*Ökol. Vögel (Ecol. Birds) 22, 2000: 197-213*

# Über Augenleuchten und Tapetum lucidum beim Ziegenmelker *Caprimulgus europaeus*

Von **Martin Schön** und **Artur Gallmayer**

**On Eyeshine and Tapetum lucidum of the Nightjar *Caprimulgus europaeus*.** - In the Nightjar *Caprimulgus europaeus,* eyeshine can be observed, with birds showing glowing eyes of a golden-reddish colour when floodlit (flash of camera, torch), and eyeshine being visible from certain directions only (apparent „lighting up" of the eyes when the bird „looks" at the observer) (Fig.1, Fig.2).
Eyeshine is known from several species of nightjars and goatsuckers (Caprimulgi), but apparently from only few other groups of birds (few owls Striges, Ostrich *Struthio;* Table 1). Eyeshine is caused by a reflection layer, Tapetum lucidum, located behind the retina (Fig.3, Fig.4, cf. Fig.5). Such a layer helps to improve vision in dim light, and was shown to be present in several species of Caprimulgi, and therefore presumably may be present in *C. europaeus* too.
In addition, eyeshine and a Tapetum lucidum are known from various groups of vertebrates (Fig.6). The reflection layer may consist of different parts of the eyeball tunic (choroidea, pigment epithelium of retina), and may vary in structure (fibrous, or lamella-like type, with crystalline inclusions). As an adaptation to vision in dim light, a tapetum lucidum may thus have evolved several times independently. In goatsuckers and nightjars (Caprimulgi), morphological characters (e.g. large eyes, large pupil, reflection layer, large gape, soft feathers, „silent" flight), as well as ethological characters (approaching prey from below against a lighter background, variation respectively synchronization of activity and of breeding with the lunar cycle) may be understood as adaptations to crepuscularity and nocturnality.

**Key words:** adaptation, eyeshine, nocturnal, Tapetum lucidum, Nightjar, *Caprimulgus europaeus.*

Dr. Martin S c h ö n , Mohlstrasse 54, D-72074 Tübingen
Artur G a l l m a y e r , Wannweiler Straße 36, D-72138 Kirchentellinsfurt.

*Zur Erinnerung an Dr. Paul Bühler*
*(1936 - 1996)*

## 1. Einleitung

Nachtschwalben (Schwalmvögel Caprimulgi) sind „großäugige Dämmerungs- und Nachtvögel" (GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER 1980/1994), die sich in ihrem Lebensraum, und insbesondere beim Nahrungserwerb, vornehmlich optisch orientieren (CLEERE & NURNEY 1998, HOLYOAK 2001). So wird beim Jagen die Beute meist von unten her (nach oben) angeflogen, wodurch die Beute sich als Silhouette gegen den helleren Nachthimmel-Hintergrund abzeichnet und so leichter erkennbar ist (paläarktischer Ziegenmelker *Caprimulgus europaeus:* bei Flug- und Ansitzjagd, SCHLEGEL 1969, GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER 1980, HOLYOAK 2001, eig. Beob.; nearktischer *C. vociferus:* bei Ansitzjagd, MILLS 1986). Darüberhinaus werden Jagen und Brüten bei den mehr nachtaktiven Arten offenbar vom Mondzyklus beeinflußt und können auf Perioden mit mondhellen Nächten hin ausgerichtet sein (z.T. Brutsynchronisation bei *C. europaeus:* CRESSWELL 1996, PERRINS & CRICK 1996, WYNNE-EDWARDS 1930, *C. vociferus:* MILLS 1986, *C. pectoralis, C. tristigma:* JACKSON 1985; *Phalaenoptilus nuttallii*: BRIGHAM & BARCLAY 1992; Jagen bei *Aegotheles cristatus:* BRIGHAM et al. 1999).
Dabei besitzen Ziegenmelker außer einer weit und rasch zu öffnenden, auffallend großen Mundspalte (vgl. BÜHLER 1970) auch große, sehr bewegliche Augen (HEINROTH 1909, SCHLEGEL 1969) und ein überdurchschnittlich gutes Sehvermögen für sich bewegende Gegenstände (HEINROTH 1909). Zudem zeigen zumindest einige Schwalmvogel-Arten in der Dunkelheit beim Anstrahlen (auf-) 'leuchtende Augen' (Tab.1). Für wenige nearktische Arten ist erwiesen, daß diese Erscheinung auf eine im Auge befindliche Reflexionsschicht ('Tapetum lucidum'), die das Sehvermögen bei geringer Helligkeit verbessert, zurückzuführen ist (NICOL & ARNOTT 1974). Da solche 'leuchtenden Augen' bei Vögeln insgesamt nur von wenigen Arten hinreichend bekannt sind, wird im folgenden belegt, daß dieses 'Augenleuchten' auch bei der einheimischen Nachtschwalben-Art, dem Ziegenmelker *Caprimulgus europaeus,* auftritt, was bislang kaum Beachtung fand (Ausnahme z.B. SCHLEGEL 1969), und unter ökologischen und stammesgeschichtlichen Gesichtspunkten erläutert.

## 2. Methodisches

Die Photos zeigen freilebende Ziegenmelker der Nominatform *Caprimulgus e. europaeus* zur Brutzeit Mitte der 1990er Jahre. Um mögliche Störungen auf ein Mindestmaß zu beschränken, wurde nur in größerer Entfernung zu vermuteten Nest- und Ruhebereichen beobachtet, keine Laut-Attrappe eingesetzt und nur an zwei Tagen photographiert. Die Beobachtungsbereiche wurden vom Ziegenmelker in der Brutperiode wie auch in den Folgejahren unverändert weitergenutzt. Die Photos wurden mit Elektronenblitz (Diafilm 100 ASA, Objektiv mit 50 mm Brennweite), aus Entfernungen von ca. 5 - 20 m, in der lichtarmen Dämmerung aufgenommen. Dabei geben die Schwarz-Weiß-Fotos (Abb.1, Abb.2, Abb.5) die Auffälligkeit des farbigen 'Augenleuchtens' nur in beschränktem Maße wider.

Die Bezeichnungen 'Augenleuchten' (englisch: „eyeshine") und 'leuchtende Augen' sind beschreibende Begriffe aus der älteren morphologischen Literatur. Da sie die im Freiland beobachtbare Erscheinung treffend wiedergeben, werden sie hier verwendet.

