der Wißenschaften.
- PAULING, L., & COREY, R. B. (1951). The Structure of Feather Rachis Keratin. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 37(5), 256–261.
- PITELKA, F. A. (1945). Pterylography, molt, and age determination of American jays of the genus *Aphelocoma*. *The Condor*, 47(6), 229–260.
- QUÉRÉ, D. (2008). Wetting and Roughness. *Annual Review of Materials Research*, 38(1), 71–99.
- RIBAK, G., WEIHS, D., & ARAD, Z. (2005). Water retention in the plumage of diving great cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis*. *Journal of Avian Biology*, 36(2), 89–95.
- RIJKE, A. M., & JESSER, W. A. (2010). The Feather Structure of Dippers: Water Repellency and Resistance to Water Penetration. *The Wilson Journal of Ornithology*, 122(3), 563–568.

- RIJKE, A. M. (1970). Wettability and Phylogenetic Development of Feather Structure in Water Birds. *The Journal of Experimental Biology*, 52, 469–479.
- RIJKE, A. M. (1968). The Water Repellency and Feather Structure of Cormorants, Phalacrocoracidae. *The Journal of Experimental Biology*, 48, 185–189.
- RIJKE, A. M. (1972). The Water-Holding Mechanism of Sandgrouse Feathers. *Journal of Experimental Biology*, 56, 195–200.
- RIJKE, A. M. (1987). The Water Repellency of Water-bird Feathers. *The Auk*, 104(1), 140–142.
- RIJKE, A. M., & JESSER, W. A. (2011). The Water Penetration and Repellency of Feathers Revisited. *The Condor*, 113(2), 245–254.
- RIJKE, A. M., JESSER, W. A., & MAHONEY, S. A. (1989). Plumage Wettability of the African Darter *Anhinga melanogaster* compared with the Double-Crested Cormorant *Phalacrocorax auritus*. *Ostrich*, 60(3), 128–132.
- ROBERTS, A. (1922). Review of the Nomenclature of the South African Birds. *Annals Transvaal Museum*, 8(4), 13–272.
- ROMEIS, B. (1989). *Mikroskopische Technik* (17th ed.). München: Urban und Schwarzenberg.
- RUTSCHKE, E. (1960). Untersuchungen über Wasserfestigkeit und Struktur des Gefieders von Schwimmvögeln. *Zoologische Jahrbücher*, 87, 441–506.
- SAMSON, F. B. (1976). Pterylosis and molt in Cassin's Finch. *The Condor*, 78(4), 505–511.
- SCHMID, D., GRÉMILLET, D. J. H., & CULIK, B. M. (1995). Energetics of underwater swimming in the great cormorant (*Phalacrocorax carbo sinensis*). *Marine Biology*, 123(4), 875–881.
- SCHMIDT-NIELSEN, K. (1964). *Desert animals*. Oxford: Clarendon Press.
- Sclater, W. L. (1922). Notes on African Birds. *Bulletin of the British Ornithologists' Club*, 42, 72–76.
- SEYMOUR, R. S., & ACKERMAN, R. A. (1980). Adaptations to Underground Nesting in Birds and Reptiles. *American Zoologist*, 20(2), 437–447.
- SHUFELDT, R. W. (1888). Observations on the Pterylosis of Certain Picidæ. *The Auk*, 5(2), 212–218.

