

Das Auge und die Sehweise des Mauerseglers Apus apus

Autor(en): **Brückner, Roland**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Tätigkeitsbericht der Naturforschenden Gesellschaft Baselland**

Band (Jahr): **36 (1990)**

PDF erstellt am: **30.07.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-676530>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Das Auge und die Sehweise des Mauerseglers *Apus apus*

Von ROLAND BRÜCKNER

Inhaltsverzeichnis

1 Einleitung	168
2 Das lebende Auge von aussen	170
3 Der bildbereitende Apparat	173
3.1 Hornhaut, Linse, Pupille	173
3.2 Akkommodation	174
4 Der Augenhintergrund	175
4.1 Ophthalmoskopisch	175
4.1.1 Fächer (Pecten)	175
4.1.2 Netzhaut	176
4.2 Histologisch	177
5 Öffnungswinkel, Gesichtsfeld, Fixierpunkt	179
6 Einfangen von Luftplankton	183
7 Stereopsis?	185
8 Die unterschiedlichen Funktionen der temporalen Netzhautperipherie und der Netzhautmitte	187
8.1 Die temporale Netzhautperipherie	187
8.2 Die Netzhautmitte	188
8.3 Die Konkurrenz der «Schaltungen»	191
8.3.1 Im Stillstand	191
8.3.2 Während der Sakkade und in der Fortbewegung	192
9 Die Sonderstellung des Mauerseglers	193
10 Literaturverzeichnis	195

Dem Andenken an Herrn Dr. h. c. EMIL WEITNAUER gewidmet.

1 Einleitung

Am Stammtisch-Abend der Naturforschenden Gesellschaft Baselland am 26. Januar 1990 berichtete ich in Kürze über Beobachtungen an den Augen lebender Mauersegler. Nachträglich entstand im Hörerkreis der Wunsch nach einer Publikation, dem ich hiermit nachkomme.

In *Abb. 1*, von EMIL WEITNAUER persönlich aufgenommen, befinden wir uns an einem Sommertag am Dorfrand von Oltingen, wo der Verstorbene mit «seinen» Mauerseglern lebte. Unter den Rufen der am Himmel dahin eilenden Seglergruppen klingen die Verse von HERMANN ALLMERS an, die JOHANNES BRAHMS 1877 in einer Melodie verherrlicht hat, die

Feldeinsamkeit

Ich ruhe still im hohen, grünen Gras
und sende lange meinen Blick nach oben,
von Grillen rings umschwirrt ohn Unterlass,
von Himmelsbläue wundersam umwoben.

Und schöne, weisse Wolken ziehn dahin
durchs tiefe Blau, wie schöne stille Träume; –
mir ist, als ob ich längst gestorben bin,
und ziehe selig mit durch ew'ge Räume.



Abb. 1: Eine in ferner Höhe jublierende Seglergruppe über der Landschaft von Oltingen, BL, Schweiz. Foto EMIL WEITNAUER.

1966, 1967, 1970 und nochmals 1983 durfte ich unter Führung von EMIL WEITNAUER die Mauerseglerkolonie im Schulhaus- und im Kirchendach von Oltingen besuchen und acht ausgewachsene sowie zwei erst 2½-3 Wochen alte Jungvögel im Vorraum des Kircheneingangs untersuchen. Herr WEITNAUER hielt je einen Vogel in der Hand, ich beobachtete mit dreifach vergrößernder Binokularlupe und mit dem elektrischen Ophthalmoskop. Meine damals noch jungen Söhne, Markus und Ulrich, halfen beim Photographieren und beim Ausmessen der Gesichtsfelder. Frau SABINE BOUSANI-BAUR danke ich für die Ausführung der in dieser Mitteilung vorgelegten Zeichnungen.