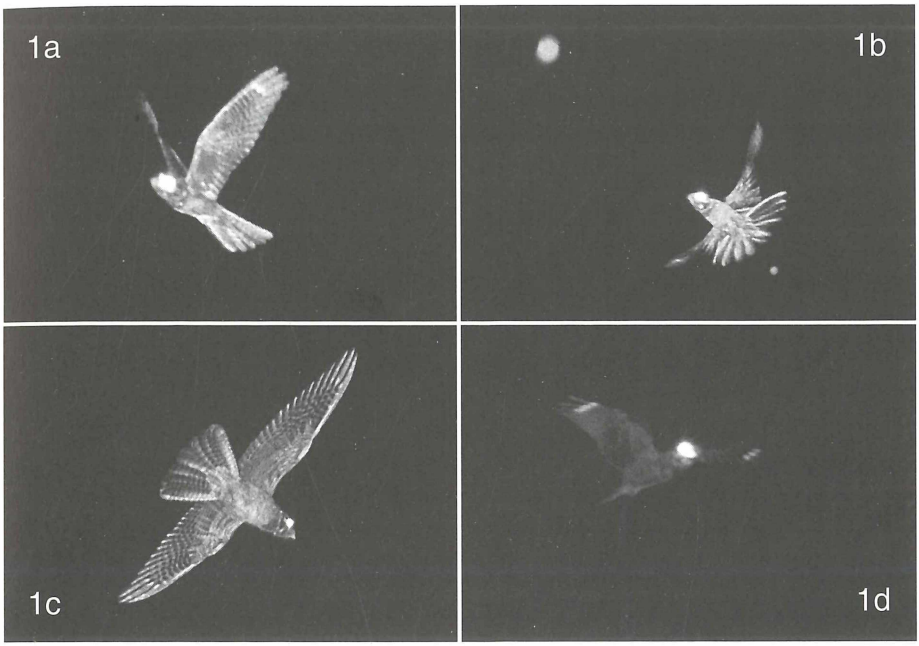


Abb.1. 'Augenleuchten' bei fliegenden Ziegenmelkern *Caprimulgus e. europaeus* aus größerer Entfernung (ca. 15 - 20 m): unscharf und vergrößert erscheinende Augenpunkte, z.T. auffälliger als übriger Vogel. Relativ breite, lange Flügel und langer Schwanz, dabei auffallend langer Armflügel (Caprimulgidae: mit leicht erhöhter Anzahl von 12-13 Armschwingen). Beim Wenden oder Rütteln: Schwanz stark gespreizt, Hand- gegen Armflügel verdreht. Helle Punkte im dunklen Himmel = fliegende Insekten.

Fig.1. 'Eyeshine' in flying Nightjars *Caprimulgus e. europaeus* from the distance (approximately 15 - 20 m): with eye-spots apparently blurred and enlarged, and sometimes more conspicuous than rest of bird. Relatively broad and long wings, and long tail, with rather long proximal part of the wing (forearm with slightly enlarged number of 12-13 secondaries in Caprimulgidae). When turning or hovering: tail maximally spread, distal part of wing twisted in relation to proximal part. Light dots in the dark sky = flying insects.

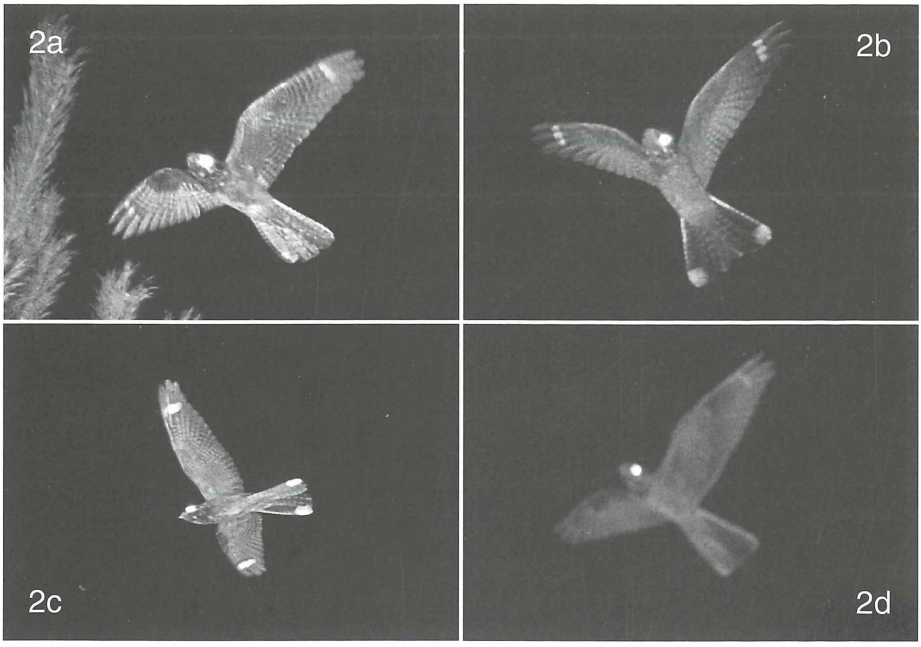


Abb.2. 'Augenleuchten' bei fliegenden Ziegenmelkern *Caprimulgus e. europaeus* aus der Nähe (ca. 7 - 10 m): gesamte Augenöffnung leuchtend hell erscheinend, durch Aufleuchten des Augenhintergrundes im Blitzlicht der Kamera und Überstrahlen der eigentlichen Pupillenöffnung. Flügel: Bänderung der Hand- und Armschwingen angedeutet, Unterflügel-Decken feiner gezeichnet und sich dunkel abhebend; Flügelspitze leicht gefächert-geschlitzt (durch „gefingerte" Handschwingen); Schwanz: auffallend lang; am Kopf: weißer Kehlseiten- und Wangen-Streif z.T. erkennbar. Männchen: mit weißen Flecken auf den drei äußeren Handschwingen (H8, H9, H10) und den beiden äußeren Schwanzfedern (S4, S5); Weibchen: nur angedeutete helle Flecken an Flügel und Schwanz.
Fig.2. 'Eyeshine' in flying Nightjars *Caprimulgus e. europaeus* at close range (from a distance of approximately 7 - 10 m): whole eyes apparently luminous, caused by lighting up of the background of the eyes by the flash of the camera, and by outshining of the actual opening of the pupil. Wing: pattern of bars on primaries and secondaries visible, darker underwing coverts with more delicate pattern and thus contrasting to rest of wing; slightly slotted wing tips (caused by emargination of outer primaries); tail: remarkably long; head: white stripe on throat and on lower margin of cheek (submoustachial stripe) partly visible. Male: with white markings on the three outermost primaries (P8, P9, P10) and the two outermost rectrices (R4, R5); female: only faint light markings on wing and tail.

## 3. Ergebnisse

Bei geringer Helligkeit in der Dämmerung erscheint das Auge des Ziegenmelkers im Auflicht auf Blitzlicht-Aufnahmen aus größerer Entfernung wie unscharf, als verschwommener Punkt (Abb.1). Aus der Nähe wird deutlich, daß diese scheinbare Unschärfe nicht etwa durch Bewegung des Kopfes zustande kommt (kein „Verwackeln"), sondern vom Augeninneren ausgeht: der dunkelbraune Augen- bzw. Iris-Rand wird vom aufleuchtenden Augen-Hintergrund, der durch die weitgeöffnete Pupille sichtbar wird, hell „überstrahlt" (Abb.2).

Das 'Augenleuchten', mit teils intensiv golden-rötlicher Farbe der 'leuchtenden Augen', läßt sich auch beim Anstrahlen eines Ziegenmelkers mit einer (Taschen-)Lampe auslösen. Mit dem bloßen menschlichen Auge ist es bis in Entfernungen von etwa 100 m erkennbar (deutliches Aufleuchten bei verschiedenen sitzenden Vögeln: in Entfernungen von 30 - 40 m, 50 - 60 m, 70 m, 100 m ). Bei fliegenden Ziegenmelkern entsteht der Eindruck von zwei lautlos schwebend-schwingenden Glühpunkten. Beim Anstrahlen zeigt sich zudem, daß das 'Augenleuchten' stark vom Blickwinkel des Betrachters abhängt: ein starkes Leuchten ergibt sich nur aus Blickwinkeln, die ungefähr in Richtung der Hauptachse des Ziegenmelker-Auges liegen, d.h. bei mehr oder minder direktem Anblicken (scheinbares Aufleuchten der Augen beim „Herschauen" des Vogels), schwaches oder keinerlei Leuchten aus stark schrägen Blickwinkeln (kaum: von schräg-unten, von seitlich-hinten).

Die Farbe der 'leuchtenden Augen' schwankt dabei von intensiv golden-rötlichem Glanz, über rötlichen Schimmer, bis zu schwächerem gelblich-orangem Glimmen. Auf den Blitzlicht-Aufnahmen, d.h. bei großer Intensität des Auflichtes, werden die Augen als hell goldene Leuchtpunkte mit schmalem rötlichem Saum abgebildet.