- SHUFELDT, R. W. (1901). On the Systematic Position of the Sand Grouse (*Pterocles; Syrrhaptes*). *The American naturalist*, 35(409), 11–16.
- SICK, H. (1937). Morphologisch-funktionelle Untersuchungen über die Feinstruktur der Vogelfeder. *Journal für Ornithologie*, 85(2), 206–372.
- SITTE, P., ZIEGLER, H., EHRENDORFER, F., & BRESINSKY, A. (1998). *Strasburger. Lehrbuch der Botanik* (34th ed.). Stuttgart: Gustav Fischer Verlag.
- SMITH, A. (1836). *Report of the expedition for exploring Central Africa from the Cape of Good Hope, June 23, 1834*. Cape Town: Government Gazette Office.
- STARK, D. (1982). *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere* (Vol. Band 3: Organe des aktiven Bewegungsapparates, der Koordination, der Umweltbeziehung, des Stoffwechsels und der Fortpflanzung). Berlin, Heidelberg, New York: Springer Verlag.
- STEPHENSON, R., & ANDREWS, C. A. (1997). The effect of water surface tension on feather wettability in aquatic birds. *Canadian journal of zoology*, 75(2), 288–294.
- STEVENSON, T., & FANSHAWE, J. (2002). *Field Guide to the Birds of East Africa*. London: Christopher Helm.
- STORCH, V., & WELSCH, U. (2005). *Kurzes Lehrbuch der Zoologie* (8th ed.). München: Spektrum Akademischer Verlag.
- STRONG, C. M., & MIYAKO, S. (2004). Black Skimmers Invade the Bay. *Tideline*, 24(1), 1–3.
- STUBBS, F. J. (1910). The mechanism of plumage in water birds. *The Zoologist* (4th ser.), 14, 201–206.
- SVENSSON, L., MULLARNEY, K., & ZETTERSTRÖM, D. (2011). *Der Kosmos Vogelführer: Alle Arten Europas, Nordafrikas und Vorderasiens*. Stuttgart: Franckh-Kosmos.
- TEMMINCK, C. J. (1815). *Histoire naturelle générale des pigeons et des gallinacés*. Amsterdam: Sepps.
- TEMMINCK, C. J. (1925). Nouveau recueil de planches coloriées d'oiseaux, pour de suite et de complément aux planches enluminées de Buffon. *Livraison*, 60, 354–359.
- THOMAS, D. H., & ROBIN, A. P. (1977). Comparative studies of thermoregulatory and osmoregulatory behaviour and physiology of five species of sandgrouse (Aves: Pterocliidae) in Morocco. *Journal of Zoology*, 183(2), 229–249.

- URICH, K. (1990). *Vergleichende Biochemie der Tiere*. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag.
- VERBEEK, N. A. M. (1973). Pterylosis and timing of molt of the Water Pipit. *The Condor*, 75(3), 287–292.
- VOGEL, S. (1974). Ölblumen und ölsammelnde Bienen. *Tropische und subtropische Pflanzenwelt*, 7, 1–267.
- VOGEL, S. (1986). Ölblumen und ölsammelnde Bienen, Zweite Folge: *Lysimachia* und *Macropis*. *Tropische und subtropische Pflanzenwelt*, 54, 1–168.
- VOGEL, S. (1990). Ölblumen und ölsammelnde Bienen, Dritte Folge: *Momordica*, *Thladiantha* und die Ctenoplectridae. *Tropische und subtropische Pflanzenwelt*, 73, 1–186.
- WASSMANN, R. (1990). Saugtrinken beim Pirol (*Oriolus oriolus*). *Journal für Ornithologie*, 331(3), 339–340.
- WASSMANN, R. (2004). *Der Pirol. Ein Tropenwaldvogel in Europa?* Wiebelsheim: AULA-Verlag.
- WEITZEL, G., & LENNERT, K. (1951). Untersuchungen über die Bürzeldrüse der Vögel. I. Die Fettstoffe der Bürzeldrüsen von Enten. *Hoppe-Seyler's Zeitschrift für Physiologische Chemie*, 288(4-6), 251–265.
- WELTER, W. A. (1936). Feather arrangement, development, and molt of the Long-billed Marsh Wren. *The Wilson Bulletin*, 48(4), 256–269.
- WENZEL, R. N. (1936). Resistance of solid surfaces to wetting by water. *Industrial and Engineering Chemistry*, 28(8), 988–994.
- WICKLER, W. (1961). Über die Stammesgeschichte und den taxonomischen Wert einiger Verhaltensweisen der Vögel. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 18(3), 320–342.
- WILSON, R. P., & GRÉMILLET, D. (1996). Body temperatures of free-living African penguins (*Spheniscus demersus*) and bank cormorants (*Phalacrocorax neglectus*). *The Journal of experimental biology*, 199(10), 2215–2223.
- YANG, S., XU, Y., & ZHANG, D. (2006). Morphological basis for the waterproof characteristic of bird plumage. *Journal of Forestry Research*, 17(2), 163–166.
- ZHENG, L., WU, X., LOU, Z., & WU, D. (2004). Superhydrophobicity from microstructured surface. *Chinese Science Bulletin*, 49(17), 1779–1787.

