

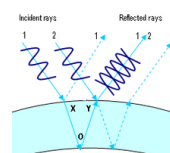
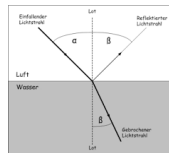
Karl-Peter Dostal

## MIKROOPTISCHE PHÄNOMENE IN DER NATUR

Ergänzendes und Vertiefendes  
zur Präsentation

### Inhalt:

	Seite
1. Einführung	2
2. Chemische Farben und Strukturfarben	3
3. Zum Vogelfieder	4
4. Lichtbrechung	5
5. Rayleigh-Streuung	6
6. Reflexion und Mie-Streuung	10
7. Interferenz und Beugung	14
8. Farbwechsel	21
9. Photorezeption	22
10. Ergänzungen	25
11. Resümee	28
12. Literatur	29



# MIKROOPTISCHE PHÄNOMENE IN DER NATUR

## 1. Einführung

Die Farbenpracht der Vögel beruht nicht nur auf farbgebenden Substanzen, sondern auch auf den durch einige physikalische Effekte an mikroskopischen Strukturen hervorgerufenen sog. optischen Farben oder Strukturfarben. Oft sind beide Prinzipien in inniger Verflechtung an der Färbung eines Tieres beteiligt, so bei der Grünfärbung, die etwa im Vogelgefieder nur selten durch reines Pigment zustandekommt /Sch 82/, s. u. Derartige Farbgebungen findet man ebenso in anderen Tierklassen wie Amphibien und Insekten, im Pflanzenreich (insbes. beim Einbeziehen der unbunten Farbe Weiß) und besonders auffällig bei atmosphärischen Erscheinungen wie dem Regenbogen oder dem Himmelsblau. Die Strukturfarben sind also in der belebten und unbelebten Natur ein recht verbreitetes Phänomen. In modernen technischen Erzeugnissen werden sie bewusst der Natur nachgeahmt, etwa für Antireflexionsoberflächen, oder sie erscheinen als Nebeneffekt wie die Schillerfarben auf den optischen Datenspeichern CD und DVD.

Außer den Strukturfarben gibt es weitere optische Erscheinungen in der Natur, an denen mikroskopische oder submikroskopische Strukturen beteiligt sind. Hierzu gehört der Farbwechsel von Tieren, man kann auch die Photorezeption in den grünen Blättern und den Sehorganen hinzuzählen. Diese sehr vielfältige Thematik ist zu einem erheblichen Teil dem Grenzgebiet von Physik und Biologie zugehörig; dies auch insofern, als wesentliche Erkenntnisse über den Zusammenhang von Struktur und Leistung der Organismen bis zur Einsicht in grundlegende Geheimnisse des Lebens physikalischen Methoden - der Lichtmikroskopie und der submikroskopischen Morphologie - zu verdanken sind /Sch 50/.

In dieser Arbeit ist eine Auswahl mikrooptischer Erscheinungen in der Natur zusammengetragen. Auf einige Grundlagen zu den Strukturfarben und zum Aufbau der Vogelfeder folgen zahlreiche Beispiele von Strukturfarben, gegliedert nach den verursachenden physikalischen Effekten, die jeweils zu Beginn der Kapitel kurz rekapituliert sind. (Wegen der Komplexität mancher Erscheinungen ist deren Zuordnung zu einzelnen Kategorien nicht immer eindeutig möglich.) Nach diesem Hauptteil findet man Ausführungen zum Farbwechsel und zur Photorezeption sowie einige Ergänzungen. Bei der Fülle der Erscheinungen konnte keinerlei Vollständigkeit angestrebt werden. Nicht behandelt ist die Photosynthese; fast völlig fehlen mikrooptische Erscheinungen auf molekularem und atomarem Niveau (wie Farbzentren, Lumineszenz oder Polarlichter). Besondere Aufmerksamkeit ist dem Vogelgefieder gewidmet. Auf Abbildungen musste in diesem Rahmen verzichtet werden, siehe dazu die Quellen.

Bei den Quellenangaben ist mit Kürzeln auf das Literaturverzeichnis verwiesen, lediglich Wikipedia-Artikel sind im fortlaufenden Text in der Form /W, Artikel/ angegeben. Das Literaturverzeichnis enthält einige Lektüre-Empfehlungen.

Grundlage dieses Beitrags ist eine 1989 entstandene Studie (wobei ich Herrn Dipl.-Biol. Erich Lange, Bützow, für die zeitweilige Überlassung seiner Kartei herzlich zu danken hatte). Verschiedene Auszüge aus der Studie wurden Anfang 1990 im Ornithologischen Verein Leipzig vorgetragen bzw. in *Physik in der Schule* 36, 4, S. 146 - 150 (April 1998), publiziert. Für den vorliegenden Text (2014, für *Mitt. Ornitholog. Verein Leipzig*, Heft 20) ist der frühere Text erheblich umgearbeitet und durch neuere Entdeckungen ergänzt worden.<sup>1</sup>

---

<sup>1</sup> Meine Vortrags-Präsentation vom Feb. 2024 enthält eine Reihe zusätzlicher, insbes. historischer Angaben sowie zahlreiche farbige Abbildungen.

## 2. Chemische Farben und Strukturfarben

Wie fast alle Sinneseindrücke lassen sich auch die Farberscheinungen auf elementarem physikalischem Niveau als elektromagnetische Wechselwirkung darstellen. Das sichtbare Sonnenlicht = weißes Licht besteht aus einem Spektrum elektromagnetischer Wellen mit Wellenlängen  $\lambda$  von (violett) 380 bis (rot) 780 nm (Nanometern). Der Farbeindruck entsteht erst im Gehirn. Die Wellenlängen sind nach der Gleichung  $\lambda \cdot f = c$  zu den zugehörigen Frequenzen  $f$  umgekehrt proportional, wobei  $c$  die Lichtgeschwindigkeit im Vakuum = 300 000 km/s ist. Die kleinste Menge an elektromagnetischer Strahlung, also auch des sichtbaren Lichts, nennt man Lichtquant oder Photon. Dessen Energieinhalt  $E$  ist gemäß der Planck-Einstein-Beziehung  $E = h \cdot f$  der Frequenz direkt proportional ( $h$  ist das plancksche Wirkungsquantum), d. h. blaues Licht ist energiereicher als rotes. Trifft weißes Licht auf einen Körper, wird es teilweise reflektiert und teilweise absorbiert oder durchgelassen. Reflektiert ein Körper das gesamte weiße Licht, erscheint er weiß, absorbiert er es vollständig, erscheint er schwarz.

Bei der chemischen Farbgebung absorbieren die Moleküle farbgebender chemischer Stoffe (Farbmittel) einen Spektralbereich des weißen Lichts und reflektieren den übrigen Teil (die Komplementärfarbe des absorbierten Lichts), der von uns als Farbe des Körpers wahrgenommen wird. Normgerecht werden die löslichen Farbmittel als Farbstoffe, die unlöslichen als Pigmente bezeichnet, in der einschlägigen Literatur bedeutet indes „Pigment“ meist allg. Farbmittel. In den Organismen sind die Farbmittel sind entweder diffus verteilt (gelöst, ohne mikroskopisch erkennbare Struktur) oder körnig (oft als farbloser Pigmentkern mit aufgelagertem Farbstoff), bei vielen Wirbeltieren, Krebstieren, Kopffüßern u. a. innerhalb pigmenthaltiger Zellen, den Chromatophoren. Zu den im Tierreich häufigsten Farbmitteln gehören die löslichen Carotinoide und das in verschiedenen Varianten vorkommende granuläre Melanin.

Die Strukturfarben dagegen beruhen nicht auf farbigen Molekülen, sondern entstehen, wenn Lichtwellen beim Auftreffen auf mikroskopische bzw. submikroskopische Strukturen reflektiert, gebrochen, gebeugt oder gestreut werden. Bei diesen Richtungsänderungen ändert sich oft ihre spektrale Zusammensetzung, etwa durch Bevorzugung oder durch Auslöschung bestimmter Frequenzen. Bedeutende Gelehrte haben sich diesen interessanten Erscheinungen zugewandt, wie Leonardo da Vinci, Isaac Newton, Johann Wolfgang von Goethe, Charles Darwin, Ernst Haeckel, Albert Abraham Michelson und Chandrasekhara V. Raman. Viele Erkenntnisse über Strukturfarben in der Biologie verdanken wir der Anwendung des Elektronenmikroskops seit Ende der 1930er Jahre. Die wichtigsten physikalischen Effekte, die die Strukturfarben bewirken, sind Lichtbrechung, Rayleigh-Streuung, Mie-Streuung und Reflexion sowie verschiedene Formen von Interferenz. Im Integument der Organismen entstehen viele Färbungen durch Rayleigh-Streuung und Interferenz. Erstere sind nicht-schillernd, durch Interferenz entstehen hingegen meist schillernde (irisierende) Farben, also solche, bei denen sich der beobachtete Farbeindruck mit dem Betrachtungswinkel ändert. Auch an den Strukturfarben sind Melanine wesentlich beteiligt.

---

### 3. Zum Vogelgefieder

Die Vogelfeder, das differenzierteste Hautgebilde der Wirbeltiere /Völ 60/, das merkwürdigste Epidermalorgan überhaupt /Rut 63/, verdient besondere Aufmerksamkeit u. a. deshalb, weil ihre Struktur der Funktion so wunderbar angepasst ist. Darüber hinaus gibt es wohl keinen Farbton, keine farbenspendende Lichtwirkung, die nicht im Gefieder irgendeines Vogels aufträte. Dabei ist einerseits die Zahl der Farbstoffe, die diese Mannigfaltigkeit hervorbringen, überraschend klein /Mau 69/, andererseits sind in der Vogelfeder alle physikalischen Prinzipien der Strukturfärbung verwirklicht. Und während die meisten Arbeiten über die Vogelfeder Färbung und Zeichnung betreffen, so ist wohl auch die Strukturfärbung im Tierreich am vielfältigsten an der Vogelfeder erforscht worden.

Eine gewöhnliche (Kontur-)Feder besteht aus Kiel und Federfahne, die sich aus den zweizeilig angeordneten und schräg abstehenden Ästen (Rami) und den von ihnen getragenen ebenfalls zweizeilig und schräg abstehenden Strahlen (Radii) zusammensetzt, welche letztere wieder in Bogen- und Hakenstrahlen spezialisiert sind, durch deren Ineinandergreifen die makroskopisch geschlossene Fläche der Feder entsteht. /Sch 82/ Die farbgebenden Carotinoide und Melanine werden in die spitzwärts gerichteten Federteile eingelagert, sodass nur der sichtbare äußere Federteil gefärbt ist; der basale verdeckte ist in der Regel weiß, worin man eine Ökonomie erkennen kann. /Her 83/ Die Carotinoide stammen ursprünglich aus Pflanzen, die der Vogel aufnimmt und eventuell modifiziert; es ergeben sich rote, gelbe, orange oder cremefarbene Töne. (Z. B. stammt die Rotfärbung der Flamingos von Algen der Gattung Dunaliella, die von Salinenkrebsen der Gattung Artemia vertilgt werden, die den Flamingos als Nahrung dienen. /SWS 00, S. 36/)

Das Melanin ist ein fast universelles Wirbeltierpigment. Beim Vogel von spezialisierten Zellen im Federbalg gebildet, etwa in Melanosomen gespeichert und an Keratinocyten weitergegeben, wird es schließlich in Form kleiner Körnchen in die Feder eingelagert. Bei Vögeln haben die kugligen Melaninkörner Durchmesser von 0,2 ... 4  $\mu\text{m}$ , die Stäbchen sind 1 ... 2,5  $\mu\text{m}$  lang und mindestens 0,2  $\mu\text{m}$  breit, alle Übergänge kommen vor /Fra 39a/. An den meisten Gefiederfärbungen ist das Melanin irgendwie beteiligt, entweder als Pigmentfarbe fast aller lehmgelblichen bis schwärzlichen Tönungen (z. B. bei weiblicher und männlicher Amsel /Ber 87/), auch rotbrauner und grauer Farbtonungen /ulb 05/, oder als Bauelement für Strukturfarben. Wenn die Melaninsynthese durch eine einzige Mutation ausfällt, sind Pfauen, Tauben und Raben weiß. /SWS 00, S. 36/

Die Funktion des Melanins bei der Entstehung der verschiedenen Strukturfarben wird nachstehend an den passenden Stellen behandelt. Unabhängig davon soll hier eine kurze Übersicht über das Wirkungsspektrum des Melanins beim Vogel als Zeichnungspigment, Dunkelfaktor oder als Grundfarbe referiert werden: Wenn Melanine auf bestimmte Körperpartien beschränkt sind, zeigt sich eine deutliche Zeichnung oder Musterung, z. B. bei der gewellten Gefiederzeichnung des Wellensittichs.

Melanine können eine eigentliche Gefiederfarbe abdunkeln, wenn sie gleichmäßig dünn-schichtig auf größere Körperregionen verteilt sind (so bei den dunkleren Farbtönen vieler einheimischer Arten). Fehlen Carotinoide oder werden sie vom Melanin vollständig überdeckt, stellt Melanin die Grundfarbe dar (wie bei Tauben, Hühnern und Rabenvögeln). /ulb 05/

## 4. Lichtbrechung

Trifft ein Lichtstrahl auf eine Grenzfläche zweier lichtdurchlässiger Medien, so wird er dort i. Allg. z. T. gespiegelt, reflektiert und z. T. geknickt, gebrochen. Die Richtung des gebrochenen Strahls ergibt sich aus dem Brechungsgesetz. Ursache der Brechung (Refraktion) ist der Unterschied der Lichtgeschwindigkeiten. Im Vakuum ist die Lichtgeschwindigkeit am größten; je kleiner sie ist, umso optisch dichter nennt man das Medium. Trifft ein Lichtstrahl in einem optisch dichteren Medium (z. B. Wasser) auf die Grenzfläche zu einem optisch dünneren (z. B. Luft), so wird er von einem bestimmten (zwischen Strahl und Einfallslot gemessenen) Einfallswinkel an so gut wie vollständig reflektiert (Totalreflexion). Licht verschiedener Wellenlängen wird unterschiedlich gebrochen (Dispersion). Optisch anisotrope Materialien zerlegen auch monochromatisches Licht in zwei unterschiedlich stark gebrochene Teilstrahlen (Doppelbrechung).

Die Stärke der Brechung charakterisiert man durch die Brechzahl, sie ist das Verhältnis der Lichtgeschwindigkeit im Vakuum zu derjenigen im Medium. Vakuum hat demnach die Brechzahl 1 exakt, Luft 1,0003, die Brechzahl für flüssiges Wasser ist im Mittel 1,333, für Eis 1,310. Diejenige für Keratin, den Grundbestandteil der Vogelfedern, Haare, Fingernägel, Hufe, Hörner usw., beträgt 1,55, woraus für den Grenzwinkel der Totalreflexion an Luft ca.  $41^\circ$  folgt. Melanin hat eine Brechzahl von 2,2 /Gre 60, Dur 62/, womit es zu den am stärksten brechenden Naturstoffen (für Proteine einzigartig) gehört. Das in der Haut von Fischen, Amphibien und Reptilien enthaltene Guanin ist doppelbrechend, für den außerordentlichen und den ordentlichen Strahl des Guanins betragen die Brechzahlen 1,55 bzw. 1,79. Damit zählt Guanin zu den stark doppelbrechenden Substanzen überhaupt /Sch 49/.

Der Regenbogen beflügelte nicht nur die Fantasie des Menschen, sondern verschiedene Erklärungsversuche haben auch den Erkenntnisprozess in der Optik vorangetrieben. Er entsteht dadurch, dass Sonnenlicht auf einen Vorhang kleiner Regentropfen fällt, wobei die Sonne nicht zu hoch im Rücken des Betrachters stehen muss. Beim Eintritt in den oberen Teil der etwa kugelförmigen Tropfen wird das Licht gebrochen, an der Tropfenrückseite reflektiert und beim Austritt nach vorn erfährt es wieder eine Brechung. Dass ein Teil der reflektierten Strahlen den augenfälligen Bogen ergibt, kann nur mittels genauer Analyse der verschiedenen Strahlengänge (für oben, in der Mitte und unten in die Tropfen eintretende Strahlen) verstanden werden: Wie René Descartes 1637 erkannte /Sch 56/, ergibt sich eine Häufung reflektierter Einzelstrahlen auf einem Kegelmantel mit dem Beobachter im Mittelpunkt des Kegels und einem Winkel von etwa  $42^\circ$  zwischen der Richtung des Beobachterschattens und dem Regenbogen. Newton berücksichtigte 1704 die Dispersion (unterschiedliche Farben werden an den Tropfen unterschiedlich stark gebrochen) und konnte damit die Auffächerung in die Regenbogenfarben erklären (Rot ist außen). Die genaue Farbfolge ist mit der Tropfengröße veränderlich, sie kann nur unter weiterer Berücksichtigung der Beugung erklärt werden (G. B. Airy 1838). /BNT 03/

Wenn die Lichtstrahlen von der Sonne kommend in die unteren Teile der Tropfen eintreten, können sie im Tropfeninneren zweimal reflektiert werden und ergeben dann unter einem Winkel von  $51^\circ$  den lichtschwächeren Nebenregenbogen, wobei die Reihenfolge der Farben umgekehrt ist. - Weitere Erscheinungen unter Beteiligung von Nebel findet man in Kap. 6 und 7.