## 4. Diskussion

'Augenleuchten'. Das 'Augenleuchten', das eigentlich auffällig und dabei für Vögel ungewöhnlich ist, scheint beim Europäischen Ziegenmelker *C. europaeus* bislang wenig Beachtung gefunden zu haben (beiläufig: SCHLEGEL 1969, p.7: „... große dunkle Augen, die nachts im Lichtkegel einer Lampe glühendrot aufleuchten"; D. WALLACE in: CRAMP 1985, p.621: „in Autoscheinwerfern ... Aufblitzen der rot-braunen Netzhaut"; angedeutet auf Photo von L. HLÁSEK in: BERRY & BIBBY 1981; vgl. Tab.1). Auch in der gesamten Gruppe der Nachtschwalben-artigen Vögel ist 'Augenleuchten' („conspicuous eyeshine") offenbar nur für 1/6 der etwa 120 Arten aus Direktbeobachtungen oder nach Photos belegt (Caprimulgidae: 12 von 90 Arten einschl. *C. europaeus,* Nyctibiidae: 3 von 7 Arten, Podargidae: 3 von 13 Arten, Steatornithidae: 1 Art; vgl. NICOL & ARNOTT 1974; für Einzelnachweise, s. Tab.1; Artenzahl nach CLEERE & NURNEY 1998; für Nestersuche und Fang mit Hilfe von

Tab.1 Nachweis von 'Augenleuchten' und 'Tapetum lucidum' (Reflexionsschicht) im Auge bei Vögeln, insbesondere bei Schwalmvögeln (Caprimulgi). – Table 1 Records of eyeshine and Tapetum lucidum (reflection layer) in the eyes of birds, and of Nightjars, Goatsuckers and allies (Caprimulgi) in particular.

| Art / Species | A | N | M | Literatur |
|---|---|---|---|---|
| Caprimulgi - Nachtschwalben, Schwalmvögel / Nightjars | | | | |
| Steatornithidae | | | | |
| *Steatornis caripensis* | nt | B,F | - | Ross 1965: 287,288 |
| Podargidae | | | | |
| *Podargus strigoides* | au | B | - | Cleere & Nurney 1998: 42, 116 |
| *Podargus papuensis* | au | b | - | Rand & Gilliard 1967: 259 |
| *Podargus ocellatus* | au | B | - | Cleere & Nurney 1998: 42, 121 |
| Nyctibiidae | | | | |
| *Nyctibius grandis* | nt | B | - | Vanderwerf 1988: 949 |
| | | b | - | Cleere & Nurney 1998: 48, 136 |
| *Nyctibius jamaicensis* | nt | b | - | Cleere & Nurney 1998: 48, 139 |
| *Nyctibius griseus* | nt | B | - | R.A.Stirton in: Van Rossem 1927: 25, 27 |
| | | B | - | Crawford 1933: 285 |
| | | b | - | Cleere & Nurney 1998: 48, 140 |
| Caprimulgidae | | | | |
| *Chordeiles acutipennis* | nt | B | - | L. Huey in: Van Rossem 1927: 26,28 |
| *Chordeiles minor* | na | F* | - | A.O.Gross in: Bent 1940: pl.32 |
| | nt | b | | Walls 1942: 646 |
| | | | T | Nicol & Arnott 1974 |
| *Phalaenoptilus nuttallii* | na | B | - | Bergtold 1916: 81; vgl. Bent 1940: 191 |
| | | b | - | L. Huey in: Van Rossem 1927: 26 |
| | | B | T | Nicol & Arnott 1974 |
| *Nyctidromus albicollis* | nt | B | - | Van Rossem 1927: 26, 27 |
| | | B | - | Crawford 1933: 285 |
| | | B | - | Slud 1964: 137 |
| | | B | - | Meyer de Schauensee et al. 1978: pl.X |
| | | | T | Nicol & Arnott 1974 |
| *Caprimulgus carolinensis* | na | B | - | Van Rossem 1927: 26, 27 |
| | | B | - | A.Sprunt in: Bent 1940: 155f. |
| | | | t | Nicol & Arnott 1974 |

Tab. 1 (Forts.) – Table 1 (continued)

| Art / Species | A | N | M | Literatur |
|---|---|---|---|---|
| *Caprimulgus vociferus* | na | B | - | VAN ROSSEM 1927: 26, 27 |
| | | F* | - | L.M.TERRILL in: BENT 1940: pl.23 |
| | | B | - | W.M.TYLER in: BENT 1940: 180 |
| | | b | | WALLS 1942: 646, CAMPBELL 1974: 243 |
| *Caprimulgus parvulus* | nt | B | - | WETMORE 1926: 204 |
| *Caprimulgus europaeus* | pa | B | - | SCHLEGEL 1969: 7 |
| | | F* | - | L.HLÁSEK in: BERRY & BIBBY 1981: 168 |
| *Caprimulgus tristigma* | ep | B | - | JACKSON 1984: 88 |
| *Caprimulgus pectoralis* | ep | B,F | - | JACKSON 1984: 88, JACKSON 1985 |
| *Caprimulgus fossii* | ep | B | - | JACKSON 1984: 88 |
| *Macrodipteryx vexillarius* | ep | B | - | JACKSON 1984: 87 |
| Striges - Eulen / Owls | | | | |
| Strigidae | | | | |
| *Bubo virginianus* | na | s | - | L. MILLER, R.A. STIRTON in: |
| | nt | | | VAN ROSSEM 1927: 26 |
| *Otus asio* | na | B | - | A. SPRUNT in: BENT 1940: 156 |
| *Pulsatrix perspicillata* | nt | F*,b | - | M.FOGDEN in: BURTON 1984: 109 |
| *Strix varia* | na | s | - | A. WETMORE in: VAN ROSSEM 1927: 25, 26 |
| *Strix aluco* | pa | s | - | FRANZ 1934: 1139 |
| Limicolae - Watvögel / Shore birds | | | | |
| Burhinidae | | | | |
| *Burhinus bistriatus* | nt | B | - | VAN ROSSEM 1927: 25 |
| Struthiones - Straußenvögel, Ostrich | | | | |
| Struthionidae | | | | |
| *Struthio camelus* | ep | b | r | SATTLER 1876: 93f., FRANZ 1934: 1139 |

Anmerkungen: A = *Verbreitungsareal* nach Faunenregionen: au = australisch, ep = äthiopisch, na = nearktisch, nt = neotropisch, pa = paläarktisch; N = *Nachweis von 'Augenleuchten'* am lebenden Vogel im Freiland: B = Beschreibung von Beobachtungen im Text (Anstrahlen mit Licht), s = Beobachtung nur bei einem Individuum der Art, bei zahlreichen anderen Individuen sicher nicht auftretend, b = Erwähnung im Text ohne Einzelnachweis, F = Dokumentation auf Foto, F* = nach Foto erschlossen (eigene Interpretation); M = *morphologischer Nachweis* eines 'Tapetum lucidum' (Reflexionsschicht): T = Befund belegt, t = Befund im Text erwähnt ohne Einzelnachweis, r = wahrscheinlich andersartige Reflexionsschicht.

Annotations: A = *area of distribution* of a species according to faunal region: au = australasian, ep = ethiopical, na = nearctic, nt = neotropical, pa = palaearctic; N = *records of eyeshine* in living birds: B = observations specified in the text (lighting up of a bird), s = observation from a single bird only, eye-shine definitely not present in many other birds of the same species, b = mention in text without any observation reported, F = evidence documented with photo, F* = inference from photo (own interpretation); M = *morphological evidence* for a Tapetum lucidum (reflection layer): T = finding documented, t = finding mentioned without more detailed evidence, r = probably different structure of reflection layer.