- ZNARI, M., AOURIR, M., RADI, M., & MELIN, J.-M. (2008). Breeding biology of the Black-bellied Sandgrouse *Pterocles orientalis* in west-central Morocco. *Ostrich*, 79(1), 53–60.
- ZWEERS, G. A. (1982). Drinking of the pigeon (*Columba livia* L.). *Behaviour*, 80, 274–317.

Anhänge

Tab. 7: Gemessene Kontaktwinkel an den Brustfedern des Doppelband-Flughuhns, Kormorans und des Kernbeißers. Die Federn des Kernbeißers lagen hierbei unbehandelt (Natur) sowie mit Aceton behandelt vor (siehe Teil II, 2.1).

Nr.	Flughuhn	Kormoran	Kernbeißer (Natur)	Kernbeißer (Aceton)
1.	93,76	96,82	106,4	94,65
2.	86,73	94,13	101,97	88,27
3.	92,84	96,87	102,68	92,43
4.	95,86	88,29	96,12	92,09
5.	97,93	91,56	96,62	82,94
6.	74,86	92,57	101,77	87,86
7.	79,84	96,47	89,26	98,43
8.	98,28	96,42	91,02	98,99
9.	74,81	87,04	93,21	100,72
10.	74,92	92,59	90,58	101,34
11.	67,38	92,23	90,44	91,85
12.	67,14	94,14	88,03	98,93
13.	81,88	91,31	100,91	99,11
14.		89,29	101,53	101,84
15.				93,23
16.				91,8
17.				91,37

Tab. 8: Wasseraufnahmekapazitäten (in Gramm) der Brustfedern, technischen Materialien, dem Flughuhn-Textil sowie der Flughuhnfedern im Verbund (siehe Teil III, 2.1 & Teil IV, 3.2).

Doppelband-Flughuhn (Männchen)

Nr.	Trockengewicht	15s	30s	60s	120s	240s	Totalbenetzung
1.	0,0031	0,068	0,0563	0,0612	0,0604	0,0554	0,0681
2.	0,0036	0,0701	0,0651	0,0714	0,072	0,0704	0,0704
3.	0,0033	0,0313	0,037	0,0473	0,0396	0,0442	0,0515
4.	0,0037	0,0682	0,0669	0,0599	0,0739	0,0671	0,0707
5.	0,0034	0,0762	0,076	0,0712	0,0773	0,0755	0,0893
6.	0,0037	0,0721	0,0886	0,0736	0,073	0,0751	0,0762
7.	0,0029	0,0653	0,0656	0,0673	0,071	0,0753	0,0693
8.	0,0032	0,0631	0,0653	0,0628	0,0656	0,0742	0,0736
9.	0,0037	0,0676	0,0712	0,0631	0,0727	0,0709	0,0668
10.	0,003	0,0698	0,0685	0,0694	0,0676	0,0671	0,0631
11.	0,0034	0,0637	0,0642	0,0684	0,0842	0,0704	0,0634

Namaqua-Flughuhn (Männchen)

Nr.	Trockengewicht	15s	30s	60s	120s	240s	Totalbenetzung
1.	0,002	0,0389	0,0404	0,0382	0,0363	0,0439	0,0439
2.	0,003	0,0581	0,0599	0,0625	0,0586	0,0481	0,0613
3.	0,0026	0,0449	0,0556	0,0511	0,0604	0,0567	0,0632
4.	0,0032	0,0635	0,0662	0,0615	0,067	0,0566	0,0595
5.	0,0036	0,0663	0,073	0,081	0,0704	0,0727	0,0686
6.	0,0032	0,0609	0,0602	0,0621	0,0657	0,0686	0,0576
7.	0,0031	0,06	0,0674	0,0625	0,0665	0,0611	0,0626
8.	0,0038	0,0783	0,0785	0,0834	0,0795	0,0734	0,0723
9.	0,0032	0,0528	0,0523	0,0578	0,0577	0,0594	0,0691
10.	0,0035	0,0706	0,0715	0,0769	0,0709	0,0655	0,0653