Ebenfalls durch Reflexion und Brechung, aber nicht an Tröpfchen, sondern an Eiskristallen von Zehntel mm Größe in 8 bis 10 km hohen Cirruswolken entstehen die verschiedenen Halos /Die 57, Haf 88, Len 72/. Sie hängen sowohl von der Form der Kristalle wie auch von ihrer Lage in Bezug auf Lichtquelle und Beobachter ab. Der häufigste Halo ist ein Ring, der vom Beobachter aus  $22^\circ$  entfernt von der Sonne verläuft, und entsteht an zufällig orientierten Kristallen. Der zweithäufigste Halo sind die nur bei tiefstehender Sonne ebenfalls im Abstand von  $22^\circ$  erscheinenden Nebensonnen, sie entstehen an waagrecht schwebenden Eisplättchen. Weitere Details hierzu finden sich in /Sch 99, S. 41 ff./ und in /W, Halo/.

Auf einer betauten Wiese kann man bei niedrigem Sonnenstand um den Schatten des eigenen Kopfes eine Aufhellung beobachten, den sog. Heiligenschein. Jeder Betrachter sieht jeweils nur seinen eigenen Heiligenschein. Er wird dadurch hervorgerufen, dass Wassertröpfchen auf Grashalmen oder Blättern wie kleine Linsen wirken und das einfallende Licht bündeln. Auf der dahinterliegenden Fläche entsteht ein kleines Sonnenbild, das reflektiert wird. Damit es zu einer Fokussierung kommt, muss ein gewisser Abstand zwischen Unterlage und Wassertropfen gewahrt sein. Deswegen zeigt sich der Heiligenschein besonders an rauen Blättern, deren Härchen die Tropfen von der Unterlage fernhalten. Besonders günstig sind Quecken und Wiesenknopf. Da die Unterlage keine ideale Fläche ist, wird ein Teil der Strahlen auch seitlich gestreut. Weil in der Nähe des Kopfschattens die Blickrichtung nahezu parallel zum einfallenden Licht ist, sieht man dort direkt beleuchtete Halme und nur wenig von ihrem Schatten, was die Aufhellung erklärt. /Bam 04/ und /paras/

## 5. Rayleigh-Streuung

Streuung in der Physik ist die allseitige Ablenkung eines Teils einer Strahlung beim Durchgang durch ein Medium aufgrund der korpuskularen Struktur der Materie. Licht kann z. B. beim Auftreffen auf kleine Partikel (Staub, Luftmoleküle) oder auf raue Oberflächen gestreut werden. Im weiteren Sinne kann auch die unten behandelte Beugung als Streuung aufgefasst werden /BNT 03, S. 1907/. - Im Jahr 1868 hatte John Tyndall die Lichtstreuung an kolloidal gelösten Partikeln entdeckt, die Lord Rayleigh 1871 mit der von ihm gefundenen Streuformel quantitativ erklären konnte. Sie ergab sich später als Spezialfall aus der allgemeineren Streutheorie von Gustav Mie 1908. Eine noch umfassendere Streutheorie, die vor allem Bedeutung für die atmosphärische Optik hat, stammt von Chandrasekhar /Cha 50/.

Im engeren Sinne der Wörter kann man Tyndalleffekt und Rayleigh-Streuung voneinander unterscheiden. Indes werden oft - auch im vorliegenden Zusammenhang - die Begriffe Rayleigh-Streuung bzw. Tyndalleffekt synonym gebraucht /SLP 00/ für die Lichtstreuung an unregelmäßig verteilten Partikeln  $< 50$  nm, wobei die Streuintensität der 4. Potenz der Frequenz proportional ist (rayleighsches  $\lambda^4$ -Gesetz). Weil blaues Licht eine höhere Frequenz hat als das rote am anderen Ende des sichtbaren Sonnenspektrums, ergibt sich bei dieser Art der Lichtstreuung eine Bevorzugung des Blauanteils um ein Vielfaches gegenüber dem roten Licht, das „Tyndall-Blau“. (Die in Kap. 6 behandelte Mie-Streuung dagegen bezeichnet die Streuung an  $> 0,1$   $\mu\text{m}$  großen, also mit der Wellenlänge vergleichbaren und größeren kugelförmigen Teilchen, mit geringerer oder fehlender Abhängigkeit von der Wellenlänge.) Neueren Arbeiten zufolge (s. u.) trifft das  $\lambda^4$ -Gesetz bei der Streuung in tierischem Gewebe in manchen Fällen nicht zu, was heißt, dass die streuenden Partikel nicht völlig ungeordnet sind. So kann vermutet werden, dass die Evolution die heute beobachteten Färbungen ausgehend von Tyndall-Streuung mittels einer Optimierung durch zunehmende strukturelle Ordnung hervorgebracht hat. /Zaw/.

Die auffälligste Manifestation der Rayleigh-Streuung ist zweifellos das wunderbare Himmelsblau. Schon die mittelalterlichen Denker bemühten sich (vergeblich), die Erscheinung zu erklären, etwa durch die auf Aristoteles zurückgehende Vermutung einer am Tage stattfindenden Vereinigung der schwarzen Farbe des Himmels mit der Helligkeit des Sonnenlichts oder durch die Annahme, Blau sei die natürliche Farbe der Luft bzw. einer ihrer Bestandteile. Leonardo da Vinci sah einen Zusammenhang zwischen Himmelsblau und Rauch /Hoe 99, S. 63/. Isaac Newton bewies, dass Luft keine Farbe besitzt, konnte aber das Rätsel des Himmelsblaus nicht lösen. (Letzteres machte ihm später J. W. von Goethe zum Vorwurf, dessen Farbenlehre in Kap. 10 angesprochen wird.)

Lord Rayleigh glaubte zunächst, das Himmelsblau mit seinem erwähnten Potenzgesetz durch Streuung an in der Luft zusätzlich vorhandenen Partikeln erklären zu können. Im Jahre 1899 war er dann zur Überzeugung gekommen, dass die Luft auch blau sei, wenn sie keine Fremdkörper trägt. Schließlich entdeckten Leonid I. Mandelstam 1907 /Rad 72/, Albert Einstein sowie Marian von Smoluchowski, dass die Rayleigh-Streuung nicht an homogen verteilten Luftmolekülen erfolgt, sondern dass die Ursache des Himmelsblaus in kleinsten Dichteschwankungen liegt, die als Streuzentren wirken: Ohne statistische Schwankungen wäre der Himmel vollkommen dunkel, denn weil auf jedes streuende Molekül ein anderes im Abstand einer halben Wellenlänge käme, schwänge das Streulicht von beiden genau gegenphasig und lösche sich aus.

Der Himmel ist also nur deshalb blau, weil in einem Gas *nicht immer* ein Molekül im Abstand einer halben Wellenlänge vorhanden ist. (Eine Flüssigkeit enthält weniger „Störstellen“ als ein Gas, deshalb ist ein 6 m tiefer See nicht so blau wie der Himmel, obwohl er pro m<sup>2</sup> ebenso viele Wassermoleküle enthält wie die gesamte Atmosphäre. /Ger 86 S. 527 f./) Wichtig ist der schwarze Hintergrund des Weltalls (der auf dessen endliches Alter verweist /Nör 93/), vor dem der irdische Himmel bis in ca. 16 km Höhe blau erscheint. (Mit abnehmender Luftdichte verringert sich die Streuung, in 20 km Höhe ist der Himmel fast völlig schwarz. /Zac 86/) Dass der Himmel nicht violett erscheint, erklärten 1985 Craig F. Bohren und Alistair B. Fraser mit dem gegenüber Blau etwas niedrigeren Violett-Anteil im weißen Sonnenlicht und - was sich stärker auswirkt - der gegenüber Blau wesentlich geringeren Violett-Empfindlichkeit unseres Auges /Wal 92/. Bei einem Sonnenstand in Horizontnähe ist der Himmel im Winkelabstand  $> 90^\circ$  zur Sonne schwächer blau, denn er wird von Sonnenlicht beleuchtet, das einen Teil des Blaus verloren hat. /Wal 90/

Das Morgen- und Abendrot ist die zum Himmelsblau komplementäre Erscheinung, kann also wieder durch die Rayleighsche Theorie erklärt werden: Bei Sonnenauf- und -untergang, wenn der Lichtweg durch die 8 km der dichten Atmosphäre mehr als 300 km lang ist, ist die Streuung der höherfrequenten Anteile so groß, dass nur noch das Rot (geschwächt) durchkommt. Beim eigentlichen Abend- bzw. Morgenrot werden nicht die Wolken von der Sonne rot angeleuchtet, sondern die Luft selbst ist rot, weil sie (nur) dank ihrer Dunstteilchen das rote Licht streut /Zac 86/.

Da blaues Licht auch in Vorwärtsrichtung immer stärker gestreut wird als rotes, kann die Frage entstehen, warum der gerade Lichtstrahl dadurch nicht blau wird. James A. Lock erklärt es so: Angenommen, der ursprüngliche Lichtstrahl bestehe aus je 1000 roten und blauen Quanten. Treffen sie auf Luft, dann werden unabhängig von der Richtung achtmal so viele blaue wie rote Photonen gestreut, es seien z. B. 80 zu 10. Wenn davon acht blaue und ein rotes nach vorn gestreut werden, bleiben im geraden Strahl 991 rote, jedoch nur noch 928 blaue übrig, das Licht ist demnach röter geworden. /Wal 92, S.120/

Nach den Betrachtungen von Bohren und Fraser müsste die untergehende Sonne in reiner Luft orange sein, es wirkt aber eine zusätzliche Streuung durch Aerosol und Staub /Wal 92/. Durch eine Kombination von Rayleigh-Streuung und Streuung an derartigen Teilchen entstehen die besonderen Farbschattierungen. Nach großen Vulkanausbrüchen wie beim Krakatau i. J. 1883 kann die Asche über die ganze Atmosphäre verteilt sein und wegen der Rayleigh-Streuung in weiten Gebieten einen rötlichen Himmel zur Folge haben.

Gelegentlich zu beobachtende bläuliche Schatten auf frischem Schnee rühren vom bläulichen Streulicht der Atmosphäre her; auf dem Mond sind die Schatten tiefschwarz /Vog 89/. Eine andere Erklärung macht für diese Erscheinung (bei niedrigem Sonnenstand, wenn das Licht einen erhöhten Gelb- und Rotanteil enthält) die Ermüdung der auf diese Farben ansprechenden Zäpfchen der Netzhaut verantwortlich /Nie 55/.

Das Licht ferner Berge ist wie die Abendsonne wegen der Rayleigh-Streuung rötlich, wenn die Gipfel schneebedeckt sind /Bae 96/. Oft sind aber die Berge so dunkel, dass sie wegen des Streulichts aus der vorgelagerten Luftschicht blau erscheinen, was mehr als einem Dutzend Gipfeln zu ihrem Namen verholfen hat. Ähnlich nimmt das Auge beim Betrachten eines fernen Waldes nur wenig das an den Bäumen reflektierte grüne Licht, sondern mehr das blaue Streulicht dazwischen wahr - umso mehr, je weiter das Objekt von Beobachter entfernt ist. Die blauen Berge in Tennessee und Australien sind bekannt wegen ihres besonders intensiven Blaus, das sich durch zusätzliche sehr kleine Teilchen erklären lässt, die von üppiger Vegetation (Verdunstung von Dämpfen wie Terpenen oder Büschelentladung an den Blattspitzen) an die Luft abgegeben werden /Wal 90/.

Die Farbe von Seen und Meeren erscheint, wenn sie rein und tief sind, wegen der Oberflächenreflexion des Himmelslichts bzw. der Rayleigh-Streuung im Wasser blau. Mit zunehmender Tiefe wird das Licht immer blauer, weil die übrigen Spektralbereiche stärker absorbiert werden. Verunreinigungen können die verschiedensten Farbtönungen hervorrufen: Am Ufer erscheint das Meer oft in einem blassen Grün, das sich als subtraktive Mischfarbe aus dem genannten Blau und der gelblichen Eigenfarbe feinsten schwebender Sandpartikel erklärt. Ähnlich verbindet sich in tangreichem Wasser das Tyndall-Blau mit der rotbraunen Reflexion des Seetangs, wodurch das Meer eine (bereits von Homer beschriebene) Purpurtönung annimmt. /Mue 69/ Süßwasser, in dem grünes Pflanzenplankton vorkommt, absorbiert alle Wellenlängen besser als klares Wasser, wobei der Gelb-Grün-Bereich am wenigsten betroffen ist. Flüsse, Moore und Sümpfe mit ihrem großen Anteil an tierischen und pflanzlichen Zersetzungsprodukten lassen Licht sogar nur wenige Meter tief eindringen. In ihnen herrscht langwelliges Licht vor, das dem Wasser eine braunrote, fast schwarze Färbung verleiht. /Lev 82/.)

Im Mineralienreich entsteht die tiefblaue Farbe des Lapislazuli durch Rayleigh-Streuung an in ihm enthaltenen kolloidalen Schwefelteilchen /Som 59/.

Strukturblau findet sich auch im Pflanzenreich. Die Früchte der Heidelbeere zeigen einen dünnen puderartigen Belag, der sich abwischen und dann eine schwarze Beerenoberfläche sichtbar werden lässt. Der blaue Belag erhält seine Farbe durch Rayleigh-Streuung vor schwarzem Hintergrund. Dasselbe gilt für die blauen Früchte von Ilex, Schlehdorn und manch anderen Pflanzen.



Weit verbreitet und schon seit langem als Strukturfarbe erkannt /Bog 58/ ist das Tyndall-Blau im Gefieder der Vögel. Bei den grundlegenden Untersuchungen von Fritz Frank und Helmut Ruska /Fra 39/ wurde erstmalig das Elektronenmikroskop auf eine zoologische Fragestellung angewandt: Die blauen Federfarben von Eichelhäher, Eisvögeln und Papageien entstehen danach in sog. Kästchenzellen der Rami vor dem dunklen Hintergrund melaninhaltiger Markzellen. Die Kästchenzellen enthalten eine Keratin-Luft-Schwammstruktur mit etwa 10 ... 100 Mikrovakuolen (Durchschnittsweite 0,1 ... 0,25  $\mu\text{m}$ , Dicke der trennenden Hornwände 10 ... 20 nm) übereinander, in denen das Licht in vielfacher Weise unter Bevorzugung des Blauanteils gestreut wird. Dies trifft nur für die hellblaue Färbung zu, während bei dunklerem Blau die Reflexionsintensität nicht ausreicht, um den Färbungsfaktor des untergelagerten Melanins und auch oft den der Radien völlig zu überlagern. Dunkelblau ist somit eine Mischung von Struktur- und Pigmentfarbe bei nicht vollkommen ausgebildeter Schwammstruktur /Fra 39a/.

Andersartig kombiniert zeigt sich die Blaustruktur als physikalische Grundlage weiterer Färbungen des Vogelgefieders: Mit roten Pigmenten entsteht als Mischfarbe Violett /Völ 60/, mit gelbem Lipochrom entsteht Grün, tritt zu letzterem als dritte Komponente noch farbgebendes Melanin, so entsteht Olivgrün oder Olivbraun /Gie 79/. Beispiele für derartiges „Strukturgrün“ sind Grünspecht, Grünsfink und wildfarbener Wellensittich /Mau 69/. Die domestizierten Formen des Wellensittichs wurden so gezüchtet, dass bei ihnen nicht mehr alle Pigmentschichten auftreten: Ein Fehlen des gelben Carotinoids an der Oberfläche der Rami erzeugt die blaue und das Fehlen der Melaninschicht die gelbe Varietät, während dem weißen Wellensittich beide Pigmente fehlen /Fog 75/. Das in der Färbung der Tauben dominierende „Taubenblau“, ebenfalls in anderen Vogelordnungen weit verbreitet (/Spö 14/), ist gewöhnlich eine Haftfarbe, verursacht durch in „Puderdünen“ erzeugtem Puder, der aus abgeschilferten und an der Oberfläche der Federbestandteile haftenden feinsten Keratinpartikeln besteht, die wegen ihrer Kleinheit wiederum die Rayleigh-Streuung bewirken /Fra 39a/.

Die genannten Farben lassen sich allerdings nicht immer auf eine Blaustruktur zurückführen, z. B. beruht mattes Grün meist auf Pigment. Das hell-moosgrüne Nackengefieder des Eidererpels kommt durch das grüne Carotinoid Zooprasin und die Grünfärbung der Turacos durch das kupferhaltige Turacoverdin zustande /Sch 82/. Auch die Blaufärbung der Taubengattung Cyanoteron beruht auf reinem Pigment.

Die Farbeffekte von Libellen werden auf unterschiedliche Weise hervorgerufen: Dass die durchsichtigen Flügel vieler Libellenarten insbes. gegen dunklen Hintergrund blau (oder grün) glänzen, wurde jahrzehntelang als eindeutiges Indiz für Rayleigh-Streuung auch bei diesen Spezies angesehen /Fog 75/. Das nicht schillernde Himmelblau auf dem Körper vieler Libellen führt auch Zawischa auf Rayleigh-Streuung zurück. /Zaw/ Neuere Untersuchungen an der Amerikanischen Königslibelle *Anax junius* und der Nordamerikanischen Becherazurjungfer *Enallagma civile* ergaben allerdings Diskrepanzen zum rayleighschen  $\lambda^{-4}$ -Gesetz - ein Hinweis auf noch offene Fragen /Pru 04 a/. Bei den Gattungen *Aeschna* und *Agrion* sind die Epidermiszellen gleichmäßig mit feinsten Granula gefüllt, die die blauen Strahlen zurückstreuen, während die übrigen durch das subepidermale violettbraune Pigment Ommatin absorbiert werden. Sind die Epidermisgranula gelb oder rot gefärbt, so erscheinen die Libellen grün bzw. violett /Kae 72/. Mit dem Zerfall des Gewebes nach dem Tod wird die Libelle unansehnlich, auch die Farbpigmente toter Libellen zersetzen sich rasch. Metallischer Glanz (blau, grün, bronzefarben) wird dagegen durch Interferenz an kutikulären Ultrafeinstrukturen erzeugt, wobei Abstand und Dicke der Lamellen die Farbe bestimmen. Kutikula und damit die Schillerfarben bleiben nach dem Tod des Tieres erhalten. - Im Gegensatz zu den (meist schlicht gefärbten) Weibchen haben adulte Männchen vieler Libellenarten eine graublauere Wachsreife. /Ste 99/

D. Zawischa schreibt, dass bei Schmetterlingen Tyndall-Blau noch nicht gefunden wurde /Zaw/, wobei er sich wohl z. T. auf die Untersuchungen von Prum et al. beruft /Pru 06/, siehe Kap. 7. Mit Tyndall-Blau erklären indes S. Berthier und C. Chevalley die Farbe des Hauhechelbläulings (die weniger kräftig ist als die durch Interferenz etwa bei Morpho-Faltern erzeugte). /SWS 00, S. 32 u. 34/.