'Augenleuchten' bei afrikanischen Caprimulgidae: JACKSON 1984, 1985). Außer von Schwalmvögeln ist ein 'Augenleuchten' offenbar nur von wenigen anderen Vogel-Gruppen bekannt, so von wenigen Eulen- (Striges) und Watvogel-Arten (Limicolae) und, in abgewandelter Form, unter den Laufvögeln (Ratitae) vom Strauß *Struthio* (s. Tab.1; vgl. VAN ROSSEM 1927; dabei: bei zahlreichen Eulen-Arten sicher nicht auftretend, VAN ROSSEM 1927, eig.Beob.). Ein 'Augenleuchten' bei Anstrahlen mit Licht kommt darüberhinaus aber bei zahlreichen weiteren Wirbeltier-Gruppen häufiger vor, so bei Haien, Tiefsee-Knochenfischen, Krokodilen und Säugetieren (z.B. Huftiere, Wale, Landraubtiere, Robben, Halbaffen; s. Abb. 6; vgl. FRANZ 1934, WALLS 1942; SATTLER 1876), und ebenso bei verschiedenen Insekten, Spinnen und Krebsen u.a. (WIGGLESWORTH 1971, Beispiele bei Tyler in: BENT 1940, VAN ROSSEM 1927). Dabei scheint 'Augenleuchten' unter natürlichen Bedingungen, so im Mondlicht, nur selten aufzutreten und daher kaum Bedeutung als innerartliches Signal zu besitzen.

S i c h t b a r k e i t . Die größte Entfernung, bis zu der das 'Augenleuchten' noch sichtbar ist, scheint mit der Körper- bzw. Augengröße anzusteigen und bei vergleichbar großen Arten ähnlich zu sein. So dürfte die „Reichweite" des 'Augenleuchtens' bei mittelgroßen Arten von Ziegenmelker-Größe (Körperlänge bis knapp 30 cm) bei ungefähr 100 m liegen, bei größeren Arten deutlich darüber (mittelgroße Arten: *Caprimulgus europaeus:* bis etwa 100 m , s. 3. ; nearktischer *C. vociferus:* „leuchtend rote Augen", „mehr als 90 m weit zu sehen", VAN ROSSEM 1927; *Phalaenoptilus nutallii:* „rotes Augenleuchten ... gesehen auf eine Entfernung von über 90 m", NICOL & ARNOTT 1974; große Art: neotropischer *Nyctibius griseus:* „bis in die doppelte Entfernung" von etwa 180 m, VAN ROSSEM 1927; ähnlich größerer *Burhinus bistriatus:* bis etwa 180 m, VAN ROSSEM 1927).

'Tapetum lucidum'. Die morphologische Struktur, auf die das 'Augenleuchten' bei Wirbeltieren zurückzuführen ist, ist eine im Auge (von der Pupille aus) unmittelbar hinter den Lichtsinneszellen liegende Reflexionsschicht, das sog. 'Tapetum lucidum' (vgl. Abb.4). Diese Reflexionsschicht, die sich isoliert makroskopisch zumeist als dünne weiße Schicht der hinteren Augenwand darstellt, verbessert durch Reflexion von nicht absorbiertem Licht offenbar das Sehvermögen bei geringer Helligkeit („Spiegel" hinter Licht-Rezeptoren, WALLS 1942, RODIECK 1973, MARTIN 1990; bereits BRÜCKE 1844, 1845, LINDSAY JOHNSON 1901). Auch in den Komplexaugen von Insekten mit 'Augenleuchten' sitzt die Reflexionsschicht, die hier aus einem Netz von feinen Tracheen besteht, am Augenhintergrund hinter und zwischen den Sehzellen der Einzelaugen (Ommatidien, mit 'Retina-Tracheen-Tapetum'; s. WEBER & WEIDNER 1974, WIGGLESWORTH 1971). Der Eindruck von 'leuchtenden Augen' läßt sich - täuschend ähnlich - auch im einfachen Versuch durch Anstrahlen von zwei in Augenabstand befestigten Blech-Scheibchen erzielen (Abb.5, vgl. SHIRAS 1915), was ebenfalls als Hinweis auf das Zustandekommen des 'Augenleuchtens' durch Reflexion gelten kann.

Das 'Tapetum lucidum' von Wirbeltieren, das häufig auf bestimmte Teilbereiche der hinteren Augenwand beschränkt ist, kann dabei verschiedene Schichten der Wand des Augapfels (Bulbus) an der Grenze von innerer zu mittlerer Augenhaut umfassen (vgl. Abb.3, Abb.4): - die inneren Schichten der mittleren Augenhaut, der Aderhaut (d.i. Choriocapillaris der Choroidea), so bei Säugetieren in Form einer Schicht von stapelartig übereinanderliegenden Zellen mit plättchenartigen Guanin-, Cystein-, Lipoid- oder Peptid-Einlagerungen ('Tapetum cellulosum' z.B. bei Landraubtieren, Robben, Halbaffen, hierher: leuchtende „Katzenaugen") oder in Form einer Fibrillenschicht aus parallelen, faserartigen, ca. 10 µm dicken Zellen z.B. mit Kollagen-Einlagerung ('Tapetum fibrosum' z.B. bei Huftieren, Walen, Elefanten), und abgewandelt bei Haien ('Tapetalplatten'); oder: - die äußere Schicht der inneren Augenhaut, der Netzhaut (d.i. Pigmentepithel der Retina), mit Einlagerungen von Purinen (Guanin), Lipiden usw., so bei Knochenfischen, Krokodilen und bei einigen Vögeln ('retinales Tapetum') (nach FRANZ 1934, WALLS 1942, ROCHON-DUVIGNEAUD 1943, RODIECK 1973; vgl. ABELSDORFF 1898, BRÜCKE 1845, LINDSAY JOHNSON 1901, MURR 1928, NICOL & ARNOTT 1974, PIRIE 1966, SATTLER 1876). Bei Nachtschwalben im besonderen handelt es sich um ein 'retinales Tapetum' im Pigmentepithel, mit Einlagerung von Lipiden in Form von ca. 0,5 µm großen membranumhüllten Granulae in langen Fortsätzen der Epithelzellen (Abb.4; belegt für *Caprimulgus carolinensis, Chordeiles minor, Phalaenoptilus nuttallii, Nyctidromus albicollis,* NICOL & ARNOTT 1974; s. Tab.1). Diese Schicht von dicht gepackten Lipid-Granulae wirkt wahrscheinlich durch diffuse Rückstreuung als Reflektor (vgl. PIRIE 1966, NICOL & ARNOTT 1974). Ein solches 'retinales Tapetum' ist demnach auch für *C. europaeus* anzunehmen. Von anderen Vogel-Gruppen ist ein eigentliches Tapetum offenbar nicht bekannt (bei Eulen: 'Augenleuchten' nur von wenigen Individuen bekannt, 'Tapetum' makroskopisch wohl nicht vorhanden; vgl. H. OEHME, zit. in: HAFFER et al. 2000; beim Strauß *Struthio:* wahrscheinlich innere Grenzschicht der Aderhaut, Glashaut Lamina vitrea, als Reflexionsschicht wirksam; s. Tab.1; vgl. FRANZ 1934, SATTLER 1876, WALLS 1942). Dies könnte auch damit zusammenhängen, daß eine Reflexions-

schicht, die wie bei Nachtschwalben durch lichtmikroskopisch kaum mehr erfaßbare Strukturen entsteht, makroskopisch schwerer nachzuweisen ist. Dabei ist die genaue Wirkungsweise eines 'Tapetum' bei der Erhöhung der Sehempfindlichkeit noch weitgehend ungeklärt (vgl. WALLS 1942, ROCHON-DUVIGNEAUD 1943, RODIECK 1973, MEYER 1977); Interferenz (LINDSAY JOHNSON 1901) wie Fluoreszenz (PIRIE 1966) können mitbeteiligt sein. Insbesondere kann eine erhöhte Sehempfindlichkeit bzw. Nachttauglichkeit des Auges offenbar sowohl mit (z.B. Nachtschwalben) wie auch ohne 'Tapetum' (z.B. Eulen) zustandekommen (vgl. Tab.1).