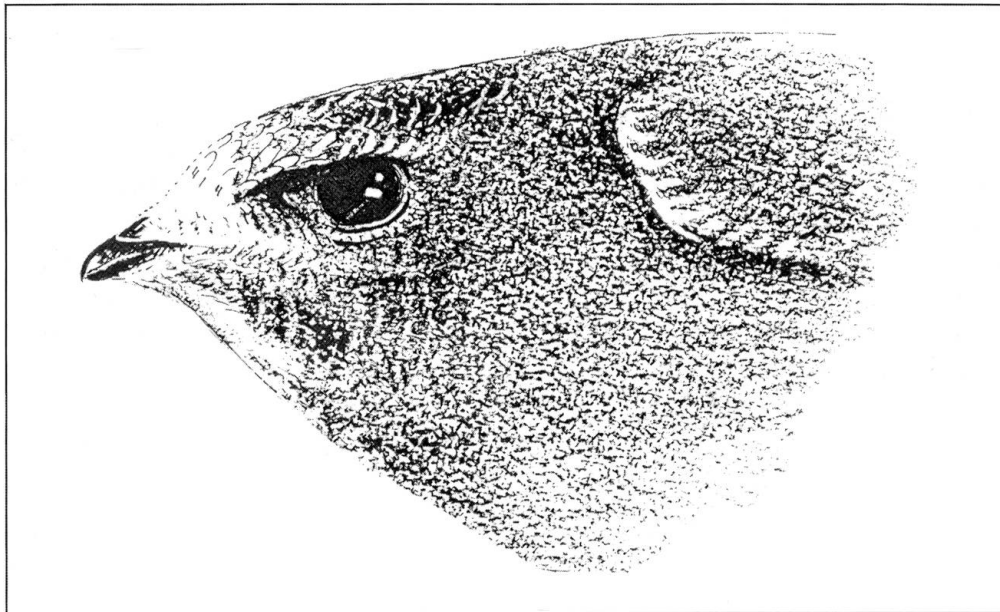


Abb. 2: Porträt eines ausgewachsenen Jungvogels von der Seite.



Abb. 3: Ausgewachsener Jungvogel; Ansicht schräg von hinten; siehe Text.

2 Das lebende Auge von aussen

Abb. 2 zeigt das Porträt eines ausgewachsenen Jungvogels von der Seite; man beachte u. a. die Augenbraue. In Abb. 3, schräg von hinten, kommt der mächtige *Federwall*, ein «Windbrecher» vor dem Auge zur Darstellung (vermutlich eine Eigenart aller «echten» Segler (Unterfamilie *Apodidae*), gemeldet auch beim brasilianischen Halsbandsegler (*Streptoprocne*; Unterfamilie *Chaeturinae*; MEISE 1969). Bei längerer Beobachtung wird der Vogel schläfrig (Abb. 4). Abb. 5 habe ich an einem 28 Tage alten Jungvogel gezeichnet.

Der Lidrand des Seglerjungens sieht feucht aus, desgleichen die Hornhaut. Tränenflüssigkeit wird also produziert. Nach den Tränenpunkten haben wir nicht gesucht; bestimmt sind solche vorhanden. Ober- und Unterlidrand verlaufen fast genau horizontal, zueinander parallel (Abb. 5a). Hier schliesst der Vogel die Lidspalte von unten nach oben (Abb. 5b); auch das Umgekehrte kommt vor; der Vogel kann auch die geschlossene Lidspalte langsam hinauf und hinunter bewegen. Das Lidgewebe ist dünn. Durch das Lid hindurch sieht man die Form des Auges durchmodelliert. Es *fehlte* ein regel-



Abb. 4: Dieser Vogel ist während der Augenuntersuchung schläfrig geworden; siehe Text.