Namaqua-Flughuhn (Männchen), Randsaum abgeschnitten

Nr.	Trockengewicht	15s	30s	60s	120s	240s	Totalbenetzung
1.	0,0012	0,0296	0,0276	0,0446	0,0588	0,0334	0,0363
2.	0,0021	0,0482	0,0445	0,0482	0,0466	0,0414	0,0414
3.	0,002	0,0451	0,0382	0,0414	0,0399	0,0398	0,0369
4.	0,0024	0,0504	0,0448	0,0444	0,0426	0,0451	0,0451
5.	0,0029	0,0528	0,0512	0,0531	0,0497	0,0461	0,0444
6.	0,0027	0,0511	0,0474	0,0437	0,0475	0,0495	0,0424
7.	0,0023	0,0583	0,0498	0,0477	0,0527	0,0508	0,0443
8.	0,0033	0,0668	0,0594	0,0618	0,0568	0,0582	0,0562
9.	0,0023	0,0418	0,0426	0,0458	0,0504	0,0413	0,0408
10.	0,0027	0,0514	0,0516	0,0469	0,0448	0,0462	0,0455

Buchfink

Nr.	Trockengewicht	15s	30s	60s	120s	240s	Totalbenetzung
1.	0,0006	0,0008	0,002	0,0016	0,0046	0,0063	0,0099
2.	0,0007	0,0037	0,0035	0,0038	0,006	0,0054	0,0114
3.	0,0008	0,0024	0,0023	0,0092	0,0072	0,007	0,0086
4.	0,0007	0,0045	0,0036	0,0044	0,0052	0,0062	0,0135
5.	0,0007	0,0042	0,0046	0,0094	0,0092	0,0104	0,0127
6.	0,0008	0,001	0,0051	0,0052	0,0052	0,0065	0,0126
7.	0,0007	0,005	0,0033	0,0131	0,01	0,0083	0,0143
8.	0,0008	0,0078	0,0045	0,0082	0,0093	0,0077	0,0101
9.	0,0008	0,0039	0,0047	0,0035	0,0075	0,01	0,0125
10.	0,0009	0,0028	0,0038	0,0056	0,008	0,0104	0,0099

Buntspecht

Nr.	Trockengewicht	15s	30s	60s	120s	240s	Totalbenetzung
1.	0,0017	0,0051	0,0063	0,011	0,012	0,0117	0,0245
2.	0,0021	0,0032	0,0036	0,0039	0,0041	0,0125	0,0447
3.	0,002	0,0044	0,0032	0,0047	0,0178	0,0311	0,0295
4.	0,0018	0,0021	0,0027	0,0034	0,0045	0,0137	0,0099
5.	0,0013	0,003	0,0038	0,0043	0,0084	0,0077	0,0079
6.	0,0019	0,002	0,0025	0,0043	0,004	0,0074	0,0366
7.	0,0017	0,0022	0,0028	0,0031	0,0253	0,0175	0,017
8.	0,002	0,0021	0,0024	0,0034	0,0035	0,0053	0,0233
9.	0,0017	0,0031	0,0037	0,0066	0,0128	0,0103	0,0185
10.	0,0018	0,0021	0,0026	0,0029	0,0039	0,0052	0,0144

Gimpel

Nr.	Trockengewicht	15s	30s	60s	120s	240s	Totalbenetzung
1.	0,0007	0,0017	0,0014	0,0051	0,0072	0,0086	0,0078
2.	0,0007	0,0009	0,0011	0,0013	0,0034	0,003	0,0128
3.	0,0009	0,0029	0,002	0,0035	0,0136	0,0077	0,0101
4.	0,0008	0,0019	0,0021	0,0025	0,0022	0,0092	0,0085
5.	0,0009	0,0017	0,0018	0,0116	0,0152	0,0151	0,0111
6.	0,001	0,0066	0,0088	0,007	0,0094	0,0065	0,0183
7.	0,001	0,003	0,0058	0,0073	0,0054	0,0112	0,012
8.	0,0008	0,0015	0,0018	0,0074	0,0068	0,0083	0,0131
9.	0,0009	0,0037	0,0029	0,0029	0,0032	0,0105	0,0268
10.	0,0007	0,0039	0,0087	0,0121	0,0092	0,0086	0,0103

Goldammer

Nr.	Trockengewicht	15s	30s	60s	120s	240s	Totalbenetzung
1.	0,0007	0,0007	0,0008	0,001	0,0021	0,0032	0,0066
2.	0,0009	0,0103	0,0161	0,0141	0,0225	0,0119	0,0125
3.	0,0007	0,0044	0,0041	0,0033	0,0027	0,0036	0,0142
4.	0,0009	0,0055	0,0071	0,0098	0,0113	0,0107	0,0188
5.	0,0006	0,0049	0,0059	0,0071	0,008	0,0044	0,0096
6.	0,0008	0,0068	0,0055	0,0048	0,0059	0,005	0,011
7.	0,0008	0,0058	0,0098	0,0102	0,0152	0,0133	0,0132
8.	0,0007	0,0054	0,0113	0,0074	0,0073	0,0068	0,009
9.	0,0009	0,0015	0,0109	0,0063	0,0063	0,0099	0,0115
10.	0,0009	0,0019	0,0038	0,0098	0,0094	0,0058	0,0103