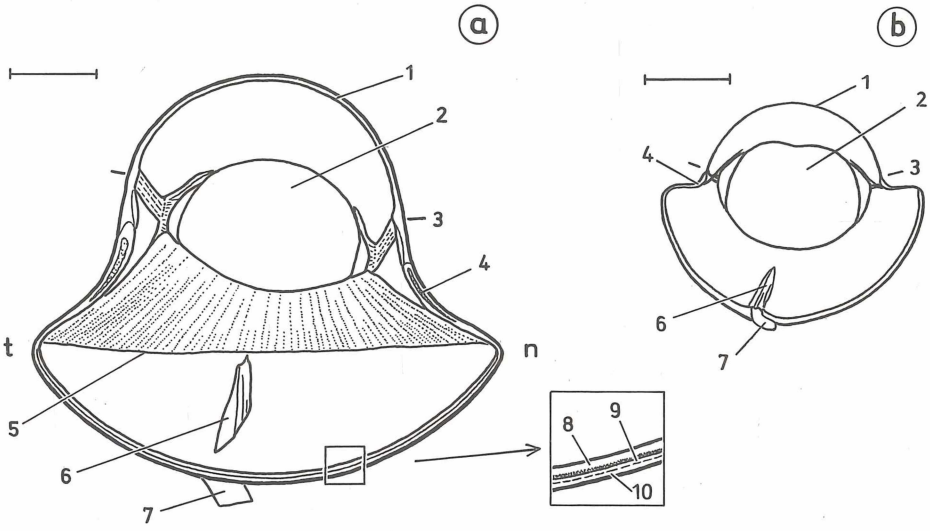


Abb.3. Halbschematischer Schnitt durch den Augapfel (Bulbus oculi) von Schwalmvögeln (Caprimulgi): relativ große Linse bzw. große Augenöffnung (röhrenförmiges 'Teleskopauge': bei a) angedeutet), Symmetrieachsen des Auges leicht in Richtung Schnabelspitze hin ausgerichtet (Linse leicht „schief" sitzend). a) australischer Eulenschwalm *Podargus strigoides* (Podargidae), Körperlänge bis 53 cm (Aufsicht, auf ventrale Hälfte des rechten Auges); b) paläarktischer Ziegenmelker *Caprimulgus europaeus* (Caprimulgidae), Körperlänge bis 28 cm (vertikaler medianer Schnitt).
1 durchsichtige Hornhaut (Cornea), 2 Linse mit seit-lichem Ringwulst, 3 Grenze zwischen durchsichtiger vorderer und undurchsichtiger hinterer Augenwand, 4 Knochenplättchen (Skleralring), 5 vordere Grenze der Netzhaut, 6 Pecten, 7 Sehnerv (N. opticus); hintere Augenwand (vergrößerter Ausschnitt): 8 innere Augenhaut = Netzhaut (Retina mit Pigmentepithel), 9 mittlere Augenhaut = Aderhaut (Choroidea), 10 äußere bindegewebige Augenhaut (Sklera); n nasal (Richtung Schnabelspitze), t temporal (Richtung Hinterkopf). Maßstab: a) und b) im selben Maßstab, Linie = 5 mm. a) verändert nach FRANZ 1909: Fig.V², vgl. FRANZ 1934: Abb.969; b) verändert nach ROCHON-DUVIGNEAUD 1943: Photo Fig.335, bei b): Form des Augapfels im Bereich des Skleralringes (4) durch Präparation für den Schnitt möglicherweise leicht verformt und verengt (im Vergleich a) - b) ).

Fig.3 Schematic section through the eyeball (bulbus) of nightjars (Caprimulgi): relatively large lens respectively large opening of the eye (tubular-shaped „telescope-like eye": indicated in a) ), symmetric axes of eye slightly shifted towards bill tip (lens in a slightly „oblique" position). a) Australian Frogmouth *Podargus strigoides* (Podargidae), body length up to 53 cm (view of ventral half of right eye); b) palaearctic European Nightjar *Caprimulgus europaeus* (Caprimulgidae), body length up to 28 cm (vertical mediosagittal section). 1 transparent cornea, 2 lens with lateral annular pad, 3 borderline between transparent front part and non-transparent rear part of the eyeball, 4 small bony plates (scleral ring), 5 front limit of retina, 6 pecten, 7 optic nerve (N. opticus); posterior wall of eyeball (enlarged part): 8 inner layer of bulbus wall = retina, 9 central layer of bulbus wall = choroidea, 10 outer fibrous layer of bulbus (scleroid coat); n nasal (towards bill tip), t temporal (towards back of the head). Scale: a) and b) in same scale, line = 5 mm. a) modified after FRANZ 1909: Fig.V$^2$, cf. FRANZ 1934: Abb.969; b) modified after ROCHON-DUVIGNEAUD 1943: photo Fig.335, in b): shape of eyeball at the level of the scleral ring (4) possibly slightly deformed and narrowed caused by dissection (comparison a) - b) ).

F a r b e . Die 'leuchtenden Augen' weisen bei Schwalmvögeln beim Anstrahlen mit weißem Licht zumeist einen mehr oder minder intensiven rötlichen Farbton auf (*C. europaeus:* „glühendrot", „rotbraun", s.o.; golden-rötlich glänzend, im hellen Blitzlicht: golden mit schmalem rötlichem Saum, s. 3.; *C. vociferus:* „leuchtend rot", VAN ROSSEM 1927, „leuchtend orange", W. TYLER in: BENT 1940, „rot", CAMPBELL 1974; *C. parvulus:* „tief brennend-rot", WETMORE 1926; *C. pectoralis:* „auffällig rot", JACKSON 1984; *Phalaenoptilus nuttallii:* „rot", NICOL & ARNOTT 1974; *Nyctidromus albicollis:* „dunkelrot glühend", CRAWFORD 1933, „rosa glühend", SLUD 1964; *Nyctibius griseus, N. jamaicensis:* „rötlich-orange", CLEERE & NURNEY 1998; *N. grandis:* „leuchtend orangerot", VANDERWERF 1988; *Podargus strigoides:* „rötlich", CLEERE & NURNEY 1998; *P. ocellatus:* „orange", CLEERE & NURNEY 1998; *Steatornis caripensis:* „rubinrot", ROSS 1965; bei mehreren neotropischen Nachtschwalben-Arten: „intensiv leuchtend orangerot", VAN ROSSEM 1927; ähnlich bei der Eulen-Art *Pulsatrix perspicillata:* leuchtend hell-"rötlich", Photo von M.FOGDEN in: BURTON 1984). Diese rötliche Grundfärbung dürfte hauptsächlich durch Reflexion an der Schicht mit den rötlichen lichtempfindlichen Farbstoffen in der Retina zustandekommen („Sehpurpur" Rhodopsin, vgl. WALLS 1942, RODIECK 1973, MEYER 1977). Im Auflicht beim Anstrahlen können sich dieser Grundfarbe andere, wechselnde Farbtöne überlagern, die durch Interferenz und Blut-Strömung hinter der Netzhaut bedingt sind, so bei Säugetieren vor allem Blau- und Grüntöne (vgl. BRÜCKE 1845, SATTLER 1876, FRANZ 1934). Daher tritt stärkeres 'Augenleuchten' vor allem in bestimmtem Blickwinkeln, in größerer Entfernung und individuell unterschiedlich auf (vgl. WALLS 1942; „Blick direkt entlang des Lichtstrahls ... um klaren oder weitreichenden Widerschein zu erzielen", VAN ROSSEM 1927). Wenn das Tier den Kopf bewegt, wird das 'Augenleuchten' stärker und schwächer (*C. parvulus:* WETMORE 1926, *C. europaeus:* eig.Beob.).