Die Haut vieler Eidechsen und Frösche enthält unter dem Epithel 3 Schichten: Über einer Melanophorenschicht befindet sich eine mittels winziger Körnchen Tyndall-Blau erzeugende mittlere und über dieser eine mit gelben Carotinoiden gefüllte Öltröpfchenschicht, die als Gelbfilter wirkt, womit die Grünfärbung von Amphibien und Reptilien erklärt ist /Fog 75, Tri 76/. In der Rückenseite vom Laubfrosch aber befinden sich in der genannten mittleren Schicht Guaninophoren, die dispergierende Wirkung kommt hier durch den hohen Unterschied der Brechzahlen von Guanin und Cytoplasma zustande /Sch 49/.

Mensch und Säugetiere besitzen kein blaues Pigment; in geringem Maße zeigt sich aber Strukturblau, z. B. in unserer Iris. Deshalb sind „himmelblaue“ Augen ein auch physikalisch begründbarer Sprachgebrauch, sie erhalten ihre Farbe durch winzige lichtstreuende Proteinpartikel in der farblosen Gewebsmasse der Iris vor dem Hintergrund schwarzen Melanins. Verdecken im Gewebe eingelagerte Melaninkörnchen das blaue Streulicht, dann erscheinen die Augen braun, bei Albinos hingegen fehlt der Melaninhintergrund, sodass das Blau von der Blutfärbung in den Kapillaren der Iris überlagert wird. Bei Neugeborenen europäischer Abstammung sind die Augen meist blau, weil das Stroma der Iris noch kaum Melanin enthält /W, Augenfarbe/. Hermann J. Roth erklärt damit das Wort blauäugig = naiv, unbedarft /Rot 12/. Nach Robert W. Pohl ist auf Rayleigh-Streuung auch zurückzuführen, dass man zarte Haut auf dem dunklen Grunde subkutaner Venen, z. B. an der Innenseite der Handgelenke, bläulich sieht - daher blau-blütig = feinrassig /Poh 76/, vgl. auch /BWS 04/.

## 6. Reflexion und Mie-Streuung

Diffuse Reflexion, Totalreflexion und Mie-Streuung natürlichen Lichts an disperser (fein verteilter) Materie sind sehr häufig die Ursache für den Weißeindruck natürlicher Objekte, weswegen sie hier gemeinsam behandelt werden.

Wie erwähnt, bezeichnet die Mie-Streuung die Lichtstreuung an  $> 0,1 \mu\text{m}$  großen, also mit der Wellenlänge vergleichbaren und größeren kugelförmigen Teilchen, den Mie-Teilchen (z. B. Aerosolpartikeln in der Atmosphäre). Hierbei wird im Gegensatz zur isotropen Rayleigh-Streuung die Vorwärts- (und Rückwärts-) Streuung bevorzugt, und die Intensität des Streulichts hängt zunächst monoton zunehmend, dann periodisch vom auf die Wellenlänge bezogenen Teilchenradius ab. Die Abhängigkeit von der Wellenlänge ist im Vergleich zur Rayleigh-Streuung weit geringer oder sogar unmerklich. /Die 57, Foi 58, Fra 69, Gri 78, Haf 88, Len 72, Pro 83/ Wenn die vom Licht getroffenen Teilchen die Größenordnung der Wellenlänge erreichen und überschreiten, geht die Mie-Streuung in die Beugung über /Ard 88/. Ist der Teilchenradius erheblich größer als die Wellenlänge, gilt die geometrische Optik; die Wechselwirkung z. B. des Sonnenlichts mit den Wassertröpfchen in den Wolken erfolgt dann ohne Farbzerlegung an der Tröpfchenoberfläche.

Beim Schnee, der die kräftigste weiße Farbe in der Natur hat (jedoch übertroffen von Magnesiumoxidpulver, /Jul 84/), verursachen den Weißendruck vielfältige Streuungen und Reflexionen des Sonnenlichts beim Durchgang durch die zahllosen diffus verteilten (sehr durchsichtigen) hexagonalen sternchen- und plättchenförmigen Eiskriställchen und die dazwischen befindliche Luft. Optimale Streueigenschaften hat frischer Schnee, weil die feinen Kristalldendrite noch weitgehend erhalten sind. Die Reflexionen bewirken auch die Undurchsichtigkeit des Schnees.

Mit unterschiedlicher Reflexion erklärt sich, dass feuchter Sand dunkler aussieht als trockener, denn er reflektiert weniger Licht: Das Licht dringt in das Wasser zwischen den Sandkörnern ein, wird an den verschiedenen Grenzflächen mehrfach reflektiert und im Innern des Wassers absorbiert /Jar 89/. (Das Analoge gilt für Wassertropfen auf Kleidungsstoff.)

Aus Betrachtungen der Streuung ist die Farbe des Rauches zu verstehen: Ein frisches Feuer erzeugt relativ große Kohlepartikel, die sich durch kondensierendes Wasser noch vergrößern. Deshalb streut Rauch von frischem Feuer Licht aller Wellenlängen und sieht im dunklen Wald weiß, vor hellem Himmel schwarz aus. Holzkohlenglut gibt feinere Teilchen ab, weswegen ihre dünne Rauchsäule überwiegend blau streut, wenn auch nicht so stark wie die Luft. Daher sieht sie im dunklen Wald bläulich und im durchfallenden Himmelslicht (nicht kräftig rot, sondern nur) schmutzig rotbraun aus /Vog 89/.

Zur Erklärung optisch-atmosphärischer Erscheinungen ist es in vieler Hinsicht sinnvoll, die Atmosphäre als Kolloid aufzufassen, mit den Luftmolekülen als Lösungsmittel und dem Aerosol (Staub, Rauch, Tröpfchen, Kristalle) als disperser Phase. Der Einfluss des Aerosols lässt sich gemäß der Mieschen Theorie verstehen: Je größer der Aerosol-Anteil ist, umso weniger ist das Blau der idealisierten Rayleigh-Atmosphäre gesättigt und umso weißer erscheint der Himmel (entsprechend einer Proportionalität mit  $\lambda^{-1.5}$  bis  $\lambda^{-1}$ , wobei  $\lambda$  die Wellenlänge ist /Die 57/). Ein Wassermolekül weist einen durchschnittlichen Durchmesser von nur 0,28 nm auf. Wegen dieser Kleinheit gegenüber der Lichtwellenlänge ist atmosphärisches Wasser als Dampf nicht sichtbar. Wenn sich aber beim Kondensieren kleine Cluster bilden, schwingen die Teilchen in ihnen phasengleich, wobei die Amplitude des Streufeldes zunächst linear mit ihrer Zahl zunimmt, d. h. die Streuintensität wächst quadratisch.

Dass wir das atmosphärische Wasser erst in Form der strahlend-weißen Wolken sehen, liegt also an der sehr viel stärkeren Mie-Streuung des Kondensats /Fey 87/ bzw. an der Oberflächenreflexion der Wassertröpfchen /Wal 90/. Im Schatten des Sonnenlichts befindliche Wolken erscheinen dunkelgrau; die schwefelgelbe Farbe der Gewitterwolken entsteht durch Absorption im gelbroten und roten Spektralbereich. /Win 89/ Sehr dichte Wolken sind schwarz, da nur wenig Sonnenlicht sie durchdringen kann. Es wird entweder vom Wasser absorbiert oder nach oben reflektiert. /Wal 90/ Der Normalfall des unbunten Streulichts in Wolken ist theoretisch aus der unterschiedlichen Größe der Tröpfchen mit Mie-Streuung erklärbar.

Nebel und der dünnere Dunst unterscheiden sich von Wolken nicht nur durch ihren Bodenkontakt, sondern die Tröpfchendurchmesser innerhalb eines Nebels sind mit im Mittel 10 bis etwas über 40  $\mu\text{m}$  geringer als in einer typischen Wolke. Auch an den Nebeltröpfchen wird das Licht aufgrund der Mie-Streuung gestreut, wodurch die eigentlich farblosen Tröpfchen sichtbar werden.

Disperse Materie ist sehr häufig im Pflanzenreich an der Farbwirkung beteiligt: In ähnlicher Weise, wie Aquarellfarben ihre Leuchtkraft dem stark reflektierenden weißen Zeichenpapier verdanken, beruht die Leuchtkraft der Blumenfarben z. T. auf einer Reflexionsschicht, dem Tapetum lucidum, was in den meisten Fällen aus lufthaltigem, unter einer Farbschicht liegenden Mesophyll gebildet ist. Das auffallende und am Tapetum reflektierte Licht passiert also zweimal die Farbschicht, wodurch eine hohe Farbsättigung zustandekommt. Bei Ranunculus-Arten, z. B. dem Acker-Hahnenfuß, besteht das zwischen zwei gelben Schichten liegende (herauspräpariert:) strahlend weiße Tapetum aus einer Schicht prismatischer Zellen, die mit Stärkekörnchen vollgestopft sind. Zerstört man die Reflexionswirkung des Tapetums (etwa durch Auspumpen der Interzellularluft oder Infiltration mit Alkohol), wirken derartig behandelte Blütenblätter matt. Matt erscheinen im auffallenden Licht auch Blütenblattgewebe mancher Orchideen, Aristolochia- und anderer Arten, denen das Tapetum fehlt, während sie im durchfallenden Licht hell leuchten.

Durch kräftige, feinverteilte Totalreflexion im Mesophyll farbstoffloser, aber an Interzellularen (gasgefüllten Hohlräumen zwischen benachbarten Zellen) reicher Kronblätter kommt auch die weiße Farbe der Blüten (z. B. der Margerite) zustande. /Kug 70 S. 86, Jul 84 S. 210/ - Die Blätter von Ruhrkraut, Königskerze und Edelweiß erhalten ihr silbrigweißes Aussehen durch diffuse Reflexion an einem Haarfilz (der sie vor UV-Strahlung schützt) /Grü 88/.

Damit das Laub hellgrün erscheint, muss es im Innern genügend viele Inhomogenitäten haben, an denen das Licht reflektiert wird. Bei Nadelhölzern und Buchsbaum fehlen diese, weswegen ein Schwarzgrün erscheint. /Som 59, S. 36/

Die kugeligen, auffällig weißen Früchte („Knallerbsen“) der Schneebeere, Symphoricarpos rivularis, enthalten zahlreiche in schwammigem Mark eingebettete Luftbläschen, die auch für das Knallen verantwortlich sind, wenn man auf die Beeren tritt. Die Bläschen lassen sich leicht durch Zerdrücken der Beeren in einem mit Wasser gefüllten Glas demonstrieren, die Beeren werden dadurch in ähnlicher Weise farblos wie ein zerdrückter Schneeball.

Aus mehrfacher bzw. diffuser Reflexion lässt sich oft die Weißfärbung im Integument der Tiere erklären: Die Reflexion von Licht an den Lufteinschlüssen in der an sich glasklaren Hornmasse bewirkt die Weißfärbung der Haare bei Säugetieren /Sch 49, Tri 76/, wie etwa beim Buschbock. /Fag 75/

In den Federn mancher Vogelarten finden sich luftgefüllte Markzellen, die zum Weißindruck beitragen /Fra 39a/; doch kann allein schon die Gesamtheit des Vogelgefieders als uneinheitliche Oberfläche mit diffuser Reflexion den Sinneseindruck Weiß hervorrufen /Ban 23/, z. B. bei den Bauchfedern des Haubentauchers, die in ihren distalen Teilen keine Lufteinlagerung aufweisen. Ist in der Vogelfeder Strukturweiß mit dunklem Melanin kombiniert, entsteht Graufärbung /Fra 39a/, die im Tierreich aber auch durch Vermischen von relativ dunklen und ganz hellen Farbelementen ermöglicht wird.

Strukturweiß findet sich ebenso in der Klasse der Insekten: Feine Rippen und Gruben auf der Oberseite jeder Flügelschuppe verursachen das Weiß von Motten und Schmetterlingen /Fog 75/, durch diffuse Reflexion an dichtgestellten Chitinhaaren kommen weiße Flecken auf vielen Käfern zustande, durch Lufteinschluss in die fein aufgespaltenen Balkenlagen der Kutikula entstehen weiße Flecken auf den Flügeldecken von Sandlaufkäfern /Sch 49/, weiße Stellen auf den Flügeln von Pfauenaugen entstehen durch winzige Luftkammern im Innern der Schuppen /Nij 82/.

Die Mikrostruktur, die die Farbe des Kohlweißlings erzeugt, besteht aus parallel angeordneten Stegen, die durch feine Querverbindungen miteinander verbunden sind. Der Raum zwischen den Stegen ist mit etwa 100 nm kleinen perlenähnlichen Gebilden besetzt, die das Licht in alle Richtungen streuen und dadurch den Flügel weiß erscheinen lassen. Die grundlegende Struktur ist auch beim schwarzen Fleck im Kohlweißlingsflügel vorhanden, nur fehlen die perlenähnlichen Gebilde, wodurch das Licht nicht reflektiert und gestreut, sondern absorbiert wird. /Geb 08/

Der südostasiatische Käfer Cyphochilus hat Schuppen mit einer Dicke von etwa 5 µm. Sie beinhalten ein poröses Netzwerk von zufällig angeordneten Proteinfasern mit einem Durchmesser von jeweils ca. 250 nm, die alle Lichtwellenlängen stark streuen, wodurch ein intensiv strahlendes Weiß entsteht. Die Schuppen sind zwei Größenordnungen dünner als vom Menschen erzeugte Materialien mit vergleichbarer Weißheit, woraus sich verschiedene mögliche technische Anwendungen ergeben. /Geb 08/

In der Haut von Fischen, Amphibien und Reptilien erzeugen Guaninkörnchen kreidiges Weiß durch diffuse Reflexion oder aber, besonders in Form gröber lamellierter Plättchen in den Fischschuppen, Silberglanz durch Totalreflexion. Von gelbrotem Lipochrom überschichtetes silberglänzendes Guanin erklärt die Färbung des Goldfisches, in der Haut manch anderer Fische strahlt Guanin in farbigem Glanz dadurch, dass rote, gelbe und schwarze Pigmentzellen mit Guaninophoren zu „chromatischen Organen“ vereinigt sind /Sch 49/.

Ein Reflexionsphänomen verursacht das Augenleuchten: In den Augen vieler nachtaktiver Tiere (Raubtiere, auch unserer Katzen), Rinder, Opossums, Alligatoren und einiger Tiefseefische befindet sich hinter der Netzhaut ein stark reflektierendes Tapetum lucidum. Durch Reflexion an dieser (etwa mit eingelagerten Guaninkristallen oder mit einer Zink-Eiweiß-Verbindung versehenen) Zellschicht verdoppelt sich fast die Wahrscheinlichkeit, dass ein Photon eine Sehzelle trifft. Im Katzenauge wandelt überdies die Zink-Eiweiß-Verbindung das auch für Katzen unsichtbare UV in Normallicht um, wodurch mehr nutzbares Licht auf die besonders empfindlichen Sehzellen fällt /SAN 94/. Ein Teil des in diesem Restlichtverstärker reflektierten Lichts gelangt jedoch durch den dioptrischen Apparat wieder nach außen und verursacht dadurch das Leuchten der Augen. /Gla 96 S. 20, Wal 90/

Mie-Streuung bewirkt die weiße Farbe der Milch. Wird sie stark mit Wasser verdünnt, wirkt sie von der Seite bläulich, das durchfallende Licht ist rötlich - ein Hinweis auf den Tyndall-Effekt, also auf Rayleigh-Streuung. Dann dürfen aber die Fettkügelchen der Emulsion kaum größer als die Lichtwellenlänge sein /Ger 86/.

Ein weiteres Beispiel von durch Tiere erzeugter disperser Materie ist der an Kraut und Bäumen vorkommende Kuckucksspeichel, ein weißer Schaum, den die Larven der Schaumzikaden durch Einpumpen von Luftbläschen aus der Atemhöhle in eine aus dem After austretende Flüssigkeit bilden /Jac 89/.