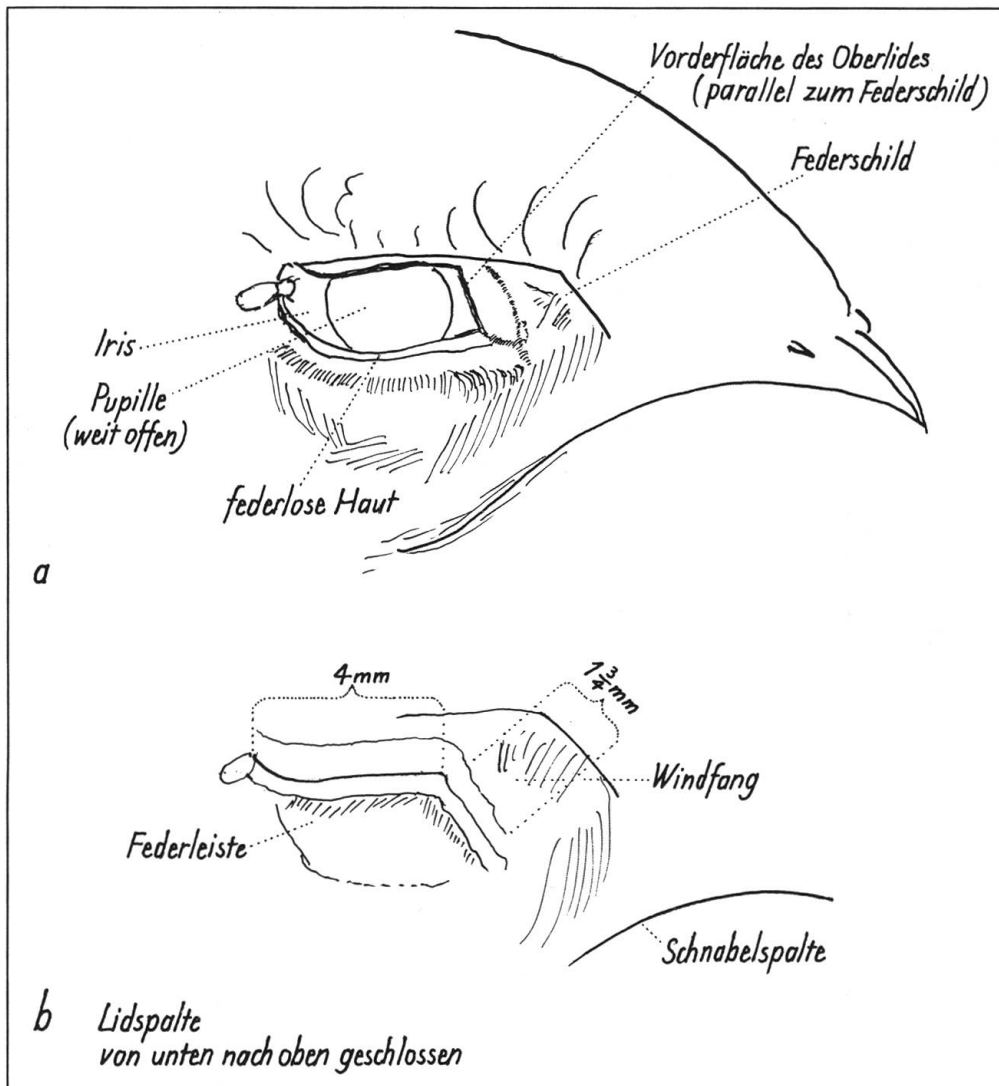


Abb. 5: Zeichnung mit 3,5fach vergrößernder Binokularlupe. 28 Tage alter Jungvogel (25.7.70).

- a) Lider offen; am äusseren Lidwinkel ein Flüssigkeit saugender Federling (*Dennyus truncatus*).
- b) Lidspalte von unten nach oben geschlossen; der Kopf des Federlings ist eingeklemmt; siehe Text.

mässiger *Lidschlag*. Im Film von BROMHALL (1980) sieht man vereinzelt einen Lidschluss beim Altvogel während der Futterübergabe in den weitgeöffneten Schnabel des Jungen.

Während unserer insgesamt mehrstündigen Beobachtungen bemerkten wir auch *keine* einzige *Nickhautbewegung*. Die periodische Nickhautbewegung bildet bei vielen Vögeln einen Ersatz für den Lidschlag. In Abb. 15 des Buches von LACK (1973) hat in einer kühlen Nacht im Nistkasten ein Segler

die Nickhaut vorgezogen; in Kämpfen um den Besitz einer Wohnung ziehen die Streitenden in Pausen, in denen sie erschöpft nebeneinander ruhen, die Nickhäute vor. Es wurde vermutet, Vögel würden in grossen Höhen zum Schutz gegen Wind und Licht mit vorgezogener Nickhaut fliegen. Vogel-nickhäute enthalten aber nur ausnahmsweise ein zentrales durchsichtiges «Fenster» (Tauchenten, ISCHREYT 1912; Flamingo, DAICKER 1988). Oft sind die Nickhäute opak wie Milchglas oder noch undurchsichtiger – so auch beim Mauersegler. Wahrscheinlich wird die Nickhaut im Flug – zur Befeuchtung und Temperaturregulierung der Hornhaut – periodisch rasch vor- und zurückbewegt. Ob dies an einem fliegenden Vogel je beobachtet wurde, ist mir nicht bekannt.

Unser Vogel in *Abb. 5* zeigte minimale ruckweise Augenbewegungen von 1–1,5 mm Umfang. Konvergenzbewegungen hat OEHME (1962) beobachtet.

Parasiten (siehe auch BÜTTIKER 1944): Am äusseren Lidwinkel (*Abb. 5*) saugt ein Federling (*Dennyus truncatus*) Augenflüssigkeit. Beim Lidschluss wird sein Kopf eingeklemmt. Wir sahen auch die winzigen Milben (*Dermanyusssus hirundinis*) zu den Ohr- und Nasenöffnungen emsig hinein- und herauskrabbeln. Und von den vergleichsweise riesigen, grünlich gefärbten Lausfliegen (*Craterina pallida* LATR.) rannten bei jedem Vogel unter der Federdecke ein oder mehrere Exemplare hin und her. Wir haben einen Jungvogel mit der Brust an unser Ohr gehalten und den vollen Ton des Herzschlags gezählt: ca. 380 Schläge/min. (dabei war der Vogel sicherlich erregt und die Schlagfrequenz erhöht), bei ca. 120 Atemzügen/min. Eine Lausfliege stieg dabei auf den Menschen über; sie flüchtete tags darauf über Markus' Schreibtisch.