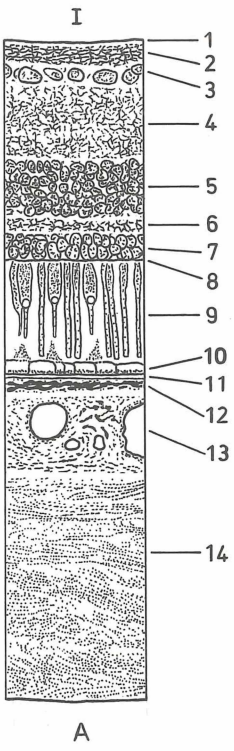


Abb.4 Halbschematischer Schnitt durch hintere Wand des Augapfels einer Nachtschwalbe (Caprimulgidae): I = Innenraum des Augapfels (Lichteinfall von der Pupille her); 1 - 10 innere Augenhaut, 1 - 9 Netzhaut (Retina): 1 innere Grenzmembran, 2 Nervenfaserschicht, 3 Ganglienzellschicht, 4 innere plexiforme Schicht, 5 innere Körnerschicht, 6 äußere plexiforme Schicht, 7 äußere Körnerschicht, 8 äußere Grenzmembran (Membrana limitans externa), 9 Sehzellenschicht (mit Stäbchen und Zapfen), 10 Pigmentepithel mit Tapetum lucidum-Schicht (mit Lipid-Granulae); mittlere Augenhaut (Choroidea): 11 Glashaut (Lamina vitrea), 12 innerer Teil der Aderhaut (Choriocapillaris), 13 äußerer Teil der Aderhaut mit Blutgefäßen (Vasculosa); äußere Augenhaut: 14 undurch-sichtige bindegewebige Sklera; A = äußerer Rand des Augapfels (in Augenhöhle Orbita). Gesamt-Schnittdicke I - A: ca. 0,2 mm. Kombiniert nach ROCHON-DUVIGNEAUD 1943, RODIECK 1973, WALLS 1942: Fig.4,Fig.19,Fig.193, angepaßt an Verhältnisse bei Capri-mulgidae anhand von NICOL & ARNOTT 1974: Fig.1+Fig.2 und FRANZ 1909, 1934.

Fig.4 Schematic section through the wall of the eyeball of a nightjar (Caprimulgidae): I = interior of eyeball (incidence of light from pupil); 1 - 10 inner layer of bulbus wall, 1 - 9 retina: 1 inner limiting membrane, 2 nerve fibre layer, 3 ganglion layer, 4 inner plexiforme layer, 5 inner nuclear layer, 6 outer plexiforme layer, 7 outer nuclear layer, 8 external limiting membrane, 9 receptor layer (with rods and cones), 10 pigment epithelium with layer of Tapetum lucidum (with lipid granulae); central layer of bulbus wall (choroidea): 11 Lamina vitrea, 12 inner part of choroidea (choriocapillaris), 13 outer part with blood vessels (vasculosa); outer layer of bulbus wall: 14 non-transparent fibrous tunic (sclera); A = outer margin of eyeball (in orbit). Total diameter of section I - A: approx. 0,2 mm. Combined after ROCHON-DUVIGNEAUD 1943, RODIECK 1973, WALLS 1942: Fig.4, Fig.19, Fig.193, adjusted to conditions in caprimulgids with NICOL & ARNOTT 1974: Fig.1+Fig.2 and FRANZ 1909, 1934.

Stammesgeschichte und Anpassungen. Da ein 'Tapetum lucidum' in den verschiedenen Tier-Gruppen Teile von unterschiedlicher ontogenetischer Herkunft umfassen kann (mesenchymale Choroidea, ektodermale Retina), dürfte eine solche Reflexionsschicht als Anpassung an eine Umwelt mit geringer Helligkeit in der Stammesgeschichte mehrfach unabhängig entstanden sein (vgl. WALLS 1942, LINDSAY JOHNSON 1901). Selbst für die unter rezenten Tieren nächstverwandten Krokodile und Vögel ist nicht geklärt, ob es sich bei deren Reflexionsschicht mit unterschiedlichen Einlagerungen um einander entsprechende, homologe Bildungen handelt (Krokodile: Guanin, ABELSDORFF 1898, FRANZ 1934, WALLS 1942, RODIECK 1973; Nachtschwalben: Lipide, NICOL & ARNOTT 1974). Anpassungen an Lebensräume und/oder Tageszeitabschnitte mit geringer Helligkeit (dichte Wälder, Dämmerungs- und Nachtaktivität) dürften sich auch innerhalb der Vögel mehrfach unabhängig entwickelt haben, z.B. zur Konkurrenzvermeidung (für Nachtaktivität:

WALLS 1942, MARTIN 1990; für weitere Anpassungen des Vogelauges, s. MEYER 1977, SILLMAN 1973). Gleichwohl können einzelne Merkmale bei nächstverwandten Gruppen auf einen gemeinsamen Ursprung zurückgehen, d.h. homolog sein. Wenn Schwalmvögel und Eulen nächstverwandte Gruppen sind, könnte so die ähnliche äußere Form des Auges bei beiden Gruppen homolog sein (röhrenförmig verengtes 'Teleskopauge' mit großer Linse: grobe Gestalt übereinstimmend, Feinstruktur unterschiedlich, s. FRANZ 1909, 1934; vgl. FRANZ 1907a,b). Dabei scheint eine als 'Tapetum lucidum' ausgebildete Reflexionsschicht im Auge von Eulen nur bei wenigen Arten und oft nur bei einzelnen Individuen vorzukommen (s. Tab.1). Nach neuerer Auffassung ist die stammesgeschichtlich nächstverwandte Gruppe der Schwalmvögel allerdings unter den Seglern i.w.S. (Apodiformes i.w.S.) zu suchen (vgl. MAYR 2002, HOLYOAK 2001). Doch auch von Seglern ist ein 'Tapetum lucidum' nicht bekannt (vgl. Tab. 1). Damit muß offenbleiben, ob ein 'Tapetum lucidum' bereits bei der letzten gemeinsamen Stammart von Schwalmvögeln und ihrer nächstverwandten Gruppe auftrat.