Bemerkenswert sind Einsichten in die sehr effektive Nutzung der Sonnenenergie durch arktische Tiere. Als besonders interessant erwies sich das Eisbärenfell, dessen einzelne Haare aus einem lichtstreuenden Kern bestehen, der dem Tier das weiße Aussehen verleiht, umgeben von einer farblosen transparenten Hülle, die das eingedrungene Sonnenlicht einschließlich des UV-Anteils wie in einem Lichtleiter an die Oberfläche der schwarzen Haut des Bären kanalisiert, wo es mit einem Wirkungsgrad von 95 % in Wärme umgewandelt wird. Die Übertragung des Prinzips in die Technik erscheint

vielversprechend: In ersten Versuchen ließ sich die Leistung herkömmlicher Sonnenkollektoren durch Kombination mit haarähnlichen Fasern um die Hälfte erhöhen, und eine weitere erhebliche Effektivitätssteigerung ist denkbar, wenn es gelänge, auch die von den Wolken transmittierte UV-Strahlung zu nutzen, was ein Funktionieren bei bedecktem Himmel ermöglichte. Ferner könnte sich das komplizierte Ausrichten der Flächen erübrigen, denn die derartig präparierten Sonnenkollektoren verwerten Strahlung eines großen Winkelbereichs /wuf 89, phi 89/.

## 7. Interferenz und Beugung

Dass das Licht eine Wellenerscheinung ist, zeigte Thomas Young 1802 in seinem berühmten Doppelspaltversuch, bei dem Licht plus Licht an manchen Stellen Dunkelheit ergibt. Ähnlich ist es bei einem Freihandversuch: Hält man Zeige- oder Ringfinger an den Mittelfinger und blickt durch den schmalen Spalt zwischen den zweiten Fingergliedern ins Helle, so zeigen sich dunkle Streifen. Sie entstehen dadurch, dass zwei Wellenzüge um eine halbe Wellenlänge versetzt, phasenverschoben sind (der Wellenberg des einen fällt mit dem Wellental des anderen zusammen) und sich deshalb auslöschen. Man nennt dies destruktive Interferenz. Bei der konstruktiven Interferenz überlagern sich zwei Wellen „in Phase“, d. h. ihre jeweiligen Auslenkungen addieren sich so, dass sich die Intensitäten der Wellen verstärken.

Auf einfache Weise ist die Beugung (Diffraktion) des Lichts mit der Wellenvorstellung erklärlich. Unter Beugung versteht man in der Physik bei der Ausbreitung eines Wellenvorgangs die Abweichung von der ursprünglichen Richtung, die nicht durch Spiegelung oder Brechung entsteht und mit Interferenz verbunden ist. Sie kann durch Begrenzungen des Strahlenganges (wie Blenden), Hindernisse (Kügelchen, Stäbchen) oder Dichteänderungen des durchquerten Mediums zustandekommen. Entsprechend dem Huygens-Fresnelschen Prinzip werden an den Kanten von Blenden oder Hindernissen Wellen erregt, die sich überlagern und dazu führen, dass Wellenenergie auch in das Schattengebiet gelangt. Merkliche Beugung findet statt, wenn die geometrischen Strukturen der beugenden Objekte in der Größenordnung der Wellenlänge(n) liegen. Bei der Beugung an kreis- oder kugelförmigen Strukturen (Tröpfchen) ergeben sich Beugungsringe, deren Radien vom Durchmesser und von der Wellenlänge abhängen.

Wichtige Strukturen, an denen Interferenz entsteht: An dünnen Schichten reflektiertes Sonnenlicht erscheint oft farbig. Beispiele sind ein Ölfilm auf Wasser, Seifenblasen oder die Anlauffarben. Dabei interferiert dasjenige Licht miteinander, das an der Vorder- und Rückseite der dünnen Schicht reflektiert wird. Abhängig von Richtung und Schichtdicke kann das Licht einer bestimmten Wellenlänge ausgelöscht werden, der Rest des ursprünglich weißen Lichtes erscheint dann in der komplementären Mischfarbe der nicht ausgelöschten Wellenlängen. Außer diesen „Farben dünner Blättchen“, dem „Dünnschichtphänomen“, kann Interferenz auch an Blenden entstehen oder an komplexen Gefügen wie ebenen und räumlichen Gittern. (Optische Gitter sind Blenden mit vielen periodisch angeordneten Spalten.) Man spricht insbes. in der zoologischen Literatur jedoch von Farben dünner Blättchen auch bei Systemen aus mehreren Schichten und trifft keine scharfe Abgrenzung zur Beugung am Stufengitter (an dem z. B. die meisten blau- und grünschillernden Farben von Schmetterlingsflügeln und Vogelfedern entstehen /Ger 86/).

Um wieder mit Beispielen aus der unbelebten Natur zu beginnen, betrachten wir zunächst atmosphärische Erscheinungen und von diesen eine physikhistorisch wichtige: Nicht selten sieht man an der blauen Seite eines Regenbogens lilafarbene Streifen, die man überzählige Bögen nennt, weil sie nach den Gesetzen der geometrischen Optik nicht auftreten dürften. Das Rätsel der überzähligen Bögen veranlasste 1801 Thomas Young zur Durchführung seines oben genannten berühmten Doppelspaltexperiments. Mit der damit bewiesenen Wellennatur des Lichts konnte er anschließend die überzähligen Bögen durch Interferenz erklären (1804). Die Durchmesser der Regentropfen müssen kleiner als einen halben Millimeter sein. /W, Regenbogen/, /Wal 92/

Fällt Sonnenlicht auf eine Nebelwand mit Tröpfchengrößen von 5 bis 60  $\mu\text{m}$ , kann ein Nebelbogen entstehen, ebenso wie der Regenbogen durch Brechung und Reflexion der Lichtstrahlen in bzw. an den Wassertröpfchen. Wegen deren Kleinheit spielen hierbei auch Beugungseffekte eine Rolle, derart, dass die gegenseitigen Abstände der einzelnen Farb-Helligkeitsmaxima sehr eng zusammengedrängt sind und dadurch der Bogen weiß erscheint.

Wenn nahezu gleich große Tröpfchen oder Eiskristalle in dünner Wolkenschicht ungefähr 1/15 mm oder kleiner sind (erheblich kleiner als diejenigen, die Regenbögen oder Halos verursachen), kann durch Beugung an ihnen ein farbiger Ring um Mond oder (wegen der Tageshelligkeit weniger gut sichtbar) Sonne entstehen: ein Kranz, eine Korona, die einen Hof, die Aureole, einschließt. Seltener sieht man mehrere Kränze. Je größer die Tröpfchen, um so kleiner sind die Kränze und die anschließend behandelten Glorien. Je uneinheitlicher die Tröpfchengröße ist, desto blasser sind die Farben, oft kommt nur eine Aureole ohne Kranz zustande. Kränze können auch durch Staubteilchen entstehen, so die Bishop-Ringe durch hohe Staubbichten in der Atmosphäre nach Vulkanausbrüchen. Weil die Staubteilchen oft nur wenige Mikrometer groß sind, sind die Bishop-Ringe häufig viel größer als die durch Tröpfchen oder Eiskriställchen hervorgerufenen Kränze.

In gewisser Weise komplementär zu den Kränzen sind die Glorien: ebenfalls farbige Ringe, aber nicht um die Lichtquellen, sondern - mit kleineren Radien - um den Schatten eines Beobachters auf einer Nebelwand oder (beim Flugzeug) auf einer Wolke. Sie entstehen bei tiefstehender Sonne auf komplizierte Weise dadurch, dass das Licht von den Tröpfchen der Nebelwand zunächst rückgestreut und danach erst gebeugt wird. /Sch 99, S. 61 f./

Fällt der Schatten des Beobachters auf eine Nebel- oder Wolkenschicht, wird er nicht durch eine feste Fläche abgebildet, sondern durch jeden Wassertropfen in der dreidimensionalen Schicht einzeln. Dadurch kann das Gehirn den Schatten nicht stereoskopisch sehen und überschätzt die Größe deutlich. Durch Luftbewegungen bewegt sich der Schatten, selbst wenn der Beobachter still steht. Dieses sog. Brockengespenst ist häufig von einer Glorie umgeben und kann relativ günstig bei Sonnenaufgang am Brocken mit seinen über 300 Nebeltagen beobachtet werden. /W, Brockengespenst/

Aus dem Mineralreich kennen wir nur wenige optische Interferenzeffekte. Während im Größenbereich der Moleküle viele anorganische Körper so regelmäßig strukturiert sind, dass (z. B. in Kristallen) Röntgenstrahlen geordnet interferieren können, war in der unbelebten Natur lange kein Fall einer Beugung von sichtbarem Licht an einem Gitter bekannt /Lang 79/. Das Irisieren des Edelopals wurde zwar schon früher als Interferenzeffekt angesehen, doch erst 1964, nachdem die Struktur des Opals mit dem Elektronenmikroskop aufgeklärt worden war, verstand man den Grund dieser Erscheinung: In diesem Edelstein sind Kügelchen aus Siliziumdioxid und etwas Wasser im Abstand von etwa 250 nm in einem dicht gepackten dreidimensionalen Gitter angeordnet. Das durchschei-

nende Material der Zwischenräume hat eine ähnliche Zusammensetzung wie die Kügelchen, aber einen etwas anderen Brechungsindex. Weißes Licht wird an dem Gitter gebeugt und in Spektralfarben zerlegt, die aus dem Innern des Edelsteins herauszuschimmern scheinen. Die Farben ändern sich bei Bewegung des Steins oder des Auges. /Nas 80/, /pin 14/

Das Feldspatgestein Labradorit zeigt ein auffällig irisierendes Farbenspiel in metallischem Glanz, die Labradoreszenz. Sie kommt durch Interferenz und Spiegelung des Lichts an submikroskopischen sog. Entmischungslamellen zustande: Diese zahlreichen Schichten mit wechselndem Brechungsindex lassen den Labradorit vorwiegend blau, grünlich, gelblich, violett, aber auch in anderen Farben schillern. Eine Varietät, der finnländische Spektrolith, zeichnet sich durch das volle Farbspektrum der Labradoreszenz aus. Madagaskar-Mondstein oder auch Regenbogen-Mondstein ist dagegen die Handelsbezeichnung für einen weißen, fast durchsichtigen Labradorit mit kräftig blauem Flächenschiller, der gerne als Imitation für den echten Mondstein verwendet wird. /Zaw/, /W, Labradorit/

Der echte Mondstein, eine Varietät des Orthoklas, Adularia, ist nach seinem mondähnlichen bläulich-weißen, flächenhaften Schimmer benannt, den man Adulareszenz nennt. Ursache des Adularisierens ist die lamellenartige Struktur des Kristallgefüges, die die auftreffenden Lichtstrahlen zur Interferenz zwingt. Die Lichtreflexionen scheinen beim Bewegen des Steins über dessen Oberfläche zu laufen und werden durch den Cabochon-Schliff besonders betont. Steine aus Indien bzw. Sri Lanka unterscheiden sich in Glanz, Färbung und Transparenz. /W, Mondstein/, /W, Adulareszenz/

Der Cabochon-Schliff begünstigt den Asterismus, worunter man sternförmige Lichtreflexe in Kristallen versteht. Sie treten bevorzugt bei Rubin und Saphir, aber auch beim Rosenquarz und anderen Mineralien dann auf, wenn auf sie eine möglichst punktförmige Lichtquelle gerichtet wird. Diese Lichtreflexe entstehen durch feine Kristallfasern oder -nadeln, die im betreffenden Wirtskristall eingelagert sind und sich bei idealer Verteilung in einem Punkt treffen. Auch feine Hohlkanäle im Stein sind in der Lage, den Sterneffekt zu erzeugen. Je gleichmäßiger die Fasern, Nadeln bzw. Hohlkanäle angeordnet sind, desto harmonischer und schöner wirkt der Lichtstern. /W, Asterismus/

Irisierende Pflanzen sind selten. Beim Pfauen-Moosfarn *Selaginella willdenowii* aus Malaysia wird z. B. das bläuliche Schimmern der grünen Blätter von einer geschichteten Lamellenstruktur in der oberen Kutikula verursacht. /Tho 10/ Fotos von einer Reihe weiterer sind u. a. auf /Fli/ zu finden. Die Strukturen, die das Irisieren hervorrufen, sind sehr ähnlich denen, die man bei schillernden Käfern findet, nämlich entweder Schichten mit abwechselnd großer und kleiner optischer Dichte (variierendem Brechungsindex) oder schichtweise schraubige Anordnung der Zellulosefasern /Zaw/.

Im Jahr 2012 wurde an den Beeren von *Pollia condensata*, einer afrikanischen Waldpflanze, eine stark irisierende auffallend metallisch-blaue Färbung untersucht, intensiver als jede zuvor an biologischem Material beschriebene. Die Beere behält den metallischen Farbton auch beim Vertrocknen. Ursache dieser Farbgebung ist Bragg-Reflexion (Beugung am Gitter) an schraubenförmig gestapelten Zellulose-Mikrofibrillen, die Mehrfachschichten in den Zellwänden des Epikarps bilden. Diese Strukturen sind etwa zehntausendmal dünner als ein menschliches Haar. Die reflektierte Farbe unterscheidet sich von Zelle zu Zelle, da die Schichtdicken im Schichtstapel variieren, wodurch die Beere ein auffallend verpixeltes, pointillistisches Aussehen erhält. Einzigartig in der Natur sind ebenso die von Zelle zu Zelle unterschiedlichen Polarisierungseigenschaften. Die auffällige Farbe dient der Ornithochorie; die Autoren weisen daraufhin, dass biologische Kommunikation mittels Strukturfarben seit mindestens 500 Mill. Jahren existiert. /sci 12/



Das typische Schillern (der Lüster) der von zahlreichen Weichtieren gebildeten Perlen und dasjenige der Innenschalen vor allem von Perlmuscheln und Kreiselschnecken beruht auf Interferenz an einem natürlichen Beugungsgitter /Gri 78/ im Perlmutter, d. i. ein Schichtsystem aus ca. 1  $\mu\text{m}$  dicken Lagen tafelartiger Aragonitkristalle, die durch feinste Lamellen aus Konchinolin verkittet sind /Sch 23, Mey 84/.

Faszinierend und in der Natur verhältnismäßig häufig ist das Schillern im Integument der Tiere. Besonders intensiv irisieren etwa Sapphirinen (etwa 0,5 cm große flachovale, zu den Ruderfüßern gehörende Meereskrebse) und verschiedenartige Insekten, mit ähnlicher Pracht schillern viele vornehmlich tropische Vögel wie Trogonidae, Nektarvögel und Glanzstare, sie alle aber werden von den Kolibris und dem balzenden Pfau übertroffen.

Schon Isaac Newton hatte 1704 vermutet, dass die „präzise colorierten Farben einiger Vögel“ mit physikalischen Vorgängen wie dem (damals noch nicht verstandenen) Dünnschichtphänomen zusammenhängen. E. Brücke fasste 1852 die irisierenden Farben vieler Kopffüßer als Dünnschichtphänomen auf /Sch 49/, später versuchte A. Abraham Michelson eine Interferenzklärung für das Schillern bei Arthropoden und Kolibris /Mue 69/. Als Erster brachte B. Rensch /Ren 25/ eine wirkliche Struktur (aus Melanin) in Beziehung zur Interferenz /Dur 62/, was J. Dorst /Dor 51/ und W. J. Schmidt /Sch 52/ sicherstellen konnten. Es folgten weitere Untersuchungen insbes. über die Schillerfarben der Vögel, durch die Möglichkeit begünstigt, Dünnschnitte schillernder Objekte herzustellen und elektronenmikroskopisch zu betrachten /Lip 59, Rös 59, Gre 60, Gre 60a, Dur 62a, Sch 62, Sch 62a, Dur 65, Orn 66, Rut 66, Dur 70 u. a./ Sie führten zum Ergebnis, dass das Schillern i. Allg. als Interferenz zu erklären ist, hervorgerufen durch Reflexion des Lichts an dünnen Schichten wechselnden Brechungsvermögens.

Wilhelm Joseph Schmidt, jahrzehntelang mit dem Studium von Strukturfarben befasst, gelangte 1952 noch weitgehend lichtmikroskopisch zu grundlegenden Erkenntnissen über das Schillern der Vögel: Ausschlaggebend für den Schiller sind Form, Größe und Anordnung von Melaninkörpern in stark rinnenförmig abgeplatteten „Schillerradien“, die aus reihig angeordneten, gewöhnlich rechteckigen, ganz allgemein weniger als 1  $\mu\text{m}$  (selbst bei so großen Federn wie denen des Glanzfasans höchstens 0,3  $\mu\text{m}$ ) dicken und meist sehr kräftig melaninpigmentierten „Schillerzellen“ bestehen. Die Interferenz entsteht durch Reflexion an Ober- und Unterseite des Melanins, an letzterer einschließlich zweimaliger (wegen der dunklen Eigenfarbe hoher) Absorption, sodass es sich genauer um Farben absorbierender dünner Blättchen handelt. Die Intensität des Schillers korrespondiert mit der hohen Brechzahl (quadratische Abhängigkeit der reflektierten Intensität von der Brechzahl entsprechend Fresnels Formel), auch der metallische Glanz vieler Schillerfarben ist aus dem beträchtlichen Reflexionsvermögen und der starken selektiven Absorption des Melanins erklärbar /Sch 49, Sch 52/. Von einer Ausnahme abgesehen (schwach irisierende weiße Federn der Haustaube /Brü 61, Sch 49/) schillern nur melaninhaltige Federteile, gleichwohl in einer Vielfalt an submikroskopischen Besonderheiten:

Heinz Durrer et al. fanden bei den Staren eine Reihe aus sieben verschiedenen Interferenzstrukturen, in der die Intensität des Schillers mit wachsender Differenzierung der Melaninkörper (in Bau und Lagerung) zunimmt. Meist handelt es sich um 0,2 bis 0,3  $\mu\text{m}$  dicke und 1,2 bis 2  $\mu\text{m}$  lange Melaninstäbe; die Interferenz wird vom Melanindurchmesser oder der Dicke der darüberliegenden Keratinschicht oder von beiden Faktoren gemeinsam bestimmt. Daneben gibt es plättchenförmige und bei den besonders stark schillernden Glanzstaren lufthaltige ovale (1  $\mu\text{m}$  lange und 0,8  $\mu\text{m}$  breite) mit Wandstärken von 70 nm wabig gekammerte Melaninkörner /Dur 67, Dur 70/.