In seiner Ernährung ist der Segler auf *Luftplankton absolut* spezialisiert. Parasiten im Nest, die er bei der hervorragenden Beweglichkeit seines Halses leicht erreichen könnte, ignoriert er.

«Plankton» bezeichnet die Millionen winziger pflanzlicher und tierischer *im Meer schwender* Lebewesen. Unter «Luft»-plankton versteht man Kleinlebewesen, in der Mehrzahl kleine Insekten und Spinnen, die vom Luftstrom erfasst, sogar in grosse Höhen gelangen und weite Strecken zurücklegen können.

Nachtrag bei der Drucklegung:

Lidschlag, Atemfrequenz, Sakkaden: Vor Jahren hat mein Sohn Ulrich im Estrichfenster unseres Hauses übereinander 3 Mauerseglernistkästen eingebaut, die regelmässig bewohnt sind. Die Innenwand bilden eine herausnehmbare Glasscheibe und eine kleine Holzflügeltür. Wenn man diese zu einer schmalen Spalte öffnet, kann man die Vögel im obersten Kasten beobachten, ohne zu stören.

Zwischen dem 21. und 25. 7. 90 (letzter Tag vor dem endgültigen Verlassen des Nestes) zeigten die beiden flüggen Jungvögel:

a) einen fast blitzschnellen *Lidschlag* mit dem Oberlid wie der Mensch, ein- bis zweimal in der Minute, manchmal häufiger;

b) ein langsames tonisches Aufwärtssteigen des Unterlides; beim «Dösen» kam das Oberlid – dann ebenfalls langsam – dem Unterlid entgegen, entsprechend *Abb. 4*. Das Unterlid stieg auch bis zum völligen Lidschluss von unten nach oben; beim häufigen Kratzen (Parasiten) mit dem Schnabel auf der Brust vorne und unter dem Flügel bedeckte oft das Unterlid die Lidspalte vollständig (gelegentlich beschnäbelten die beiden Jungvögel einander gegenseitig am Hals).

c) Die Lidbewegungen geschahen *einseitig*; manchmal rechts und links in kurzem Intervall nacheinander, manchmal «fast gleichzeitig» und doch *nacheinander*, also nicht konjugiert.

d) Bei Anregung der Aufmerksamkeit, z. B. durch die lockenden Altvögel von draussen, standen unmittelbar beide Lidspalten maximal offen.

e) Bewegungen der Nickhaut kamen während der Beobachtungsdauer von ca. 1½ Stunden nicht vor.

f) Die *Atembewegungen* kann man sehen: Ich zählte bei einem Vogel mit Stoppuhr pro Minute am 23.7.90, 08.15 h: 32, 60, 60, 51, 49, Mittel 50,4; am 24.7.90, 08.00 h: 103, 72, 61, 42, 72, Mittel 70; am 25.7.90, 06.40 h: 37, 37, 31, Mittel 35. Stark wechselte nicht nur die Frequenz, sondern auch die Tiefe der Atemzüge; zeitweilig waren die Bewegungen minimal. Herr Leo Jenni, der das Manuskript durchgesehen hat, hat gewiss richtig vermutet, dass die hohe Zahl von 120 Atemzügen/min – am Ohr akustisch gemessen – durch die Erregung des Vogels bedingt gewesen sind.

g) Die *Sakkaden* des zum Flugloch emporgereckten Kopfes, an der Bewegung der Schnabelspitze geschätzt, massen ca. 5 bis 15 mm. Gefühlsmässig waren sie weniger schnell als z. B. bei Drosseln und Meisen. Die Sakkade endete auch nicht mit einem absoluten Stillstand. «Ermüdet» im langen Verharren vor dem Flugloch – am 21.7. fanden beide Vögel bei bestem Flugwetter erst um 11.40 h den «Elan», um nacheinander auszufliegen – sank der Kopf langsam ab, manchmal bis zur Berührung des Schnabels mit dem Boden. Man kann argumentieren, die absolute Fixation von Auge und Kopf im Raum sei «natürlicher Weise» aus dem Verhalten des Mauerseglers eliminiert (siehe unten 8.3.1 und 8.3.2).

3 Der bildbereitende Apparat

3.1 Hornhaut, Linse, Pupille

Bei sehr starker Belichtung (BROMHALL 1980) und weiter Pupille zeigen normale Tierlinsen eine schwache Opaleszenz, eine Art von Tyndalleffekt, und so auch die Linse des Mauerseglers. Leuchtet man mit dem Ophthalmoskop ins Seglerauge, so erscheinen Hornhaut, Vorderkammer, Linse und Glaskörper glasklar.