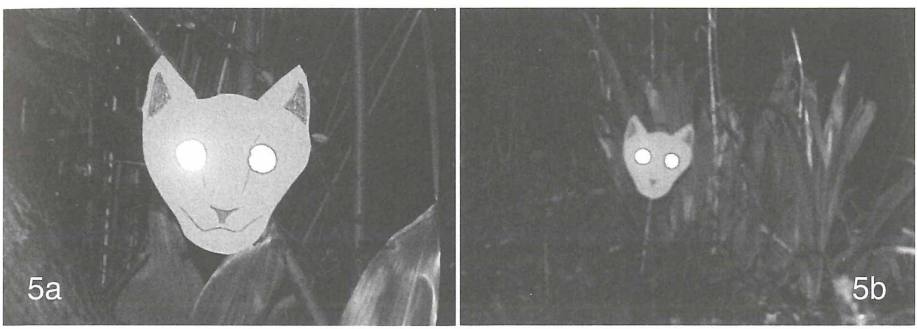


Abb.5. Versuch zur Erzeugung des Eindrucks von 'leuchtenden Augen' mittels Reflexion: durch Anstrahlen von zwei in Augenabstand befestigten goldfarbenen Blechscheibchen auf Papp-Attrappe. Blitzlicht.
Fig.5. Experiment to produce the effect of 'eyeshine': by floodlighting of two gold-coloured tiny disks of tin sheet attached to a cardboard dummy at interocular distance. Flash of camera.

Bei SchwalmvögelnCaprimulgi lassen sich so Merkmale aus Morphologie und Verhalten als Komplex von Anpassungen an Dämmerungs- bzw. Nacht-Lebensweise verstehen (vgl. BÜHLER 1987): - relativ große Augen mit großer Linse und Reflexionsschicht, gutes Bewegungssehen, relativ große Mundspalte und samtig weiches Gefieder durch verlängerte Geißeln der Bogenstrahlen und dadurch ermöglichter „lautloser" Flug als morphologische Anpassungen (nach Angaben bei BENT 1940, BÜHLER 1970, FRANZ 1934, GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER 1980, HEINROTH 1909, SCHLEGEL 1969, SICK 1937, WALLS 1942);

- Anfliegen der Beute von unten gegen helleren Hintergrund, Kopplung von Aktivität und Brutzyklus an den Mondzyklus als Anpassungen im Verhalten (vgl. SCHLEGEL 1969, BRIGHAM & BARCLAY 1992, BRIGHAM et al. 1999, CRESSWELL 1996, JACKSON 1985, MILLS 1986, PERRINS & CRICK 1996, WYNNE-EDWARDS 1930; z. T. entgegenwirkende Einflüsse von Hanitat-Offenheit, Feindgefährdung oder breitenabhängiger Dämmerungsdauer, vgl. BRIGHAM & BARCLAY 1992, BRIGHAM et al. 1999, PERRINS & CRICK 1996).

Abb.6. Beispiele für 'Augenleuchten' bei anderen Wirbeltieren: a) Dachs *Meles meles,* b) Fuchs *Vulpes vulpes,* c) Rind *Bos taurus* d) Schaf *Ovis aries.*
Fig.6. Examples of 'eyeshine' in various vertebrates: a) European badger *Meles meles,* b) Red Fox *Vulpes vulpes,* c) cattle *Bos taurus,* d) sheep *Ovis aries.*

Danksagung. Für Hilfe und Kritik möchten wir insbesondere Dr. J. Hölzinger und W. Schmid danken.

## 5. Zusammenfassung

Beim Ziegenmelker *Caprimulgus e. europaeus* tritt 'Augenleuchten' auf: die Vögel zeigen im Auflicht (Blitzlicht einer Kamera, Anstrahlen mit Lampe) 'leuchtende Augen' von z.T. intensiv golden-rötlicher Farbe, was allerdings nur aus bestimmtem Blickwinkel erkennbar wird („Aufleuchten" der Augen beim „Herschauen" des Vogels) (Abb.1, Abb.2).
Das 'Augenleuchten' ist auch von anderen Schwalmvogel-Arten (Caprimulgi) bekannt, kommt aber offenbar nur in wenigen weiteren Vogel-Gruppen vor (wenige Eulen Striges, Strauß *Struthio*; s. Tab.1). Es kommt durch eine hinter der Netzhaut liegende Reflexionsschicht, 'Tapetum lucidum', zustande (Abb.3, Abb.4, vgl. Abb.5), die das Sehvermögen bei geringer Helligkeit verbessern hilft und die für mehrere Nachtschwalben-Arten belegt und demnach auch für *C. europaeus* anzunehmen ist.
Auch von anderen Wirbeltier-Gruppen sind 'Augenleuchten' und 'Tapetum lucidum' bekannt (Abb.6), wobei die Reflexionsschicht verschiedene Teile der Augenwand (Choroidea, Pigmentepithel der Retina) umfassen und verschieden aufgebaut sein kann (Fibrillen-, Lamellen-Schicht mit kristallinen Einlagerungen). Daher dürfte ein 'Tapetum lucidum' - als Anpassung an Sehen bei geringen Helligkeiten - in der Stammesgeschichte mehrfach unabhängig entstanden sein. Bei Schwalmvögeln (Caprimulgi) lassen sich als Anpassungen an Dämmerungs- bzw. Nacht-Lebensweise sowohl morphologische Merkmale (große Augen, große Pupille und Reflexionsschicht, große Mundspalte, samtig-weiches Gefieder, „lautloser" Flug) wie Verhaltens-Merkmale (Beute-Anflug gegen helleren Hintergrund, Schwankung bzw. Kopplung von Aktivität und Brüten mit dem Mondzyklus) verstehen.

## 6. Literatur

ABELSDORFF, G. (1898): Physiologische Beobachtungen am Auge der Krokodile. Archiv Anat.Physiol., Physiol.Abt.: 155-167.
BENT, A.C. (1940): Life histories of North American cuckoos, goatsuckers, hummingbirds and their allies. Orders Psittaciformes, Cuculiformes, Trogoniformes, Coraciiformes, Caprimulgiformes and Micropodiformes. Smiths.Institut. U.S.Nat.Mus. Bull.176: 1-506. – BERGTOLD, W.H. (1916): Eye Shine in Birds. Auk 33: 81. – BERRY, R. & C.J. BIBBY (1981): A breeding study of Nightjars. Brit.Birds 74: 161-169. – BRIGHAM, R.M. & R.M.R. BARCLAY (1992): Lunar influence on foraging and nesting activity of Common Poorwills (*Phalaenoptilus nuttallii*). Auk 109: 315-320. – BRIGHAM, R.M., GUTSELL, R.C.A., WIACEK, R.S. & F. GEISER (1999): Foraging behaviour in relation to the lunar cycle by Australian Owlet-nightjars *Aegotheles cristatus*. Emu 99: 253-261. – BRÜCKE, E. (1844): Ueber die physiologische Bedeutung der stabförmigen Körper und der Zwillingszapfen in den Augen der Wirbelthiere. Archiv Anat.Physiol.wiss.Med. pp.444-451. – BRÜCKE, E. (1845): Anatomische Untersuchungen über die sogenannten leuchtenden Augen bei den Wirbelthieren. Archiv Anat.Physiol.wiss.Med. pp.387-406. – BÜHLER, P. (1970): Schädelmorphologie und Kiefermechanik der Caprimulgidae (Aves). Z.Morph.Tiere 66: 337-399. – BÜHLER, P. (1987): Zur Strategie des Beutefangs der Nachtschwalben (Caprimulgidae). J.Ornithol.128: 488-491. – BURTON, J.A., ed. (1984): Owls of the world. Their evolution, structure and ecology. Revised edition. Glasgow (Eurobook, P.Lowe), 208 pp.

CAMPBELL, B. (1974): The Dictionary of Birds in Colour. London (M.Joseph), 352 pp. – CLEERE, N. & D. NURNEY (1998): Nightjars. A guide to the Nightjars, Nighthawks and their relatives. Mountfield (Pica Press), New Haven and London (Yale Univ.Press), 317 pp. – CRAMP, S. ed. (1985): Handbook of the Birds of Europe, the Middle East, and North Africa. The Birds of the Western Palaearctic. Vol.IV Terns to Woodpeckers. Oxford (Oxford Univ.Press), 960 pp. – CRAWFORD, S.C. (1933): A survey of nocturnal vertebrates in the Kartabo region of British Guiana. J.Anim.Ecol.2: 282-288. – CRESSWELL, B. (1996): Nightjars - some aspects of their behaviour and conservation. Brit.Wildlife 7: 297-304.