Kanarienvogel

Nr.	Trockengewicht	15s	30s	60s	120s	240s	Totalbenetzung
1.	0,0008	0,001	0,0011	0,0093	0,01	0,0101	0,0077
2.	0,001	0,0023	0,0043	0,0044	0,0057	0,0076	0,011
3.	0,0008	0,0024	0,0057	0,0049	0,0053	0,006	0,0118
4.	0,0008	0,0017	0,0012	0,0031	0,0046	0,0077	0,0117
5.	0,0009	0,0012	0,006	0,0078	0,0073	0,011	0,0096
6.	0,001	0,0034	0,0053	0,0061	0,0112	0,0094	0,0098
7.	0,0008	0,001	0,0024	0,0043	0,0117	0,0076	0,0091
8.	0,0011	0,0013	0,006	0,0078	0,016	0,0097	0,0115
9.	0,001	0,0015	0,0019	0,0172	0,0083	0,0117	0,00133
10.	0,0012	0,0015	0,019	0,0122	0,0089	0,0131	0,011

Kernbeißer

Nr.	Trockengewicht	15s	30s	60s	120s	240s	Totalbenetzung
1.	0,0014	0,0017	0,0017	0,0024	0,0022	0,0066	0,0132
2.	0,0014	0,0021	0,0021	0,0024	0,0034	0,0096	0,0152
3.	0,0014	0,0018	0,0078	0,0112	0,0125	0,01	0,0124
4.	0,0015	0,0016	0,005	0,0051	0,0105	0,0075	0,0136
5.	0,0014	0,0016	0,0018	0,0025	0,0062	0,0123	0,0176
6.	0,0015	0,0022	0,0025	0,0053	0,0088	0,0107	0,0181
7.	0,0014	0,0031	0,0106	0,0103	0,016	0,0112	0,0188
8.	0,0017	0,0022	0,003	0,0049	0,0049	0,0112	0,0198
9.	0,0015	0,0023	0,0021	0,0028	0,0061	0,0112	0,026
10.	0,0014	0,002	0,003	0,0124	0,0214	0,0192	0,0172

Nymphensittich

Nr.	Trockengewicht	15s	30s	60s	120s	240s	Totalbenetzung
1.	0,003	0,0106	0,0069	0,0122	0,00137	0,0185	0,0342
2.	0,0029	0,0064	0,0121	0,0083	0,00138	0,0116	0,0353
3.	0,0028	0,0052	0,0066	0,0089	0,0077	0,0086	0,0265
4.	0,0027	0,0042	0,0062	0,011	0,0121	0,0235	0,0251
5.	0,0022	0,012	0,0075	0,0113	0,0172	0,0119	0,0206
6.	0,0022	0,0052	0,0056	0,0085	0,0111	0,0114	0,017
7.	0,0022	0,008	0,012	0,0065	0,0071	0,0081	0,039
8.	0,0028	0,0093	0,0123	0,0171	0,0142	0,0165	0,032
9.	0,0033	0,0153	0,015	0,0161	0,0133	0,0177	0,0348
10.	0,002	0,0168	0,0174	0,0137	0,0165	0,0176	0,0255

Haussperling

Nr.	Trockengewicht	15s	30s	60s	120s	240s	Totalbenetzung
1.	0,0003	0,0006	0,0038	0,0069	0,0019	0,0048	0,0011
2.	0,0003	0,0016	0,0016	0,0015	0,0016	0,0038	0,0026
3.	0,0002	0,0015	0,0018	0,001	0,0043	0,0027	0,0014
4.	0,0005	0,0013	0,0016	0,0024	0,0081	0,0076	0,0032
5.	0,0004	0,0027	0,0028	0,0081	0,0064	0,0073	0,0043
6.	0,0006	0,0066	0,0031	0,0033	0,0049	0,0114	0,0086
7.	0,0005	0,0022	0,0016	0,015	0,0066	0,0079	0,0031
8.	0,0006	0,0034	0,0057	0,0044	0,0064	0,008	0,0032
9.	0,0003	0,001	0,0033	0,0051	0,0055	0,0039	0,0073
10.	0,0003	0,0007	0,0008	0,0022	0,0043	0,0057	0,0093