Auch die exotischen, zu den farbenprächtigsten Vögeln gehörenden Trogone illustrieren die Üppigkeit natürlicher Farberzeugung innerhalb einer Gruppe nahe verwandter Arten: Die luftgefüllten Melaninkörper sind bei Pfautrogon und Quetzal flach, bilden aber zahlreiche Schichten hohler Röhren in den Radien der Gattung Trogon /Dur 67a, Lan 79/. Die Schillerzellen von den Nackenseiten der Tauben Columba und Turacoenas enthalten kugelige Melaningranula solcher Größe (bis zu 3  $\mu\text{m}$ ), dass das Melanin selbst als Erzeuger der Dünoblattfarben ausgeschlossen ist. Sie entstehen vielmehr unter Beteiligung von Luft, in die die Melaningranula eingebettet sind. /Str 03, Sch 49/

Bei den Kolibris haben die Melaninkörper elliptische Gestalt (von 2,5  $\mu\text{m}$  Länge und 1  $\mu\text{m}$  Breite) und enthalten in Kammern viele Luftblasen, im Querschnitt ähnlich einer Luftmatratze (mit hohen Brechzahlunterschieden an den Kammerwänden). Der Schiller kommt hier also durch Interferenz an 3 Filmen im Melaninkorn zustande: der oberen und unteren Schicht der Matrix und der eingeschlossenen Luftschicht /Gre 60/. Ohne Lufteinschlüsse und plättchenförmig in Schichten gelagert sind die Melaninkörper der Nektarvögel, im Gegensatz zu vorigen wirkt maßgebend für die Farbgebung der Abstand der Schichten mit. Um nach jeder Mauser die gleiche Farbe zu bilden, sind Genauigkeiten besser als 10 nm notwendig, die der Federkeim jedesmal aufzubringen hat /Dur 62a/.

Bei den (nur blau, grün und kupferrot) schillernden Entenvögeln bewirken die Schillerfärbung spezialisierte flache luftfreie Geißeln (Pennula) der Schillerradien, die sich lückenlos aneinanderschließend dachziegelartig decken: Sie enthalten am Rand mehrere (meist 3 ... 6) Lagen Melaninstäbchen von 0,1 ... 0,2  $\mu\text{m}$  Durchmesser (mit regelmäßig angeordneten Melaningranula), wobei die Schillerfarbe anscheinend von der Zahl der Melaninschichten abhängt. Die schwarzen Federn am Kopf des Stockenten-Erpels (*Anas platyrhynchos*) schillern grün, unter größerem Winkel zwischen Beleuchtung und Beobachtung blau. /Zaw/ Nichtschillernde Radien enthalten ebenfalls Melaninstäbchen, sie sind aber in ihnen unterschiedlich groß und unregelmäßig verteilt /Rut 66/.

Zu den schönsten optischen Erscheinungen im Tierreich, nach Darwin (1871) sogar zu den schönsten Objekten der Welt, gehört das um 1960 ff. von Heinz Durrer u. a. elektronenmikroskopisch in aller Gründlichkeit untersuchte Prachtgefieder des Pfaus, das, erstmalig in der Klasse der Vögel entdeckt, eindeutig auf Beugung am Gitter beruht und etwas ausführlicher dargestellt werden soll: Dass bei der Pfauenaugfeder viele Farben an einem einzigen Federast auftreten, erwies sich für das Studium als günstig. Man unterscheidet /nach Sag 55/ neun Farbfelder: das innerste tiefblaue Augfeld I, umgeben vom türkisfarbenen Ring II und weiteren, vor allem in caudaler Richtung scharf gegeneinander in definierter Farbe abgegrenzten Zonen III und 1 bis 4 bis zum bei sich auflösender Fahne hellbraun bis weiß erscheinenden Mittelteil bzw. bis zur je nach Lichteinfall grün bis rotbraun schillernden Außenzone. Die leuchtenden Schillerfarben werden nur von den verbreiterten, abgeplatteten und an der Basis um 90° gedrehten Radien erzeugt /Els 25, Ren 25/, die die stärkste überhaupt bekannte Umbildung erfuhren. Denn während andere Arten nur einen Abschnitt modifizieren (Distal- oder Basalmodifikation), haben wir bei den Radien der Pfauenaugfeder Totalmodifikation - die gesamte Feder steht unter Aufgabe aller anderen Funktionen (Wärmeschutz, Flug) im Dienst der optischen Erscheinung.

Durrer fand nun u. a. /in Dur 62 und Dur 65 auch quantitativ präzisiert/: Für Gleichheit von Lichteinfall- und Beobachtungswinkel ist die Schillerfarbe aller Zonen am intensivsten, mit ihrer Verkleinerung wird die reflektierte Intensität kurzweiliger (unterhalb 50° nimmt der Blauanteil merklich zu). Variiert man aber nur einen der Winkel, sind die Farbunterschiede geringer. Beim Dünoblattphänomen erscheint ein Vogel je nach Stellung zum Licht in ganz verschiedenen Farben (besonders auffällig z. B. am nahe verwandten Glanzfasan, s. o.), was der Gesamterscheinung

des radschlagenden Pfau aber abträglich sein würde - und tatsächlich sind hier die reflektierten Farben vom Lichteinfallswinkel weniger abhängig. Der Vergleich von Kolibri, Nektarvogel und Pfau scheint auf eine Gesetzmäßigkeit hinzudeuten, nach der mit wachsendem Strukturierungsgrad auch die Farbkonstanz zunimmt.

Diese Facetten lassen sich anhand der aufgedeckten Struktur verstehen: Der Schiller der Pfauenaugfeder beruht auf einem Raumgitter aus Melaninstäben in den Außenzonen der Radialien, wobei die Stäbe  $0,1 \mu\text{m}$  dick sind, die Gitterkonstante in beiden Richtungen bei etwa  $0,17 \mu\text{m}$  liegt und die Anzahl der Schichten 3 bis 11 beträgt. (Wegen der niedrigen Gitterkonstante in der Ebene von 6000 Stäbchen je Millimeter genügen wenige Gitterschichten.) Während der Federentwicklung (Verhornung) variiert in geordneter Weise die Gitterkonstante und damit die Farbe, die vom Abstand der Melaninstäbchen allein bestimmt wird. (Ein Gitter ist nicht die einzige Möglichkeit für mehrfarbige Muster auf einer Federfahne. Denn die blauweiße Bänderung in den Handflügeldecken des Eichelhäher oder die helldunkel gestreifte Schwanzbinde des Brachvogels /Ber 87/ sind Beispiele für die Entstehung komplizierter Muster dadurch, dass die Feder während ihrer Entwicklung nicht gleichmäßig mit Pigment versorgt wird, sondern nach abgestuftem Programm.)

Alles in allem (Aug- und die weniger differenzierten Halbmondfedern zusammengenommen) muss der Vogel für die Erscheinung des Rades 240 g Federn produzieren und mit ungeheuren Anforderungen an die Präzision des Steuersystems strukturieren; nur wenig größere Abweichungen als 10 nm schlossen ein geordnetes Muster aus und bewirkten konfuse Schillerfärbung. Derartige Höchstleistungen an Mikrostrukturierung beim Aufbau einer solchen Gitterstruktur sind hinsichtlich der Komplexität ihrer Differenzierungen mit lebenswichtigen Organen vergleichbar und in der Natur (wegen des höheren Aufwands ?) wesentlich seltener als das Dünneblattphänomen. Sie erhalten erst vom farbigen Endbild her ihren Sinn und können nach /Lan 79/ - wie andere Strukturfarben auch - kein zufälliges Beiprodukt der Phylogenese sein. Sowohl die evolutionären als auch die ethologischen Aspekte der Augfeder schienen Heinz Durrer ungenügend geklärt, sodass er von einem fundamentalen biologischen Problem sprach /Dur 65/. -

Vielfältig und häufig ausgeprägt ist das Schillern der Insekten /vgl. Jac 89/, wie z. B. bei den tropischen Schmetterlingen mit ihren typischen Vertretern Morpho und Urania. Die Flügelschuppen der Morpho-Arten haben sehr engstehende leistenartige Auswüchse (ca. 3 Leisten pro  $\mu\text{m}$ ), die mit Füßchen auf der Oberseiten-Lamelle des Schuppenkörpers stehen /Gen 42, Lip 59, Gen 63, vgl. auch Kin 43 und Lan 79/. Zu diesem Morpho-Typ gehören die Schillerschuppen auf den Männchen der heimischen Schillerfalter. Beim Urania-Typ, zu dem die Schuppen der Bläulinge gehören, entsteht die Interferenz auf der Schuppenunterseite. Die Puppen mancher Edel- und Monarchfalter, insbes. der tropischen Gattung Euploea, zeigen einen auffälligen Gold- oder Silberglanz, der ausschließlich durch Interferenz an der feingeschichteten Kutikula zustande kommt, die aus bis zu 250, jeweils nur  $0,15 \mu\text{m}$  dicken Doppellagen aus Chitinarthropodin bzw. Wasser besteht. Nach der Häutung oder dem Tod der Puppe verschwindet der Farbeffekt mit dem Verdunsten des Wassers. - Prum et al. fanden, dass die blaue Farbe des tropischen Schwalbenschwanzes Papilio zalmoxis anders als bisher vermutet nicht durch Rayleigh-Streuung, sondern durch einen blau fluoreszierenden Farbstoff zustande kommt. Untersuchungen an einem Dutzend Lepidoptera-Spezies führten sie zur Überzeugung, dass alle Strukturfarben auf Schmetterlingsschuppen auf ein einheitliches Interferenzprinzip zurückzuführen sind. /Pru 06/

Vermöge eines Dünnschnitts in der Exokutikula entfalten eine reiche metallische Pracht auch viele Käfer /Sch 37, Mat 38/, so etwa die artenreiche Familie der Prachtkäfer (bei denen aber die Strukturfarben nicht selten mit Pigmentfarben kombiniert sind /UTI 89/). Flecke auf den Flügeldecken der Brillantkäfer irisieren in allen Spektralfarben aufgrund eines Gitters mit 800 Linien pro Zentimeter /Mue 69/. Meist sind es bei Käfern transparente Vielfachschichten mit abwechselnd großem und kleinem Brechungsindex, die für die selektive Reflexion sorgen. /Zaw/ Ähnlich wie bei den Euploea-Puppen zeigen Schildkäfer (Cassidinae) die unter den Käfern einzigartige Eigentümlichkeit, dass ihre Schillerfarben mit dem Austrocknen vergehen, mit erneutem Durchfeuchten jedoch wiederkehren; die Interferenz im optisch wirksamen Zustand wird /nach Sch 41/ durch zwischen dickere Chitinhäutchen eingeschlossene Wasserlamellen verursacht.

Der amerikanische Herkuleskäfer, *Dynastes hercules*, bei einer Körperlänge bis zu 17 cm nebst dem Riesenbockkäfer der größte Käfer weltweit, wechselt seine Farbe zwischen grün (damit gut geschützt bei trockener Atmosphäre) und schwarz (wieder gut geschützt bei Regen). Im März 2008 wurde u. a. mit Rasterelektronenmikroskopen diese Art des reversiblen Farbwechsels aufgeklärt: Ein Mehrschichtsystem bewirkt die bunte Farbe durch Interferenzphänomene. Bei höherer Luftfeuchtigkeit quellen die Oberflächenschichten auf, wodurch die Schichtabstände zu groß werden, um die Interferenz hervorzurufen, der Käfer wird schwarz. /Geb 08/, Originalarbeit /Ras 08/.

Der neuseeländische Manukakäfer, *Pyronota festiva*, hat auf seiner Oberfläche dünne chirale Flüssigkristallfilme, die für seine rot-grün irisierende Farbe verantwortlich sind. Bei aus Titandioxid hergestellten biomimetischen Repliken hängt die Farbe von der Filmdicke ab und variiert mit dem Betrachtungswinkel. /Geb 08/

In anderen Tierklassen treten ebenfalls auf Interferenz zurückführbare schillernde Farben auf, wie etwa beim Goldmull oder beim Regenwurm /Fog 75/. Der Ringelwurm *Aphrodite aculeata* zeigt ein prachtvoll grünlich-goldenes Irisieren des zarten Borstenflaums, das auf längsfibrillärer Strichgitterstruktur der einzelnen Borsten beruht. Ebenfalls prächtig und durch deren unaufhörliche Bewegung besonders reizvoll irisieren die Wimperplättchen der Rippenquallen, verursacht durch die Gitterwirkung Tausender feiner Wimperhaare an jedem Plättchen /Sch 49/. Von den Weichtieren wurden bereits die Kopffüßer (Tintenfische) genannt, deren Schillerfarben (z. B. auf der Bauchseite von *Sepia*) an submikroskopisch lamellierten Blättchen entstehen (Differenzierungen des Cytoplasmas bindegewebiger Zellen) /Sch 37a, Sch 49/. - Die Männchen der Sapphirinen erscheinen je nach Lage zum Beobachter in feurigem Rot oder schimmerndem Blau, farbig auch im transmittierten Licht. Ihre Dünnschnittfarben /Amb 90/ werden durch viele einzelne Glanzplättchen /Geg 58/ von 1 µm Durchmesser und weniger als 0,5 µm Dicke /Sch 26/ sehr wahrscheinlich aus Guanin erzeugt, wobei die Orientierung mit der optischen Achse senkrecht zur Zellfläche der „Glanzplättchen“ und eine submikroskopische Lamellierung die hohe Lichtreflexion begünstigen /Sch 49/. Gleichfalls weisen die außerordentlich stark reflektierenden Fischschuppen und die Rückseite der Fischaugen guaninhaltige Schichtstrukturen (mit Zwischenräumen aus Cytoplasma) auf. Die Guaninkristalle sind 0,1 bis 0,2 µm dick, das ist etwa 1/4 der Wellenlänge des sichtbaren Lichts und bedeutet (bei Berücksichtigung des Phasensprungs am optisch dünneren Cytoplasma) optimale Reflexion /Tri 76/.

Die einzigartigen Strukturfarben der Säugetierhaut bei der leuchtend-bunten Färbung des männlichen Mandrills wurden ebenso wie die Grünfärbung der Meerkatzen über ein Jahrhundert lang auf den Tyndall-Effekt zurückgeführt /Fog 75/. Prum et al. fanden indes, dass die Strukturfarben im Hinterteil von Mandrillus und in Geweben der Meerkatze *Cercopithecus aethiops* durch kohärente Streuung quasi-geordneter Anordnungen von parallelen dermalen Kollagenfasern, d. h. durch konstruktive Interferenz, erzeugt wird. /Pru 04 b/

Wenn wir gegen eine möglichst punkt- oder auch fadenförmige Lichtquelle blinzeln, sehen wir farbige Beugungsbilder, verursacht durch Interferenzen an den Augenwimpern, die als Beugungsgitter wirken /Gre 39 S. 101/; mit einfachster Versuchsanordnung lassen sich an einem 2 mm breiten Spalt drei Beugungsspektren wahrnehmen /Nie 55/.

Schaut man in flachem Winkel gegen die Sonne vor dunklem Hintergrund auf ein Spinnennetz, so kann man die Spinnweben in leuchtenden metallisch glänzenden und je nach Blickrichtung changierenden Farben aufflammen sehen. Auf der Homepage von Dietrich Zawischa findet man dazu viele schöne Fotos, einige Links und sehr detaillierte Erklärungen /Zaw/. H. Joachim Schlichting beschreibt, dass die Spinnfäden aus zwei miteinander verdrehten Fasern bestehen, die in ziemlich konstanten Abständen mit klebrigen Flüssigkeitstropfen bedeckt sind. Die Fäden sind nur einige Mikrometer dünn, damit fast 2 Größenordnungen kleiner als Regentropfen. Es dominieren im von der Sonne durchstrahlten Spinnennetz die Farben Rot und Grün. Experimente mit monochromatischen Laserstrahlen bestätigten, dass die Erscheinung durch Beugung des Sonnenlichts an den Webfäden zustande kommt. /Sch 04/

## 8. Farbwechsel

Der Farbwechsel von Organismen ist als mikrooptisches Phänomen insoweit anzusehen, als er durch Änderung der Chromatophorenzahl oder des Gehalts oder der Verteilung körnigen Pigments zustandekommt. Dies trifft vor allem für den spontanen, schnellen, Sekunden bis Stunden dauernden physiologischen Farbwechsel zu, weniger für den langsamen, Tage bis Wochen dauernden morphologischen Farbwechsel, zu dem der Übergang vom Juvenil- zum Adult-Habitus und der Saisondimorphismus (herbstliche Laubfärbung, saisonaler Haar- bzw. Federwechsel der Warmblüter, Farbänderungen einiger Vögel durch Gefiederabnutzung /Sch 82/) gehören. Ein weiteres Beispiel morphologischen Farbwechsels sind Krabbenspinnen, die regelmäßig zwischen gelben und weißen Blütenfarben wechseln: Sie ändern mittels verschiedener Stoffwechselprozesse ihre Pigmentierung und passen sich so allmählich der Blütenfarbe an /Fog 75/.