Die Seglerhornhaut ist gross, stark gewölbt und sehr dünn. Sie füllt die Lidspalte aus; von der Sklera ist äusserlich nichts zu sehen. Die Seglerlinse ist ebenfalls gross; der Ringwulst der Linse übertrifft verhältnismässig die Ringwulstbildungen fast aller anderen Vögel, nach SCHÄTZLE (1973) ein Merkmal guter Flieger.

RABL (1900) fand die Form der Linse von *Apus apus* «vom gewöhnlichen Typus der Wirbeltierlinse *am weitesten entfernt*». Vordere und hintere Oberfläche sind nahezu plan, und sie stehen nicht parallel, sondern schief zueinander. Leider gibt RABL nicht an, ob das Linsenvolumen temporal oder nasal dicker bzw. dünner war. Etwas weniger extrem sah er die gleiche Besonderheit bei Schwalben (!).

Die Iris ist braun. Sowohl während der Beobachtung mit der Lupe als auch beim Ophthalmoskopieren war die Pupille ununterbrochen weit. Der Vogel zeigte auch keinerlei Abwehr. BROMHALL (1980), der bei Filmaufnahmen am Nest Seglerjunge und Altvögel stundenlang mit einer 750-Watt-Lampe belichtete, machte dieselbe Feststellung. Es scheint sich um eine Anpassung der Netzhaut an das helle Tages- und Sonnenlicht zu handeln. Bei Lidschluss verengerte sich die Pupille ein wenig; bei Wiederöffnung der Lidspalte wurde sie etwas weiter (vgl. Schlafmiosis beim Menschen).

3.2 Akkommodation

Bei 2½–3 Wochen alten Jungvögeln bestimmte ich ophthalmoskopisch die Refraktion zu +2,0 dpt. Ausgewachsene Jungvögel waren in allen Bereichen der Netzhaut – also zentral und peripher – emmetrop (rechtssichtig). Aufgrund histologischer Studien von SCHÄTZLE (1973) akkommodiert *Apus apus* (wie viele andere Vögel auch) zur Hauptsache mit der Hornhaut. Der quergestreifte Crampton'sche Muskel ziehe im Kreis herum die Basis der Hornhaut mehr oder weniger ein, wobei die Hornhautwölbung zu- oder abnehme. Die Linse wirke bei der Akkommodation nur unbedeutend mit; der Sphincter iridis drücke den vorderen Linsenpol sehr wenig aus der Pupillenöffnung hervor.

Ähnlich verläuft die Akkommodation beim Hausspatz *Passer domesticus* (SLONAKER 1918); während beim Kormoran (*Phalacrocorax carbo*) der quergestreifte Sphincter pupillae den vorderen Pol der besonders weichen Linse erheblich durch die Pupille nach vorn herausdrückt (HESS 1910).

4 Der Augenhintergrund

4.1 Ophthalmoskopisch

4.1.1 Fächer (Pecten)

Leuchtet man mit dem Ophthalmoskop aus 20 oder 10 cm Distanz ein lebendes Vogelauge an, so ist der Reflex aus der Pupille nicht rot oder rosa wie beim Menschen, nicht grün, blaugrün oder gelb wie bei Katze oder Hund, auch nicht orange oder rot oder so herrlich himmelblau wie bei manchen Pferden und beim Zebra, sondern fahl rosagrau (Vögel haben kein Tapetum – mit Ausnahme [?] einiger Dämmerungsvögel [Triel, *Burhinus bistriatus*; und Nachtschwalben, deren Augen in der Nacht im Gegenlicht leuchten; VAN ROSSEM, 1927]); und dann ist zur Überraschung plötzlich die Pupille schwarz verdunkelt; «etwas» kommt innen im Auge in den Weg; es ist der sogenannte Fächer, den mit Ausnahme des Kiwi (*Apteryx*), einem flugunfähigen Nachtvogel, der sich vorwiegend geruchlich orientiert, alle Vögel besitzen.

Der Fächer, mit dem Fremdwort Pecten (Kamm) genannt, ist ein Gebilde, das der Stirnfläche des Sehnervs innen im Auge aufsitzt und plastisch in den Glaskörper vorragt. Oft erhält man den Eindruck, er berühre beinahe die Linse; er befindet sich etwas unterhalb und nasal der Pupillenachse. Schaut man von oben temporal ins Auge, fällt man darauf. Die Struktur, die man Sehnervenpapille nennen würde, ist beim Vogel durch den Fächer verdeckt (siehe *Abb. 6*). Seine Oberfläche ist von einem dunkelbraun-schwarzen Epithel bedeckt und in regelmässige kammartige Berge und Täler erster, zweiter und dritter Ordnung allerfeinst gefurcht; innerlich ist er mit Blutkapillaren so dicht ausgefüllt, dass er nach Art eines Tauchsieders wärmend oder kühlend die Temperatur im Auge regulieren hilft. Weiter wird ihm eine dem Ciliarkörper ähnliche Funktion zugeschrieben: Nachlieferung von Kammer- und Glaskörperwasser, notwendig, um die Form des Augapfels zu gewährleisten. Sicherlich ist der Fächer auch am Stoffwechsel der gefässlosen Netzhaut beteiligt.