Schwamm

Nr.	Trockengewicht	15s	30s	60s	120s	240s	Totalbenetzung
1.	0,02	0,085	0,0639	0,1065	0,1385	0,1391	0,9425
2.	0,0216	0,141	0,1011	0,13	0,1498	0,1668	1,0296
3.	0,0222	0,1415	0,1551	0,1512	0,1546	0,1675	1,0139
4.	0,0223	0,1235	0,1322	0,1469	0,1405	0,1433	1,0577
5.	0,022	0,1094	0,1524	0,1336	0,1692	0,2008	1,0574
6.	0,0224	0,1245	0,1204	0,1428	0,1579	0,1736	1,0764

Scheuervlies

Nr.	Trockengewicht	15s	30s	60s	120s	240s	Totalbenetzung
1.	0,1109	0,2015	0,3034	0,8063	0,9272	0,9296	0,8286
2.	0,1127	0,2056	0,2797	0,3216	0,6103	0,8713	0,9184
3.	0,1096	0,1737	0,2113	0,4219	0,6244	0,7516	0,8019
4.	0,1069	0,2083	0,666	0,7975	0,7948	0,7982	0,781
5.	0,1051	0,292	0,3938	0,4958	0,7498	0,7659	0,8348
6.	0,1241	0,4604	0,8245	0,9822	0,9933	0,9201	0,9787

Naturfaser-Viskose

Nr.	Trockengewicht	15s	30s	60s	120s	240s	Totalbenetzung
1.	0,0315	0,5719	0,5632	0,57	0,5651	0,5706	0,5435
2.	0,0324	0,5932	0,5769	0,6045	0,5781	0,5872	0,6188
3.	0,0296	0,537	0,5136	0,5506	0,5056	0,5227	0,5117
4.	0,0349	0,6064	0,6151	0,5971	0,5875	0,6178	0,6145
5.	0,031	0,5707	0,5586	0,5482	0,565	0,5521	0,5753
6.	0,0317	0,5542	0,5611	0,5735	0,542	0,5688	0,5902

Papiervlies

Nr.	Trockengewicht	15s	30s	60s	120s	240s	Totalbenetzung
1.	0,0068	0,0262	0,0229	0,0305	0,0211	0,0412	0,0449
2.	0,0071	0,0312	0,0391	0,0384	0,0316	0,0427	0,0632
3.	0,0065	0,0352	0,0415	0,0408	0,0393	0,0582	0,0519
4.	0,0072	0,0362	0,0256	0,0348	0,0317	0,0399	0,0403
5.	0,007	0,0277	0,0234	0,0281	0,0278	0,036	0,0616
6.	0,0072	0,0253	0,0323	0,039	0,0385	0,0441	0,086

Flughuhn-Textil

Nr.	Trockengewicht	Totalbenetzung
1.	0,0149	0,1646
2.	0,014	0,1423
3.	0,0124	0,1463
4.	0,012	0,1293
5.	0,0098	0,1005
6.	0,0121	0,1185
7.	0,0154	0,1643
8.	0,0109	0,1108
9.	0,0131	0,14
10.	0,0141	0,146

Flughuhnfedern im Verbund

Gewicht der Halterung	2,2438
Trockengewicht der 19 Flughuhnfedern	0,0674
Gesamtgewicht (trocken)	2,3112

Gesamtgewicht (nass)

1.	3,4414
2.	3,7366
3.	3,7604
4.	3,593
5.	3,6285
6.	3,6595
7.	3,5884
8.	3,6466
9.	3,6091
10.	3,6231
11.	3,6348
12.	3,5998
13.	3,6303
14.	3,66
15.	3,6578

Publikationen

Stand: Oktober 2013

SCHMIED, H., LAMBERTZ, M., & GEISSLER, P. (2013). New case of true mimicry in cockroaches (Blattodea). *Entomological Science*, 16(1), 119–121.