FRANZ, V. (1907a): Bau des Eulenauges und Theorie des Teleskopauges. Biol.Centralbl.27: 271-278, 341-351. – FRANZ, V. (1907b): Zur Theorie des Teleskopauges. Naturwiss.Rundschau 22: 417-419, 429-431. – FRANZ, V. (1909): Das Vogelauge. Zool.Jb.Anat.Ontog.Tiere 28: 73-282. – FRANZ, V. (1934): Vergleichende Anatomie des Wirbeltierauges. Pp.989-1292 in: L. BOLK, E. GÖPPERT, E. KALLIUS & W. LUBOSCH, Hrsg.: Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Bd.2,2. Kap.III Höhere Sinnesorgane. Berlin (Urban & Schwarzenberg), 1444 pp.

GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. & K. BAUER (1980/1994): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bd.9 Columbiformes - Piciformes. 2., durchges. Aufl. 1994. Wiesbaden (Aula), 1148 pp.

HAFFER, J., RUTSCHKE, E. & K. WUNDERLICH (2000): Erwin Stresemann (1889-1972) - Leben und Werk eines Pioniers der wissenschaftlichen Ornithologie. Acta Hist.Leopoldina 34: S. 67. – HEINROTH, O. (1909): Beobachtungen bei der Zucht des Ziegenmelkers (*Caprimulgus europaeus* L.). J.Ornithol.57: 56-83 (+ 4 Tf.). – HOLYOAK, D.T. (2001): Nightjars and their Allies. The Caprimulgiformes. Oxford (Oxford Univ.Press), 774 pp.

JACKSON, H.D. (1984): Finding and Trapping Nightjars. Bokmakierie 36: 86-89. – JACKSON, H.D. (1985): Aspects of the breeding biology of the Fierynecked Nightjar. Ostrich 56: 263-276.

LINDSAY JOHNSON, G. (1901): Contributions to the Comparative Anatomy of the Mammalian Eye, chiefly based on Ophthalmoscopic Examination. Phil.Trans.R.Soc.London, Ser.B 194: 1-82 + 30 pl.

MARTIN, G. (1990): Birds by Night. London (Poyser), 227 pp. – MAYR, G. (2002): Osteological evidence for paraphyly of the avian order Caprimulgiformes (nightjars and allies). J.Ornithol. 143: 82-92. – MEYER, D.B. (1977): The Avian Eye and its Adaptations. Pp.549-611 in: F. CRESCITELLI ed.: The Visual System in Vertebrates. Handbook of Sensory Physiology. Vol.VII/5. (H.J. AUTRUM, R. JUNG, W.R. LOEWENSTEIN, D.M. MACKAY, H.L. TEUBER, eds.). Berlin u. Heidelberg (Springer), 813 pp. – MEYER DE SCHAUENSEE, R., PHELPS, W.H. Jr. & G. TUDOR (1978): A Guide to the Birds of Venezuela. Princeton NJ (Princeton Univ.Press), 424 pp. – MILLS, A.M. (1986): The influence of moonlight on the behavior of goatsuckers (Caprimulgidae). Auk 103: 370-378. – MURR, E. (1928): Über die Entwicklung und den feineren Bau des Tapetum lucidum der Feliden. Z.Zellf.mikr.Anat.6: 315-336. NICOL, J.A.C. & H.J. ARNOTT (1974): Tapeta lucida in the eyes of goatsuckers (Caprimulgidae). Proc.R.Soc.London Ser.B.187: 349-352 (+ 3 pl.).

PERRINS, C.M. & H.Q.P. CRICK (1996): Influence of lunar cycle on laying dates of European Nightjars (*Caprimulgus europaeus*). Auk 113: 705-708. – PIRIE, A. (1966): The chemistry and structure of the tapetum lucidum in animals. Pp.57-68 in: GRAHAM-JONES, O. (edit.): Aspects of comparative ophthalmology. (Proc.Symp.Brit.Small Anim.Veter.Assoc.). Oxford (Pergamon Press), 341 pp.

RAND, A.L. & E.T. GILLIARD (1967): Handbook of New Guinea Birds. London (Weidenfeld and Nicolson), X pp. + 612 + 16 pp. – ROCHON-DUVIGNEAUD, A. (1943): Les yeux et la vision des Vertébrés. Paris (Masson et Cie.), 719 pp. – RODIECK, R.W. (1973): The Vertebrate Retina. Principles of Structure

and Function. San Francisco (Freeman), 1044 pp. – ROSS, E.S. (1965): Birds That „See" in the Dark With Their Ears. Nat.Geogr.Mag.127: 282-290.
SATTLER, H. (1876): Ueber den feineren Bau der Chorioidea des Menschen nebst Beiträgen zur pathologischen und vergleichenden Anatomie der Aderhaut. Archiv Ophthalm.22,2: 1-100. – SCHLEGEL, R. (1969): Der Ziegenmelker (*Caprimulgus europaeus* L.). Neue Brehm Bücherei Bd.406. Wittenberg Lutherstadt (Ziemsen), 80 pp. – SHIRAS, G. (1915): Nature's Transformation at Panama. Remarkable Changes in Faunal and Physical Conditions in the Gatun Lake Region. Nat.Geogr.Mag.28: 159-194. – SICK, H. (1937): Morphologisch-funktionelle Untersuchungen über die Feinstruktur der Vogelfeder. J.Ornithol.85: 206-372. – SILLMAN, A.J. (1973): Avian vision. Pp.349-387 in: FARNER, D.S., KING, J.R. & K.C. PARKES, eds.: Avian Biology. Vol.III. New York and London (Academic Press). – SLUD, P. (1964): The Birds of Costa Rica. Distribution and ecology. Bull.Am.Mus.Nat.Hist.128: 1-430.
VANDERWERF, E.A. (1988): Observations on the nesting of the Great Potoo *(Nyctibius grandis)* in central Venezuela. Condor 90: 948-950. – VAN ROSSEM, A.J. (1927): Eye shine in birds, with notes on the feeding habits of some goatsuckers. Condor 29: 25-28.
WALLS, G.L. (1942): The Vertebrate Eye and its Adaptive Radiation. Bull.Cranbrook Inst.Sci.19. Bloomfield Hills. Reprint 1963: New York (Hafner), 785 pp. – WEBER, H. & H. WEIDNER (1974): Grundriß der Insektenkunde. 5.Aufl. Stuttgart (G. Fischer), 640 pp. – WETMORE, A. (1926): Observations on the birds of Argentina, Paraguay, Uruguay, and Chile. Smiths.Institut. U.S.Nat.Mus. Bull.133: 1-448 + 20 pl. – WIGGLESWORTH, V.B. (1971): Das Leben der Insekten. Die Enzyklopädie der Natur Bd.7. Lausanne (Editions Rencontre) u. Wiesbaden (Löwit), 384 pp. – WYNNE-EDWARDS, V.C. (1930): On the waking-time of the Nightjar *(Caprimulgus e. europaeus)*. J.Exp.Biol.7: 241-247.

# ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Ökologie der Vögel. Verhalten Konstitution Umwelt

Jahr/Year: 2001

Band/Volume: 23

Autor(en)/Author(s): Schön Martin, Gallmayer Artur

Artikel/Article: Übet Augenleuchten und Tapétum lucidum beim Ziegenmelker Captimulgus europaeus 197-213