Der physiologische Farbwechsel der Tiere /Por 56, Sie 80/ kommt i. Allg. durch die Änderung der Verteilung eines vorhandenen Farbstoffs zustande. Ist das Pigment in der Mitte der Chromatophore konzentriert, erscheint die Haut hell, ist es ausgebreitet, verteilt, erscheint sie farbig. Von den zur Extremalstellung führenden Vorgängen (Pigmentaggregation bzw. -dispersion) ist die aktive Bewegung der Pigmentgranula in verästelten Chromatophoren der häufigste Mechanismus (bei Gliedertieren, Fischen, Amphibien, Reptilien), etwas abweichend hiervon ziehen die Seeigel-Chromatophoren bei der Pigmentaggregation ihre Ausläufer ein und strecken sie in der Dispersionsphase wieder aus; noch anders ist es bei den Kopffüßern, s. u. Während in den polychromen Chromatophoren der Gliedertiere, Kopffüßer und Fische /Fog 75/ oft mehrere Pigmente zusammengefasst sind, erzeugen andere Wirbeltiere (mittels Melaninverschiebung in Melaninophoren variierbare) Mischfarben entweder durch Zusammenarbeit mehrerer monochromatischer Chromatophoren oder durch Filterwirkung darüberliegender Zellen (Anolis, Laubfrosch) /Her 83/. Auch zur Steuerung des physiologischen Farbwechsels nutzt die Natur mehrere Möglichkeiten: Vorwiegend bei Fischen und Chamäleons geschieht sie nerval (pigmentballend vermöge Sympathicus-Innervation der Chromatophoren, pigmentausbreitend über eine Parasympathicus-Aktion), bei Amphibien (vorwiegend), Insekten und Krebsen (Garnele, Winkerkrabbe) hormonell (vom Hypophysenzwischenlappen in die Blutbahn ausgeschüttetes Chromatophorenhormon führt zur Ausbreitung der Farbkörner), während der Farbwechsel der Reptilien i. Allg. sowohl nerval als auch hormonell gesteuert wird.

/BTL 92, Gie 79, Por 56/.

Der schnellste und stärkste physiologische Farbwechsel findet sich bei Tintenfischen und Kraken (durch Nervensignale gesteuert): Jede ihrer Chromatophoren ist von einer elastischen Membran umgeben, deren Größe und Umfang eine Vielzahl feiner Radialmuskeln kontrolliert. Wenn sie kontrahieren, ziehen sie die Membran zu einer flachen Scheibe auseinander, wodurch das Pigment seine größte gleichmäßige Verteilung erfährt. Erschlaffen sie, so schnurrt die Membran mit der Chromatophore zusammen, das Pigment in eine kleine undeutliche Kugel konzentrierend. Durch Ausdehnen und Zusammenziehen der jeweils passenden Chromatophoren kann sich ein Octopus oder eine Sepia in einem schimmernden und sich ständig ändernden Farbwechsel regelrecht zur Schau stellen, womit Farbänderungen aller anderen Tiere weit übertroffen werden.

Dennoch ist auch der Farbwechsel vieler Amphibien, Reptilien, Fische (Buntbarsche, Schollen) und Gliedertiere eindrucksvoll. Ihre Chromatophoren besitzen lange, vielfach verzweigte Arme, und die Pigmentausbreitung in ihnen erfolgt unter Kontrolle der Augen. Die Melaninophoren im Dreischichtensystem der Chamäleons, Eidechsen und Frösche (s. o.) haben Verästelungen, mit denen sie nicht nur in die Streuschicht, sondern bis in die gelbe Pigmentschicht reichen. Je nachdem, in welchem Maße schwarzes Pigment in diese Verzweigungen hineinwandert und sich mit dem Blau und Gelb vermischt, wird der Grünton hellgelb (wenn das Melanin völlig zurückgezogen ist - das Tyndall-Blau ist dann unsichtbar, weil ihm der schwarze Hintergrund fehlt), dunkel, bräunlich (wenn das Blau völlig überdeckt wird) oder sogar schwarz.

Etwas untypisch und im Artenspektrum selten ist der physiologische Farbwechsel bei Warmblütern: Einige Arten mit kahler Kopfhaut (Truthahn, Geier, Mensch) können rötlich oder rot anlaufen, indem die zahlreichen Kapillaren der Gesichtshaut stärker durchbluten, wodurch das Hämoglobin deutlicher zutage tritt /Fog 75/.

## 9. Photorezeption

Die biologische Informationsverarbeitung ist nicht mehr nur Interessengebiet der Physiologie und Verhaltensforschung, sondern auch der Physik und Informationstechnik. Denn die verschiedenartigen Rezeptoren der Sinnesorgane besitzen als Messsonden für spezifische physikalische Größen meist extrem hohe (z. T. veränderbare) Empfindlichkeiten, sind i. Allg. sehr zuverlässig und erheblich kleiner und effektiver als technische Elemente. Bei vielen Tieren finden wir verblüffende Orientierungsleistungen durch Sinnesorgane, die der Mensch nicht besitzt, biologische Vorbilder können Auskunft geben über Arten der Datenreduktion und das Erkennen wesentlicher Informationen aus einem größeren Informationsangebot. Daher liegen sicherlich in Anatomie und Physiologie der Reiz-Rezeptoren sowie der nachgeschalteten Informationsverarbeitung in den Neuronen auch Potenziale für neue technische Möglichkeiten.

Es hat sich gezeigt, dass die meisten Rezeptoren das physikalische Minimum der möglichen spezifischen Nachweisgrenzen erreichen (z. B. sprechen die Stäbchen der menschlichen Netzhaut schon auf ein einziges Photon an), dabei sind die Rezeptordichten teilweise außerordentlich hoch (so finden sich in der Netzhaut eines Krähenauges  $10^6$  Lichtrezeptoren im  $\text{mm}^2$ ). Es zeigte sich auch, dass trotz aller Vielfalt der Sinnesorgane bei der Messwandlung ein einheitliches Prinzip vorherrscht: Mit besonderen Präparationsmethoden und hochauflösenden Elektronenmikroskopen konnten in Rezeptorzellen spezielle Membranstrukturen sichtbar gemacht werden, an denen sich bei Einwirken eines spezifischen äußeren Reizes das elektrische Potenzial ändert; dasselbe Prinzip des Membranpotenzials ist in abgewandelter Form auch in Nervenzellen und Nervenbahnen wirksam. /Kra 82/

Das eben Gesagte trifft namentlich auf die Lichtwahrnehmung zu, eine der ursprünglichsten Reizrezeptionen aller Lebewesen. Bereits bei einzelligen Organismen ist Photosensibilität vorhanden, die eine allgemeine Eigenschaft des Protoplasmas auch höherer Lebewesen zu sein scheint. Die meisten Metazoa haben Zellen eigens für die Aufnahme von Lichtreizen spezialisiert, in primitivster Ausprägung beim Regenwurm diffus im Hautepithel verstreut, lediglich einem Hell-Dunkel-Sehen entsprechend. Schon durch einseitige Abschirmung der Photorezeptoren mit Pigmentzellen wird Richtungssehen möglich, derartige „Pigmentbecherzellen“ findet man bei vielen Wirbellosen, aber auch im Rückenmark primitiver Chordaten /Kle 76/. Die Evolution entwickelte eine Vielzahl von Lichtrezeptoren, worauf sich eine weitere Vielfalt der Sinnesorgane aufbaut - generell so, dass die zahlreichen, aber einfachen lichtempfindlichen Organe der niederen Tiere zu wenigen speziellen Organen der höherentwickelten konzentriert werden. Formsehen setzt schon einen dioptrischen Apparat voraus. Die höchstentwickelten Stufen des Sehens - neben dem Form-(Bild-)sehen das räumliche und das Farbsehen - sind nur in drei Tierstämmen erreicht worden, nämlich bei einigen Weichtieren mit dem Tintenfischeuge, bei vielen Gliederfüßern mit dem Facettenauge (Komplexauge) und bei den Chordata mit dem Linsenauge. Die folgenden Darlegungen müssen auf einige Bemerkungen zu den Augen dieser Tiergruppen beschränkt bleiben /Gre 76, Tri 76, Kra 82, Nic 82 und Völ 83/.

Weichtiere (Schnecken, Muscheln), aber auch viele Hohltiere und Seesterne haben Grubenaugen, in denen die Sehzellen, zumeist durch melaninhaltige Lichtabschirmzellen getrennt, in einer grubenförmigen Vertiefung der Netzhaut liegen. Indem sich die weite Öffnung des Grubenauges verengte, entstand das Blasenauge, das, in besonderer Weise beim Tintenfischeuge, im strukturellen Aufbau dem Wirbeltierauge weitgehend homolog ist. Eine zweite Homologie betrifft die Sehzellen, die, obwohl wiederum anderer Herkunft, denen der Gliederfüßer ähneln, weswegen z. B. die Tintenfische im Gegensatz zu den Wirbeltieren auch die Polarisation des Lichtes wahrnehmen können /Völ 83/. Manche Mollusken enthalten als bilderzeugende Elemente Stufengitter in ihren Augen, die wie Hohlspiegel wirken; man hat sogar Strukturen gefunden, die wie eine Schmidt-Platte den sphärischen Fehler zu korrigieren scheinen /Ger 86 S. 507/.

Das Facettenauge besteht aus unterschiedlich vielen Einzelementen, den etwa 25 µm ausgedehnten Ommatidien (beim Silberfisch 12, bis zu 28 000 bei Libellen), die jeweils eine eigene Dioptrik und 7 Sinneszellen besitzen; letztere enthalten die lichtempfindlichen Rhodopsinmoleküle in Abständen von 5 nm. Es gibt zwei Arten: das Appositionsauge der Taginsekten, bei dem die Ommatidien durch Pigmentzellen optisch voneinander isoliert sind, und das Superpositionsauge der Nachtinsekten, bei dem sich die Abbilder benachbarter Ommatidien unter Verlust an Bildschärfe, aber mit Intensitätsgewinn überlagern. Libellen besitzen abgeschirmte und nichtabgeschirmte Sehzellen nebeneinander und sehen scharf und empfindlich zugleich. Zahlreiche Insekten sind auch in der Lage, bei stärkerem Licht zwecks besserer Sehschärfe Abblendfarbstoffe zu verlagern, andere Arten können durch Positionsänderung ihrer Sehzellen abendliche Lichtschwächung teilweise kompensieren. Bemerkenswerte Eigenschaften der Facettenaugen sind der große horizontale Sehinkel (bis zu 200°), hohes zeitliches Auflösungsvermögen (Flimmerfrequenz bei Bienen und Libellen bis zu 300 Hz) sowie die Fähigkeiten, Ultraviolett und Polarisationsrichtung des Sonnenlichtes zu erkennen. Lichtempfindlichkeit und räumliche Auflösung werden durch die Größe der Augen begrenzt; die Auflösung nimmt danach mit der Anzahl der Einzellinsen zu, sie liegt meist bei einigen Grad (Marienkäfer 2,9°, Biene 1,4°, Libelle 1°), ist aber für bewegte Körper wesentlich besser.

Dass Schmetterlingsraupen lediglich einige Punktaugen (Stemmata) mit nur wenigen Rezeptorzellen besitzen, allerdings von hoher Brechkraft (bei *Isia isabella* 14 dpt) und mit unikalem Verfahren des Scharfsehens (trichterförmige lichtempfindliche Sehnervfaser), erklärt sich vielleicht aus der biogenetischen Grundregel. Dagegen scheint noch nicht völlig aufgeklärt, warum auch die Imagines der Insekten neben ihren Facettenaugen über drei äußerst empfindliche Punktaugen (Ocellen) verfügen: Bei fliegenden Insekten dienen die im Dreieck angeordneten Stirnocellen wahrscheinlich als Gleichgewichtsorgan (Horizontdetektor) und zur Kontrolle schneller Flugbewegungen. Hinweise hierzu bieten Experimente an Libellen und Heuschrecken, deren Flug bei abgedeckten Ocellen instabil wird. Außerdem wurde vor allem für Hautflügler (Hymenoptera) eine Licht-Kompass-Orientierung nachgewiesen, die durch die Stirnocellen ermöglicht wird. Weitere Theorien sehen in den Stirnocellen Sinnesorgane, die die Funktion der Komplexaugen unterstützen, wahrscheinlich vor allem als „Messgerät“ für die Lichtstärke, nach dem sich die Komplexaugen anpassen können. Bei flugunfähigen Insekten fehlen die Stirnocellen häufig, und nachtaktive Insekten haben lichtempfindlichere Stirnocellen. Bei den Larven holometaboler Insekten fehlen die Stirnocellen. /W, Ocellus/

Eine interessante Besonderheit brachten elektronenmikroskopische Untersuchungen von C. G. Bernhardt et al. zutage: Auf den 15 bis 40  $\mu\text{m}$  großen Chitinlinsen der Ommatiden von Nachtinsekten zeigten sich 0,1  $\mu\text{m}$  starke und 0,2  $\mu\text{m}$  hohe durchsichtige Erhöhungen, sog. Cornea-Nadeln, also mit Ausmaßen kleiner als die Lichtwellenlängen. Wie Experimente an einem Wachsmo-  
dell mit Mikrowellen bewiesen, bei denen die Reflexion auf 1 % zurückging, dienen die Gebilde (deren geometrische Form ohne wesentliche Bedeutung ist) zur Vermeidung von Reflexionen, indem sie einen kontinuierlichen Übergang der Brechzahl zwischen Luft und Hornhaut bewirken. Diese Art von Reflexminderung nützt den Tieren in mehrfacher Hinsicht; sie war vorher völlig unbekannt. /Ber 67a, Tri 76/ (Mit den modernen mikrostrukturtechnischen Verfahren des Ionenstrahlätzens und der chemischen Gasphasenabscheidung, CVD, sind konische Strukturen mit großem Anwendungsbereich, auch zur Reflexminderung in der Solartechnik, bereits hergestellt worden /Auc 84/.)

Beim Linsenauge (Blasen-, Kameraauge) der Wirbeltiere (vielerorts beschrieben und hier nicht im Einzelnen dargelegt) begrenzt wie beim Facettenauge die Augengröße Lichtempfindlichkeit und Winkelauflösung. Dies erklärt das wesentlich höhere Auflösungsvermögen gegenüber den Insekten (meist zwischen 10' (bei Fischen) und 20", bis zu 2" beim Adler) und die oft großen Augen auch kleiner Tiere. Je größer aber die Augenlinse ist (und der wahrnehmbare Wellenlängenbereich), umso nachteiliger wirken chromatische Fehler. Für das menschliche Auge sind chromatische Aberration und Beugungsfehler bei einer Pupille von etwa 3 mm gleich groß /Völ 83/. Bei 4 mm Pupillenweite und 17 mm innerer Brennweite der Linse haben die Beugungsscheibchen eines scharfen Lichtpunkts (Stern) einen Durchmesser von 4 ... 5  $\mu\text{m}$ . Das ist fast genau der Abstand zweier Zäpfchen in der Sehgrube (Fovea), der Stelle größter Rasterdichte und höchsten Auflösungsvermögens: Dioptrisches System und Retina sind also optimal aufeinander abgestimmt, eine feinere Unterteilung der Netzhaut hätte keinen Sinn. (Bei Tage ist das Beugungsscheibchen größer.) /Vog 89, Wun 75/ Neben den das Farbsehen vermittelnden 7 Mill. Zäpfchen enthält die 200 bis 400  $\mu\text{m}$  dicke und 700  $\text{mm}^2$  ausgedehnte menschliche Retina die etwas dünneren und empfindlicheren 120 Mill. Stäbchen, welche etwa 100  $\mu\text{m}$  lang, 2  $\mu\text{m}$  dick und mit einer Dichte von 150000/ $\text{mm}^2$  verteilt sind.

H. Krause hatte die Retina-Mikrostruktur mit einem Vidikon aus Si-Fotodioden verglichen und kam zum Ergebnis, dass im Auge die 100fache Menge von Rezeptoren auf einem Fünzigstel der Fläche untergebracht ist, außerdem waren die Stäbchen und Zäpfchen bedeutend lichtempfindlicher als die (damaligen) Fotodioden und stellen sich von selbst auf die vorherrschende Helligkeit ein /Kra 82/.



Bei der Gegenüberstellung von Auge und Kamera ist auch zu berücksichtigen, dass die mehr als 100 Mill. lichtempfindlicher Rezeptoren mit nur einer Million Fasern (mittlerer Durchmesser 2  $\mu\text{m}$ ) des Nervus opticus verbunden sind, es findet also schon im Auge eine erhebliche Datenreduktion statt /Ger 68/; nur in der Fovea führt von jeder Sehzelle eine eigene Bahn zum Gehirn /Her 83/.

Eine ganz andere Mikrostruktur hat man in der Augenlinse entdeckt: Deren Gewebe besteht aus abgeplatteten Fasern, die durch einzigartig beschaffene „Kugelgelenke“ mit Ausmaßen von ca. 4  $\mu\text{m}$  elastisch verbunden sind /Kes 79/.