Nähern wir uns mit dem Ophthalmoskop dem Mauerseglerauge auf 5 – 3 – 2 cm mit der Linse +10 dpt in der Recossscheibe des Ophthalmoskops, sehen wir die vordere Oberfläche des Pecten scharf. An seiner oberen, schräg temporalwärts gerichteten Spitze schimmern durch die hier weissliche glasige Epithelschicht Blutgefässe durch. In Richtung nach nasal unten erscheint die Pectenoberfläche wie spiralig gedreht und in der Nähe des unteren Gesichtsfeldrandes die Bräune mehr rötlich wegen Durchschimmerns von Blutgefässen (Feststellung vom 25.7.67). Wir drehen die Recossscheibe schrittweise auf Null und klettern auf diese Weise von der Kuppe des Pecten auf den «Boden», d. h. auf die Oberfläche der Netzhaut hinunter, die nun scharf eingestellt ist. Zu beiden Seiten des Pecten ist der Augenhintergrund fast weiss. Bei einem Tier (25.7.67) sah ich am oberen Ende des Pectenfusses feinste rötliche Schlänglein, wahrscheinlich Blutkapillaren. Das Pecten ist ungefähr 45° gegen die Horizontale geneigt. Hinter ihm, senkrecht

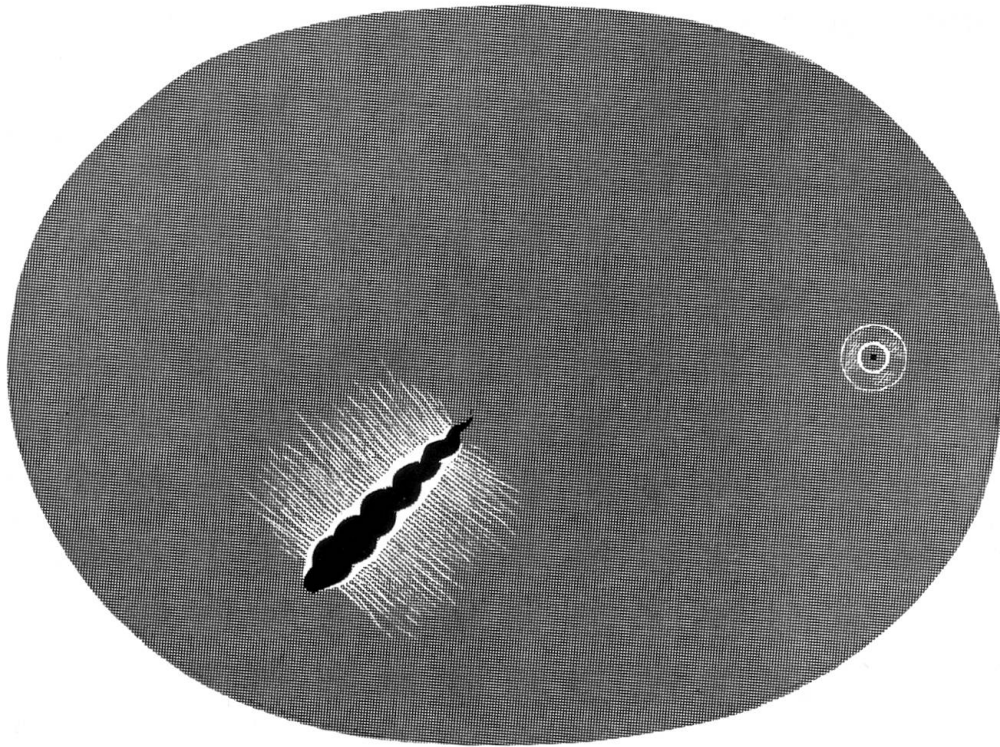


Abb. 6: Linker Augenhintergrund von *Apus apus*, halbschematisch, aus zwei nach dem Leben gezeichneten Skizzen kombiniert; siehe den Text.

zu seiner «Schräge» strahlen die weisslichen Nervenfasern aus, – d. h. nach oben nasal bzw. unten temporal. Um das temporale (obere) Ende des Pecten herum streben die Nervenfasern radiär auseinander. Gegen die Peripherie werden sie unsichtbar (*Abb. 6*).