FIKÁČEK, M., & SCHMIED, H. (2013). Insect Fauna of the Late Miocene Locality of Öhningen (Germany) Less Diverse Than Reported: An Example of the Hydrophilid Beetles (Coleoptera). *Journal of Paleontology*, 87(3), 427–443.

SCHMIED, H., & STIELS, D. (2012). Singdrosseln *Turdus philomelos* in Mitteleuropa – verläuft die Unterartgrenze durch das Rheinland? *Charadrius*, 48(1), 34–35.

STAUDT, K., SAXE, F. P. M., SCHMIED, H., SOEUR, R., BÖHME, W., & BAUMGARTNER, W. (2012). Comparative Investigations of the Sandfish's β -Keratin (Reptilia: Scincidae: *Scincus scincus*). Part 1: Surface and Molecular Examinations. *Journal of Biomimetics, Biomaterials, and Tissue Engineering*, 15, 1–16.

SCHMIED, H., WAPPLER, T., & KOLIBÁČ, J. (2011). The fossil record of the Bark-gnawing beetles (Trogossitidae). *Entomologie heute*, 23, 117–122.

LAMBERTZ, M., & SCHMIED, H. (2011). Records of the exotic damselfly *Ischnura senegalensis* (Rambur, 1842) from Bonn (Germany). *Bonn zoological Bulletin*, 60(2), 211–213.

STAUDT, K., SAXE, F., SCHMIED, H., BÖHME, W., & BAUMGARTNER, W. (2011). Sandfish inspires engineering. *Bioinspiration, Biomimetics, and Bioreplication - Proceedings of SPIE*, 79751B–79751B.

SCHMIED, H. (2011). Zum Unterart-Status der Singdrossel (*Turdus philomelos* C. L. BREHM, 1831) im Rheinland. *Decheniana*, 164, 99–104.

WEDMANN, S., HÖRNSCHEMEYER, T., & SCHMIED, H. (2011). Fossil water-penny beetles (Coleoptera: Psephenidae: Eubrianacinae) from the Eocene of Europe, with remarks on their phylogenetic position and biogeography. *Palaeontology*, 54(5), 965–980.

FIKÁČEK, M., HAJEK, J., & SCHMIED, H. (2011). On the identity of the fossil aquatic beetles from the Tertiary localities in the southern part of the Upper Rhine Graben (Coleoptera, Hydrophilidae, Dytiscidae). *ZooKeys*, (78), 15–25.

FIKÁČEK, M., WEDMANN, S., & SCHMIED, H. (2010). Diversification of the greater hydrophilines clade of giant water scavenger beetles dated back to the Middle Eocene (Coleoptera: Hydrophilidae: Hydrophilina). *Invertebrate Systematics*, 24(1), 9–22.

LAMBERTZ, M., & SCHMIED, H. (2010). An ingrown ground beetle in the middle ear cavity of a North American bullfrog, *Lithobates catesbeianus*. *Salamandra*, 46(3), 185–186.

FIKÁČEK, M., SCHMIED, H., & PROKOP, J. (2010). Fossil Hydrophilid Beetles (Coleoptera: Hydrophilidae) of the Late Oligocene Rott Formation (Germany). *Acta Geologica Sinica - English Edition*, 84(4), 732–750.

KOLIBÁČ, J., SCHMIED, H., WAPPLER, T., & KUBISZ, D. (2010). A description of *Promanodes serafini* gen. et sp. nov. from Baltic amber, with a review of related New Zealand *Promanus* Sharp, 1877 (Coleoptera: Trogossitidae). *Zootaxa*, 2620, 29–44.

SCHMIED, H., WAPPLER, T., & KOLIBÁČ, J. (2009). A new bark-gnawing beetle (Coleoptera, Trogossitidae) from the middle Eocene of Europe, with a checklist of fossil Trogossitidae. *Zootaxa*, 1993, 17–26.

Eidesstattliche Erklärung

Hiermit erkläre ich an Eides statt, dass ich für meine Promotion keine anderen als die angegebenen Hilfsmittel benutzt habe, und dass die inhaltlich und wörtlich aus anderen Werken entnommenen Stellen und Zitate als solche gekennzeichnet sind. Diese Arbeit ist weder identisch noch teilentworfen mit einer Arbeit, die an der Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn oder einer anderen Hochschule zur Erlangung eines akademischen Grades oder als Prüfungsleistung vorgelegt worden ist.

Bonn, Oktober 2013

Heiko Schmied