Der Schlangensterne Ophiocoma wendtii, ein fünfarmiger, mit den Seesternen verwandter Stachelhäuter und Bewohner von Korallenriffen, war Zoologen lange ein Rätsel, weil er offenbar lichtempfindlich ist, ohne erkennbare Augen zu haben. In den Jahren 2001 und 2003 wurde entdeckt, dass er sein Sehvermögen 20 - 40  $\mu\text{m}$  großen noppenartig angeordneten Kristalllinsen aus Calcit verdankt, die nahezu seine gesamte Körperoberfläche bedecken und das einfallende Licht mit 5  $\mu\text{m}$  Brennweite auf darunterliegende Nervenzellen projizieren. Deshalb kann man die ganze Oberfläche des Tieres als ein einziges, riesiges Komplexauge betrachten - ein im Tierreich einmaliges visuelles System. Die Mikrolinsen wachsen genau in der Achse, in der die für Calcit eigentlich typische Doppelbrechung nicht auftritt. Die mit Aberration bezeichneten Linsenfehler weisen sie nicht auf: Durch eine nichtsphärische Oberfläche sind sie für sphärische Aberration korrigiert und durch Dotierung der Calcitkristalle mit Magnesium-Atomen für chromatische Aberration. Ähnlich einer Sonnenbrille werden die Linsen tagsüber von Pigmenten beschattet, die nachts entfernt sind. /Geb 08, mit Angabe der Originalliteratur/. Solche Mikrolinsen werden technisch gebraucht, z. B. um Lichtsignale in Glasfaserbündel zu leiten. Im Jahr 2012 ist es gelungen, sie nach dem Vorbild von Ophiocoma wendtii einfach und billig nachzubilden - ein Musterbeispiel für das aufstrebende Forschungsgebiet der biologisch inspirierten Materialherstellung. /MPI 12/

## 10. Ergänzungen

Ihrer fundamentalen Bedeutung wegen soll hier zuerst die Molekularbewegung genannt sein, die gewöhnlich mit dem Namen Robert Brown (1827) verbunden wird, aber schon Leeuwenhoek (um 1650) bekannt war /Bei 87/. Obwohl die an biologischen Mikroobjekten wie den 2,5 bis 250  $\mu\text{m}$  großen Pollenkörnern beobachtbare perpetuelle Bewegung im Widerspruch zur damaligen Physik stand, wurde sie von den Physikern lange Zeit kaum untersucht. Doch wer sich indes mit ihr befasste, gelangte fast ausnahmslos zur Schlussfolgerung des molekularen Ursprungs dieser Bewegung. Es war die wissenschaftliche Großtat Jean-Baptiste Perrins 1908/09, die einsteinsche Theorie der Molekularbewegung von 1905/06 erfolgreich (an Harzteilchen der Größenordnung 0,2  $\mu\text{m}$ ) überprüft und damit die Struktur der Materie so gut wie endgültig zugunsten des Atomismus entschieden zu haben. /Tri 84/

Einige Bemerkungen zur Farbenlehre Goethes: Die wesentlichsten Ergebnisse seiner langjährigen Beobachtungen und historischen Forschungen über die Farben hat Goethe i. J. 1810 publiziert und sie bis kurz vor seinem Lebensende für bedeutender gehalten als alle seine poetischen Werke. Götz Hoeppe weist darauf hin, dass Goethes dreiteilige „Farbenlehre“ von 1810 auf Leonardo da Vincis Farbenlehre aufbaut. /Hoe 99, S. 64 f./ Zeitlich zwischen beiden lagen die Entdeckungen des Johann Marcus Marci von Kronland und (50 Jahre später) Newtons, dass das weiße Sonnenlicht aus den Spektralfarben zusammengesetzt ist. Goethe bestritt dies, weshalb seine Farbenlehre von der Physik nicht anerkannt wurde. Später haben sich Helmholtz und andere prominente Physiker wegen Goethes ganzheitlicher Betrachtungsweise und seiner Wertschätzung des sinnlichen Eindrucks wieder mit seiner Farbenlehre befasst /Dos 00, Dos 05/.

Wie Leonardo hat Goethe das Himmelsblau dadurch erklärt, dass die Finsternis (hier des Welt- raums) durch ein trübes Mittel gesehen wird, das von einem darauffallenden Licht erleuchtet ist /Pro 85/. Einer der Fehler Goethes bestand darin, dass er das Entstehen der blauen Farbe *allgemein* auf diese Weise erklärt hat. Die Farbtöne vom Rubinrot bis zum Gelb nicht nur des Morgen- und Abendrots, sondern wiederum allgemein, entstünden dadurch, dass das farblose Licht durch ein trübes dunkles Medium gesehen wird. Wenn man das Adjektiv „trübe“ durch „lichtstreuend“ ersetzt, stimmt Goethes Erklärung rein qualitativ und phänomenologisch recht gut mit der heutigen physika- lischen Erklärung von Himmelsblau und Himmelsrot überein (siehe oben).

Goethe hatte u. a. empfohlen, Kastanienrinde in Wasser einzuweichen, um eine geeignet trübe Flüssigkeit zu erhalten, die vor dunklem Hintergrund blau erscheint. Aber Roskastanien enthalten Aesculin, eine blau fluoreszierende Substanz, die Strahlung aus dem nahen Ultraviolett in kurzwell- liches Licht umwandelt (wie bei der Fluoreszenz im Katzenauge, s. o., und den optischen Aufhellern in vielen Waschmitteln). Wir haben hier also eine dritte Art der Farberzeugung neben den chemi- schen und Strukturfarben, wobei die blaue Fluoreszenz leicht als Tyndalleffekt fehlinterpretiert wer- den kann. /Zaw, Kapitel Streuung/

Bei der Untersuchung des Gewebes der Fleischwarzen dreier Arten von Madagaskar-Vögeln fanden Prum et al. erhebliche Reflexionen im nahen UV (320 - 400 nm), die für Vögel, aber nicht für den Menschen sichtbar sind. Diese Strukturfarben werden durch kohärente Streuung von Arrays paralle- ler Kollagenfasern in der Haut erzeugt. Laut Verfassern ist dies der erste Beweis ultravioletter Haut- farben bei Vögeln und ein erster Hinweis auf die mögliche Funktion der UV-Farben bei der Kom- munikation der Vögel. /Pru 99/.

An einigen Stellen wurden schon Mischfarben als mikrooptisches Phänomen erwähnt, hier seien noch einige Beispiele von Additions- und Subtraktionsfarben an Blütenblättern nachgetragen: Auf den Kronblättern von Gartenmohn finden sich Felder von Epidermiszellen mit roter und solche mit blauer Färbung. Das Auge kann sie bei ihrer Kleinheit nicht getrennt unterscheiden und empfindet sie additiv einheitlich als violett. Ähnlich entsteht beim Türkenbund ein lichter Farbton dadurch, dass sich reichlich gefärbte und kaum gefärbte Zellen in der Epidermis abwechseln, während bei manchen Gartenstiefmütterchen diffuses purpurnes und körniges gelbes Pigment in der gleichen Zelle enthalten sind. Durch Farbsubtraktion kommen z. B. beim Türkenbund die braunen Perigon- flecke zustande. Nicht selten entsteht das Schwarz als Subtraktionsfarbe, wie etwa in den schwarzen Linien auf den Stiefmütterchenblüten oder den schwarzen Flecken am Grunde vieler Perigonblätter von Tulpen. Im schwarzen Fleck auf der Blüte des Feldmohns liegen unter einer intensiv purpurn gefärbten Epidermis zyanblaue Zellen, beide Schichten absorbieren die gesamte Strahlung. /Kug 70/

Von den beiden in der Technik angewandten Bildaufnahmeprinzipien (parallele und abtastende Lichtpunktverarbeitung) kommt in der Natur als Ausnahmeerscheinung auch das Abtastprinzip vor, wie bereits 1881 Exner erkannte: Die Augen des Ruderfußkrebses *Copilia quadrata* enthalten je eine vordere und hintere Linse, letztere in unmittelbarer Verbindung mit einem Rezeptor. Die hinteren Linsenzylinder führen ständig zwischen beiden Augen korrelierte Bewegungen mit einer Abtastperi- ode von 0,5 bis 5 s aus /Völ 83/.

Als mikrooptisches Phänomen ist auch die Biolumineszenz anzusehen, die Fähigkeit mancher Bak- terien, Pilze und Tiere, Licht zu erzeugen. Viele Tiere haben Leuchtzellen in der Haut (*Chaetopte- rus*), andere haben komplizierte Leuchtorgane (Leuchtkrebse). Der Oberkiefer einer Schwertfischart ist mit 350 winzigen Lämpchen ausgestattet, die bei geöffnetem Maul die Beutefische anziehen /Gre 85/. Einzelne Sepia- und Seemuschelarten suchen Schutz vor angreifenden Feinden hinter von ihnen

ausgestoßenen Leuchtwolken. Gewisse Salzwasserfische dulden auf ihrem Körper symbiotische, kaum 1 µm große Leuchtbakterien, auch die Feuerwalzen (Manteltiere) emittieren Licht mittels symbiotischer Bakterien. Einige Bakterienarten und Dinoflagellaten verursachen, wenn sie in Massen auftreten, das u. a. schon von Darwin /Dar 57/ beschriebene Meeresleuchten. In der Nordsee ruft es der Dinoflagellat *Nocticula* hervor /BTL 92/.

Die in unseren Meeren lebenden Süßwasserpolyphen *Chlorohydra* verdanken ihre grüne Farbe den zahlreich in ihren Körperzellen enthaltenen Algen der Gattung *Chlorella* /Lan 79/.

Zu den vielfältigen Farberscheinungen in der Klasse der Vögel zählen die sogen. Schminkfarben: Manche Entenarten lagern aus der Umgebung Eisenoxid als Rostfärbung in ihr Federkleid ein; rosafarbene Pelikane und Seeschwalben schminken ihr Gefieder mit carotinoidhaltigem Bürzeldrüsen-Sekret /Fra 39a, Ber 67/.

Nachzutragen sind weiter noch einige Feinheiten an nichtschillernden Gefiederstrukturen, in denen die Form der Federbestandteile den Farbeindruck beeinflusst: Durch verbreiterte messerartig abgeplattete Rami, die „Glitzerrami“, entsteht bei distalem Verlust der Radien der Eindruck des Glitzerns (z. B. an den Nackenfedern des Paradiesvogels *Paradisaea apoda*). Ebenfalls verbreiterte, dazu um 90° gedrehte wie kleine ebene Spiegel wirkende Rami verursachen den (selteneren) Lackglanz /Fra 39a/. Die Seidenstruktur wurde am Beispiel der gelben Bauchfedern des Glanzstars *Cosmopsarus regius* /in Ren 23/ beschrieben, wonach der seidige Eindruck des Gefieders durch sehr lange, dünne, hakenlose Radien von 4,5 µm Dicke entsteht, die annähernd parallel verlaufen und am distalen Ramusende besonders dicht liegen. Ähnlich dem Seidenglanz ist /nach Ren 23/ auch die Samtwirkung Folge einer besonderen Radienstruktur, hier nach dem Prinzip weitestgehender Vermeidung reflektorisch wirksamer Flächen. Im einfachsten Falle etwa im Nackengefieder der Krickente geschieht dies durch Senkrechtstellen der ganzen Feder, sodass nur die Spitzen der Rami und Radii sichtbar sind. Die mit Silberfärbung verbundene Filzstruktur (Beispiel: *Oriolus mellianus*) entsteht durch Auflösung der Gefiederoberfläche in feinste aus den Radien und insbes. deren parallel zu ihnen verlaufenden langen Dornfortsätzen bestehende Teile. Die Radien sind in der Mitte ca. 10 µm dick, die Fortsätze 1,5 bis 2 µm dick und bis zu 100 µm lang. Bei vielen Entenvögeln (wie z. B. dem Erpel der Pfeifente) kann man eine leichte Querwellung des Gefieders beobachten, die ihre Ursache darin hat, dass die Federspitzen keine Radien ausbilden. /Fra 39a/

Mit diesen Gefiederstrukturen sind äußerlich trotz selbstredend anderer Ursachen teilweise gewisse Oberflächenwirkungen an Blütenblättern vergleichbar: Auch bei ihnen finden sich Lackglanz, Seidenglanz, Samtwirkung und weitere Oberflächeneffekte. /Kug 70/

Das Melanin des Menschen wird körnig von Melanozyten gebildet, deren Anzahl in der Haut Farbigkeit um ein Vielfaches höher liegt als bei Europäern. Es wirkt als Schutzpigment (über dem Zellkern der Hautzelle), indem es schädigendes UV-Licht absorbiert. Als Folge erhöhter Sonneneinstrahlung vermehren sich nach ein bis zwei Tagen die Melanozyten durch Teilung und produzieren größere Mengen Melanin, wodurch eine für einige Wochen anhaltende Bräune entsteht, die allmählich dadurch verschwindet, dass die Epidermiszellen abschilfern und die neugebildeten Zellen nur wenig Melanin enthalten. Am Meer erworbene Bräune ist intensiver, weil die Haut zusätzlich durch die vom Wasser reflektierte Strahlung gereizt wird, andererseits ist sie schneller vergänglich, weil sich die Epidermis unter dem extremen Lichteinfall verdickt, dann aber die gewucherten Zellen besonders schnell abstößt /Nic 82/. Am Morgen oder späten Nachmittag muss das Sonnenlicht einen größeren Weg durch die Atmosphäre zurücklegen, wobei mehr UV absorbiert wird und dadurch die Bräunung (sowie Sonnenbrand) geringer ist als unter Mittag.

Das Flimmern der Sterne auch bei fehlenden atmosphärischen Dichteschwankungen liegt an der unterschiedlichen Adaptationsfähigkeit der Stäbchen und Zäpfchen. Weil in der Nacht die Schwellenintensität der Zäpfchen nicht erreicht wird, nimmt man einen Stern nicht wahr, dessen Bild in die nur Zäpfchen enthaltende Fovea fällt. Erst wenn im nächsten Moment, bedingt durch die schnellen kleinen lateralen Augenbewegungen, das Licht auf parafoveale Netzhautgebiete fällt, in denen sich die empfindlicheren Stäbchen befinden, kann es rezipiert und perzipiert werden. Die Frequenz der Augenbewegungen liegt aber unterhalb der Flimmerverschmelzungsfrequenz, wodurch die Erscheinung zustandekommt.

Diese Zusammenstellung mikrooptischer Phänomene an natürlichen Objekten möge mit dem Hinweis auf ein technisches Projekt, die optischen Fallen für lebende Organismen, abgeschlossen sein. Es ist gelungen, mittels einer Kombination aus IR-Laser und hochauflösendem Lichtmikroskop im Fokussierungsfleck des Laserstrahls Mikroorganismen festzuhalten und ohne Schädigung in verschiedener Weise zu manipulieren, bewirkt durch eine vom stark inhomogenen elektromagnetischen Feld in den Zellteilchen induzierte Dipolkraft. /Bio 88/.

## 11. Resümee

Die vorliegende Studie belegt an Beispielen die große Zahl und Vielfalt mikrooptischer Erscheinungen in der Natur. Diese Reichhaltigkeit beeindruckt bereits im Anorganischen und fasziniert im Lebendigen.

Man findet einerseits Variabilität der Mittel (etwa zur Erzeugung von Farbeindrücken), andererseits mannigfaltige Nutzung weniger Grundsubstanzen (z. B. des Melanins und des DNS-Bestandteils Guanin).

Viel Farbenpracht in der organischen Natur entsteht nicht durch Körperfarben, sondern mittels physikalischer Effekte.

Die Bedeutung zahlreicher mikrooptischer Sachverhalte im Leben der Tiere kann heute verstanden werden, manches andere ist noch rätselhaft.

Eins der erstaunlichsten Phänomene, das die Biologie zu erklären hat, ist die Entstehung geordneter Muster von Strukturfarben durch ein ungeheuer präzises Zusammenwirken verschiedener Strukturen und Steuerungen (teilweise mit Nanometergenauigkeit) während der Ontogenese /Lan 89/.

Lichtsinneseorgane offenbaren in ihrer Mikrostruktur und Physiologie extreme Empfindlichkeit, höchste Effizienz und optimale Anpassungen.

Die heutigen Erkenntnisse über den Feinbau der belebten Materie sind ein beredtes Zeugnis für die Erfolge der Naturwissenschaft seit ihren frühen Anfängen bei den Vorsokratikern vor zweieinhalbtausend Jahren.

Und das Wissen über die Entstehung der Phänomene steht dem ästhetischen Empfinden nicht im Wege, sondern kann das Staunen über die Wunder des Lebens, das Erlebnis ihrer Schönheit, die Ehrfurcht vor dem Leben und die Bemühungen zum Erhalt der Biosphäre nur vertiefen.

## 12. Literatur

In etlichen Fällen konnte nicht die Primärliteratur zitiert werden.

Oft lohnt sich das Aufsuchen der entsprechenden Wikipedia-Einträge und der dortigen Verweise.

Einige neuere empfehlenswerte zusammenfassende gedruckte Darstellungen sind u. a.:

- Kristian Schlegel, Vom Regenbogen zum Polarlicht, Spektrum-Verlag 1999 (enthält die mikrooptischen Erscheinungen in der Atmosphäre sehr anschaulich, mit zahlreicher kommentierter und weiterführender Literatur)
- Roger Erb in Katja Bammel (Hrsg.) Faszination Physik, München: Elsevier 2004, S. 134 f: das Kapitel *Optische Erscheinungen in der Atmosphäre*
- Spektrum der Wissenschaft Spezial 4/2000 Farben (eine Sammlung etlicher einführender Artikel über viele Aspekte der Farben, mehrere davon über Strukturfarben) /SWS 00/
- Norbert Welsch und Claus Chr. Liebmann, Farben [in] Natur, Technik, Kunst, Spektrum Akadem. Verlag Heidelberg und Berlin 2003 (mit über 400 S. erheblich umfangreicheres Kompendium als die vorige Sammlung zu vielen Aspekten der Farben, davon ab S. 197 über Farben in der Tierwelt, aber nichts über Vögel).
- Erich Lange, Die Farben der Tiere, Leipzig usw.: Urania 1979 (immer noch ein lesenswertes Taschenbuch aus der Reihe akzent, behandelt viele Aspekte, die Strukturfarben aber nur knapp).