4.1.2 Netzhaut

Die Grundfarbe der Netzhaut des Mauerseglers ist hell-schiefergrau-blau. Bei den verschiedenen Individuen immer wiederkehrend, sahen wir auf dem blauen Grunde, regelmässig locker verstreut, feinste goldene Pünktchen. In der nasalen Peripherie wird die Netzhaut so dünn, dass hier Aderhautgefässe von hellkarmin- bis ziegelroter Farbe in parallel laufenden Mustern zutage treten. In der temporalen Peripherie zeigen sich Unregelmässigkeiten: Die hier bläulich-grünliche Grundfarbe ist stellenweise heller und dunkler (in *Abb. 6* nicht ausgeführt).

In dieser Gegend, in grünlich-schiefergrauer Umgebung, finden wir die «einzig» *Fovea*. Ihre Mitte ist durch einen dunklen, grünlich-schwärzlichen nicht auffälligen Punkt gekennzeichnet; manchmal ist dieser Punkt an etwas dunklerer Farbe nur zu erahnen. Um diesen herum entdeckt man einen sehr

schmalen, zartblau schillernden Kreis. Dieses Interferenzfarbenschiellern läuft bei sachtem Hin- und Herbewegen des Lichtbündels rechts oder links im Kreis herum. Beim 40 Tage alten Vogel mit der Ringnummer 80 918 (25.7.70) sowie auch bei einem andern 40 Tage alten Jungen (25.7.67) konnte ich in geringem Abstand und konzentrisch zum ersten Kreis noch einen zweiten, etwas breiteren flachen Ring zum Schillern bringen, wie in der *Abb. 6* angedeutet. Die *ideale* Form des kleinen Kreises, die zarten irisierenden Farbenspiele, die goldenen Sternchen auf dem bläulichen Grund – sind ein grosses Erlebnis.

4.2 Histologisch

Abb. 7 ist einer Darstellung von OEHME (1962) nachgezeichnet, die *einzig* laterale Fovea in einem Seglerauge. OEHME hat entsprechend *Abb. 8* aus der Fovea (f) und aus weiteren Stellen fixierter Seglernetzhäute (t, c, n, v, d) je 2×2 mm messende Gewebestückchen entnommen und in Flachschnitten die Sehelemente gezählt; siehe *Tab. 1*. Ausgehend von der Fovea fällt der enorme Zapfenreichtum im horizontalen Meridian (f, t, c) auf, aber auch weiter nasal (n), und unten (v) beträgt der Zapfenanteil noch immer 88%, nur oben (d) sinkt der Zapfengehalt auf 72% und steigt der Stäbchenanteil auf 28% – letzteres von Bedeutung für den Flug in der Nacht. Aus Kol. 5 und 6 der

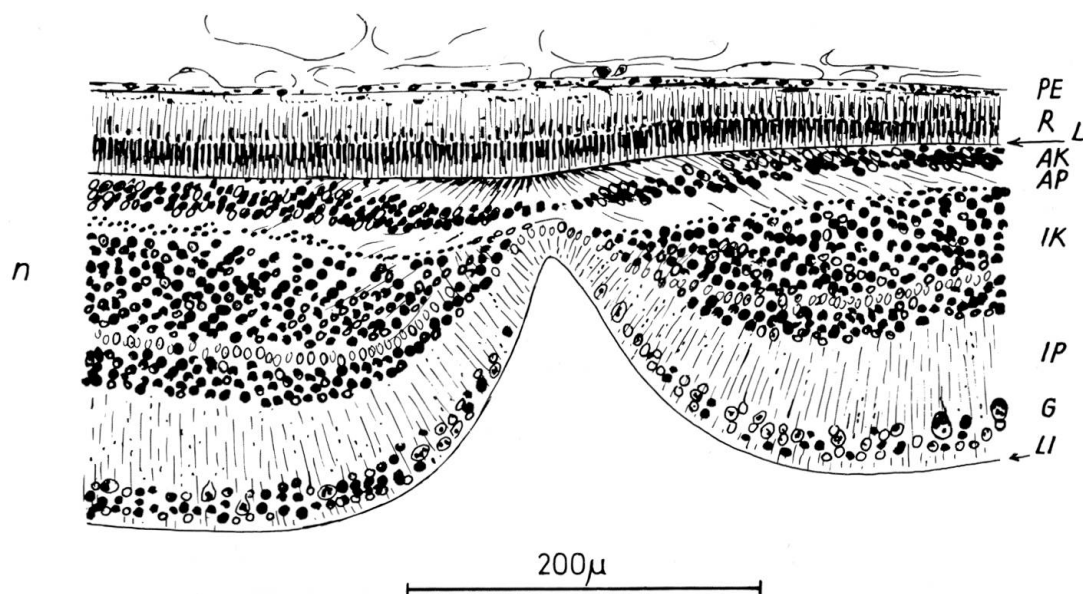


Abb. 7: Die einzige temporale Fovea in einer linken Netzhaut von *Apus*; siehe Text (nach OEHME 1962).