Einige neuere empfehlenswerte zusammenfassende Darstellungen aus dem Internet sind u. a.:

- <http://www.itp.uni-hannover.de/~zawischa/index.html> (sehr umfangreiche gut bebilderte Sammlung des Physikers Prof. em. Dietrich Zawischa zu vielen Aspekten der Farbe, die wohl ständig komplettiert wird. Der Teil *Wie kommt Farbe zustande* enthält viele der in der vorliegenden Arbeit besprochenen Beispiele z. T. ausführlicher, in schönen Fotos illustriert sowie mit zahlreichen Verweisen und Quellenangaben.)
- <http://paraselene.de> (enthält eine Fülle schöner Fotos zur atmosphärischen Optik und zu deren Grenzgebieten wie Strukturfarben im Alltag, jeweils mit kurzen Erklärungen zur Ursache der Phänomene, ebenfalls sehr umfangreich.)
- <http://www.scinexx.de/dossier-107-1.html> (trägt den Titel *Farben ohne Farbe, die „unsichtbaren“ Färbetechniken der Natur*, relativ knappes Dossier von Nadja Podbregar, kann gut als erste Einführung in das Gebiet der Strukturfarben dienen.)
- <http://www.scinexx.de/dossier-34-1.html> (mit dem Titel *Himmelslichter, Leuchterscheinungen in der Atmosphäre*, ebenfalls von Podbregar, umfangreicher als das vorige, enthält auch Themen, die in der vorliegenden Arbeit nicht behandelt sind, wie leuchtende Nachtwolken, Blitze, Elmsfeuer und Polarlichter.)

Im Text zitierte Quellen:

- |        |  |
|--------|--|
| Amb 90 | H. Ambronn, Mitt. zool. Stat. Neapel 9 (1890), 478   |
| Ard 88 | M. von Ardenne et al. (Hrsg.), Effekte der Physik und ihre Anwendungen, Dt. Verl. d. Wiss. Berlin 1988, S. 602 |
| Auc 84 | O. Auciello et R. Kelly, Ion bombardement modification of surfaces, Elsevier Amsterdam usw. 1984               |
| Bae 96 | H. Chr. von Baeyer, Regenbogen, Schneeflocken und Quarks, Rowohlt, Reinbek 1996                                |
| Bam 04 | Katja Bammel (Hrsg.) Faszination Physik, München: Elsevier 2004, S. 134  |
| Bam 89 | A. Bammé, Naturwiss. 76 (1989), 441  |

- Ban 23 W. D. Bancroft et al., Auk XL. (1923), 275
- Bau 78 G. Baumgartner in: Physiologie des Menschen (Hrsg. O. H. Gauer) Bd. 13, 3, München, Wien, Baltimore 1978
- Bei 87 W. Beier et al., Physik, Leipzig 1987
- Ber 67 P. Berthold, Zool. Zb. Syst. 93 (1967) 507
- Ber 67a C. G. Bernhardt et al., Acta Physiologica Scandinavica, 58, Issue 4, 381, August 1963
- Ber 87 H. H. Bergmann, Die Biologie des Vogels, Wiesbaden 1987
- Bio 88 Biowiss. Inf. (Bln.) 12 (1988) 5, 19
- BNT 03 Der Brockhaus Naturwissenschaft und Technik, Mannheim und Heidelberg 2003
- Bog 58 A. Bogdanow, Journ. f. Ornith. VI. (1858) 311
- Brü 61 E. Brücke, S. B. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Cl. 43 (1861) Abt. 2 177
- BTL 92 Das neue Taschenlexikon in 20 Bänden, Bertelsmann 1992
- BWS 04 Bertelsmann Wörterbuch der deutschen Sprache, Gütersloh und München 2004, S. 241
- Cha 50 S. Chandrasekhar, zit. nach /Die 57/
- Dar 57 Ch. Darwin, Ein Naturforscher reist um die Erde, Leipzig 1957
- Die 57 G. Dietze, Einführung in die Optik der Atmosphäre, Leipzig 1957
- Dor 51 J. Dorst, Mem. Mus. nat. (Zool.) Paris 1 (3) (1951) 125
- Dos 00 K.-P. Dostal, Physik in der Schule 38, 3 (Mai 2000), S. 185
- Dos 05 K.-P. Dostal in: Abh. d. Sächs. Akad. d. Wiss. zu Leipzig, Math.-naturwiss. Klasse, 62, [Festschrift für] Werner Heisenberg 1901-1976, Stuttgart/Leipzig: Hirzel 2005, S. 230
- Dur 62 H. Durrer, Verh. naturforsch. Ges. Basel 73 (1962) 204
- Dur 62a H. Durrer et al., Rev. Suisse Zool. 69 (1962) 801
- Dur 65 H. Durrer, Rev. Suisse Zool. 72 (1965) 263
- Dur 67 H. Durrer et al., Z. Zellforsch. 81 (1967) 445
- Dur 67a H. Durrer et al., J. Orn. 107 (1967) 1
- Dur 70 H. Durrer et al., J. Orn. 111 (1970) 2 133
- Els 25 Th. Elsässer, J. f. Orn. 73 (1925) 337
- Fey 87 Feynman - Vorlesungen über Physik, Oldenbourg, München und Wien 1987, S. 443
- Fli www.flickr.com/groups/1565129@N22/pool/with/8126053169/#photo\_8126053169
- Fog 75 M. u. P. Fogden, Farbe und Verhalten im Tierreich, Freiburg 1975
- Foi 58 L. Foitzik et al., Sonnenstrahlung und Lufttrübung, Leipzig 1958
- Fox 53 D. L. Fox, Animal Biochromes and Structural Colours, Cambridge, Univ. Press 1953
- Fox 60 H. M. Fox et al., The nature of animal colours, London 1960
- Fra 39 F. Frank et al., Naturwiss. 27 (1939) 229
- Fra 39a F. Frank, J. Orn. 87 (1939) 426
- Fra 69 H. Franke (Hrsg.), Lexikon der Physik, Stuttgart 1969
- Geb 08 Ille Gebeshuber, <http://pluslucis.univie.ac.at/PlusLucis/081/s44.pdf>
- Geg 58 C. Gegenbaur, Müllers Arch. Physiol. 1858, 43
- Gen 42 K. Gentil, Z. Morph. u. Ökol. Tiere 38 (1942) 344
- Gen 63 K. Gentil, Kosmos 59 (1963) 380
- Ger 68 L. Gérardin, Natur als Vorbild, München 1968
- Ger 86 Gertsen, Kneser, Vogel, Physik, Berlin 1986
- Gie 79 H. Giersberg et al., Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere Bd. I, Jena 1979
- Git 81 W. Gitt (Hrsg.), Struktur und Information in Technik und Natur, PTB-ATWD-18, Braunschweig 1981
- Gla 96 Don Glass (Hrsg.), What's what? – Naturwissenschaftl. Plaudereien, dtv München 1996
- Gre 39 H. Greinacher, Physik in Streifzügen, Verlag von Julius Springer Berlin 1939
- Gre 60 C. H. Greenawalt et al., Proc. Amer. Soc. 104 (1960) 249
- Gre 60a C. H. Greenawalt et al., J. opt. Soc. Amer. 50 (1960) 1005
- Gre 85 F. Greguss, Patente in der Natur, Berlin 1985
- Grü 88 Gerhard Grümmer et al., Kurzweil durch Biologie, Berlin 1988, S. 28
- Gri 78 Grimsehl, Lehrbuch der Physik Bd. 3 (H. Haferkorn), Leipzig 1978
- Haf 88 H. Haferkorn (Hrsg.), BI-Lexikon Optik, Leipzig 1988
- Her 83 Herder-Lexikon der Biologie in 9 Bänden, Freiburg 1983

- Hoe 99 Hoeppe, Götz, Blau - die Farbe des Himmels, Heidelberg und Berlin 1999
- Jac 89 Werner Jacobs und Maximilian Renner, Biologie und Ökologie der Insekten, Jena 1989
- Jar 89 Chr. P. Jargocki, Warum man auf sehr kaltem Eis schlecht Schlittschuh laufen kann, Fischer-TB 1989 S. 145
- Jul 84 Frits H. Julius, Entwurf einer Optik, Stuttgart: Verlag Freies Geistesleben, 1984
- Kae 72 Alfred Kaestner, Lehrbuch der speziellen Zoologie I/3A, Fischer, Stuttgart 1972 S. 31
- Kes 79 R. G. Kessel et al., Tissues and Organs, San Francisco, zit. nach /Git 81/
- Kin 43 E. Kindler et al., Biol. Zbl. 63 (1943) 268
- Kle 76 Kleine Enzyklopädie Leben, Leipzig 1976
- Kra 82 H. Krause, Natur Vorbild der Technik, Leipzig 1982
- Kug 70 Hans Kugler, Blütenökologie, Gustav-Fischer-Verlag Stuttgart 1970, S. 86 f.
- Lan 79 Erich Lange, Die Farben der Tiere, Leipzig 1979
- Lan 89 Erich Lange, Bützow, briefliche Mitteilung 1989
- Len 72 R. Lenk et al. (Hrsg.), Brockhaus abc Physik, Leipzig 1972
- Lev 82 J. S. Levine und E. F. MacNichol jr., Das Farbensehen der Fische, Spektrum d. Wissenschaft, April 1982, S. 16 f.
- Lip 59 W. Lippert et al., Z. Morphol. Ökol. Tiere 48 (1959)
- Mat 38 Revue d' Optique 17 (1938) 11
- Mau 69 Gottfried Mauersberger, Urania-Tierreich Vögel, Leipzig, Jena, Berlin 1969
- Mey 84 Meyers großes Universallexikon, Mannheim 1984
- Mic 11 A. A. Michelson, Phil. Mag. (6) 21 (1911) 554
- MPI 12 [www.mpg.de/5188061/mikrolinsen\\_reagenzglas?filter\\_order=L&jahr=2012&monat=3&research\\_topic=pa](http://www.mpg.de/5188061/mikrolinsen_reagenzglas?filter_order=L&jahr=2012&monat=3&research_topic=pa)
- Mue 69 C. G. Mueller et al., Licht und Sehen, Reinbek 1969
- Nas 80 K. Nassau, Wie entstehen Farben?, Spektr. d. Wiss. Dez. 1980
- Nic 82 M. Nichelmann, Licht und Leben, Leipzig 1982
- Nie 55 Gerhard Niese, Spiele und Experimente, Berlin 1955
- Nij 82 H. F. Nijhout, Spektrum der Wissenschaft, Jan. 1982, S. 32
- Nör 93 Tor Nørretranders, Der Anfang der Unendlichkeit, Rowohlt, Reinbek 1993
- Orn 66 J. Orn. 107 (1966) 1
- paras [http://paraselene.de/cgi/bin?\\_SID=xxx&\\_bereich=artikel&\\_aktion=detail&idartikel=113898&\\_sprache=de](http://paraselene.de/cgi/bin?_SID=xxx&_bereich=artikel&_aktion=detail&idartikel=113898&_sprache=de).
- phi 89 Physik in unserer Zeit 20 (1989) 1 S. A6
- pin 14 [http://www.pinfire.de/edelopal\\_allgemein.html/](http://www.pinfire.de/edelopal_allgemein.html/)
- Poh 76 R. W. Pohl, Optik, Springer-Verlag 1976, S. 156
- Pol 57 S. Polyak, The vertebrate visual system, Chicago 1957 (zit. aus /Bau 78/)
- Por 56 A. Portmann, Tarnung im Tierreich, Springer-Verlag 1956
- Por 63 A. Portmann, Naturf. Ges. Basel 74 (1963) 106
- Pro 83 A. M. Prochorow (Hrsg.), Physikalisches enzyklopädisches Wörterbuch (in Russ.), Moskau 1983
- Pro 85 H. O. Proskauer, Zum Studium von Goethes Farbenlehre, Zbinden-Verlag Basel 1985
- Pru 99 Richard O. Prun et al., J Exp Biol 202, (1999), 3507-3522
- Pru 04 a Richard O. Prun et al., J Exp Biol 207, (2004) 3999-4009
- Pru 04 b Richard O. Prun et al., J Exp Biol 207, (2004), 2157-2172
- Pru 06 Richard O. Prun et al., J Exp Biol 209, (2006), 748-765
- Rad 72 Irina Radunskaja, Verrückte Ideen, Verlag Mir, Moskau 1972 (in Deutsch), S. 78 f.
- Ram 35 C. V. Raman, Proc. Indian Acad. Sci. Sect. A1 (1935) 574
- Ras 08 M. Rassart et al., New J. Phys. 10, 033014 (2008)
- Rec 73 I. Rechenberg, Evolutionsstrategie, Stuttgart 1973
- Ren 23 B. Rensch, Journ. f. Orn. 71 (1923) 269
- Ren 25 B. Rensch, Journ. f. Orn. 73 (1925) 127
- Rös 59 S. Rösch, zit. nach Durrer
- Rot 12 H. J. Roth, Deutsche Apotheker Zeitung 152 (2012), Nr. 35, S. 63
- Rut 63 E. Rutschke, Habil.-Schrift PH Potsdam 1963

- Rut 66 Z. f. Zellforsch. 73 (1966) 432  
 Sag 55 E. Sager, Rev. Suisse Zool. 62 (2) (1955) 25  
 SAN 94 Sielmanns Abenteuer Natur Heft 4/94, S. 74  
 Sch 04 H. Joachim Schlichting, Physik in unserer Zeit, 35 (2004), Heft 1, S. 28  
 Sch 23 W. J. Schmidt, Zool. Jahrb. Anat. 45 (1923) 51  
 Sch 26 W. J. Schmidt, Verh. naturhist. Ver. Bonn 82 (1926) 227  
 Sch 26a J. Schlicher, Verh. naturhist. Ver. Bonn 82 (1926) 197  
 Sch 37 W. J. Schmidt, Verh. dt. zool. Ges. (1937) 111  
 Sch 37a W. Schäfer, Z. Zellforsch. 27 (1937) 222  
 Sch 41 W. J. Schmidt, Z. Morph. u. Ökol. Tiere 38 (1941) 85  
 Sch 48 W. J. Schmidt, Z. Naturforsch. 3b (1948) 55  
 Sch 49 W. J. Schmidt, Altes u. Neues über Strukturfarben im Tierreich, Gießener Natwiss. Vorträge, H. 6, Gießen 1949  
 Sch 50 W. J. Schmidt, Wie erforscht man den submikroskopischen Bau von Zellen und Geweben?, Gießener Naturwiss. Vorträge H. 7, Gießen 1950  
 Sch 52 W. J. Schmidt, Naturwiss. 39 (1952) 313  
 Sch 56 W. Schallreuter, Einführung in die Physik, Band 3, Halle: Wilhelm Knapp 1956  
 Sch 62 W. J. Schmidt et al., Z. Zellforsch. 55 (1962) 379  
 Sch 62a W. J. Schmidt, Z. Zellforsch. 57 (1962) 1  
 Sch 82 H. Schildmacher, Einführung in die Ornithologie, Jena 1982  
 Sch 99 Kristian Schlegel, Vom Regenbogen zum Polarlicht, Spektrum-Verlag 1999  
 sci 12 [www.scinexx.de/wissen-aktuell-15122-2012-09-11.html](http://www.scinexx.de/wissen-aktuell-15122-2012-09-11.html)  
 Sie 80 Rolf Siewing (Hrsg.), Lehrbuch der Zoologie, Bd. 1, Stuttgart: Fischer 1980, S. 162  
 SLP 00 Lexikon der Physik in sechs Bänden, Heidelberg: Springer 2000  
 Som 59 Arnold Sommerfeld, Optik, Akadem. Verl.-Ges. Geest und Portig Leipzig 1959 S. 36  
 Spö 14 W. Spöttel, Zool. Jahrb. Anat. 38 (1914) 357  
 Ste 99 <http://sglibellen.de/koerperbau.htm>  
 Str 03 R. M. Strong, Mark Anniversary Volume (1903), Article XIII, 263  
 SWS 00 Spektrum der Wissenschaft Spezial 4/2000 Farben  
 Tho 10 <http://rsif.royalsocietypublishing.org/content/early/2010/05/29/rsif.2010.0201.full>  
 Tri 76 H. Tributsch, Wie das Leben leben lernte, Stuttgart 1976  
 Tri 84 G. L. Trigg, Experimente der modernen Physik, Berlin 1984  
 ulb 05 <http://hss.ulb.uni-bonn.de/2005/0543/0543-2-2.pdf>  
 UTI 89 Urania-Tierreich Insekten, Leipzig 1989  
 Ves 84 F. Vester, Neuland des Denkens, München 1984  
 Vog 89 Helmut Vogel, Probleme aus der Physik, Springer-Verlag Berlin usw. 1989  
 Völ 60 O. Völker, Fortschr. d. Chem. org. Naturst. XVIII (1960) 177  
 Völ 83 H. Völz, Information II, Berlin 1983  
 Wal 82 Jearl Walker, Spektrum der Wissenschaft, Juni 1982, S. 116  
 Wal 90 Jearl Walker, Der fliegende Zirkus der Physik, Oldenbourg-Verlag München 1990  
 Wal 92 Jearl Walker, Ein Knick in der Optik, Fischer-Taschenbuch-Verlag Frankfurt / M. 1992  
 Win 89 W. Winnenburg (Bearb.), Schülerduden Astronomie, Dudenverlag Mannheim S. 157  
 wuf 89 wissenschaft und fortschritt 39 (1989) 2 40  
 Wun 79 K. Wunderlich et al., Natur als Konstrukteur, Leipzig 1979  
 Zac 86 G. Zachmann (Hrsg.), Spektrum der Naturwissenschaften, Bertelsmann, Gütersloh 1986  
 Zaw <http://www.itp.uni-hannover.de/~zawischa/index.html>.

\*\*\*\*\*

\*\*\*\*\*

\*\*\*\*\*