PE = Pigmentepithel; R = Rezeptoren (Zapfen; Stäbchen fehlen hier); L = Membrana limitans externa; AK = Äussere Körnerschicht; AP = Äussere plexiforme Schicht; IK = Innere Körnerschicht; IP = Innere plexiforme Schicht; G = Ganglienzellschicht; LI = Membrana limitans interna.

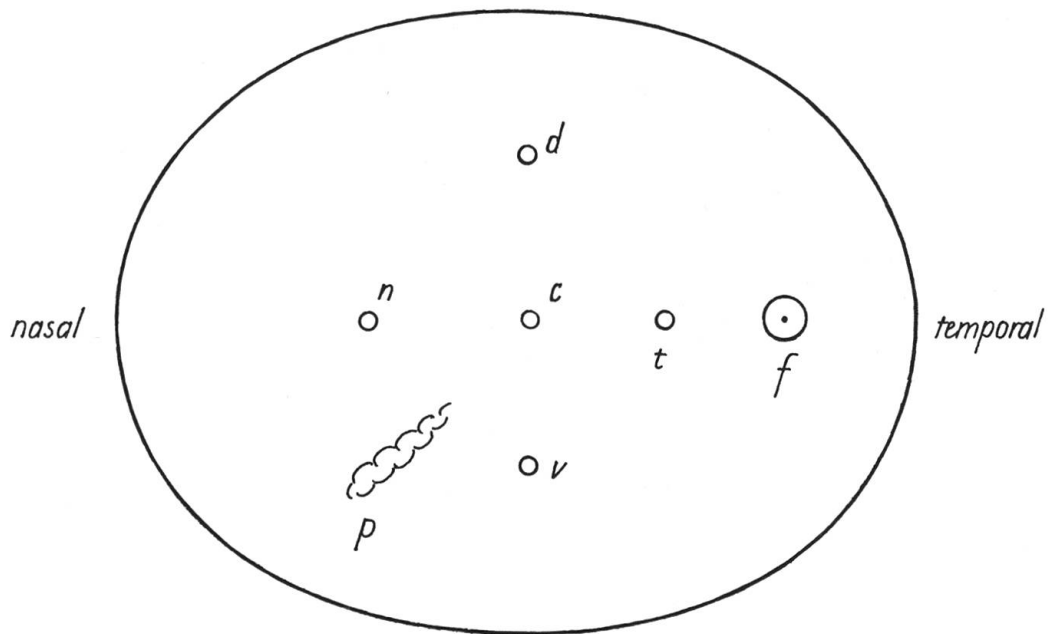


Abb. 8: Äquatorial aufgeschnittenes linkes Seglerauge. Die Buchstaben f (Fovea), t, c, n, d und v geben die Entnahmestellen der Gewebeproben an. p = Pecten (Fächer); nach OEHME 1962; siehe den Text.

Tabelle könnte man entnehmen, ein Foveazapfen vermöge über 20 Zwischenzellen schliesslich 2–3 Ganglienzellen in Aktion zu versetzen («negative» Summation). Die temporale Fovea des Seglers hat dieselbe hohe Qualität, wie sie OEHME (1962) für die zentralen Foveae von Star (*Sturnus vulgaris*) und Amsel (*Turdus merula*) angibt, deren Sinneszellen er auf gleiche Weise gezählt hat.

Von den Fischen, Amphibien und Reptilien «überliefert» findet man bei Tagvögeln an der Basis des Aussengliedes der Zapfen, im peripheren Ende des Innengliedes gefärbte Ölkügelchen von verschiedener Grösse: gelbe, orange, rote, grünliche, auch farblose. Sie filtern bestimmte Bereiche aus dem Spektrum heraus. Bevorzugung der einen oder anderen Farbe und die regionale Verteilung der Kügelchen in der Netzhaut variieren von Art zu Art. Man versucht, sie aus der Lebensweise heraus zu verstehen (Frühaufsteher; Spätaufsteher; über dem Meer oder auf dem Land Lebende). Entsprechend der Feinheit seiner Zapfen besitzt der Mauersegler «kleine» Öltröpfchen, aber in grosser Zahl; sie erscheinen «bleich» (ROCHON-DUVIGNEAUD 1943; siehe dort weitere Einzelheiten zur Histologie).

Entsprechend der Stäbchenarmut sieht der Mauersegler in der Dämmerung nicht gut. Ein Jungvogel aus Herrn WEITNAUERS Kolonie, der um 22.00 Uhr erstmals ausgeflogen war, ging gezwungenermassen direkt auf den Zug nach Süden. Einem anderen Spätheimkehrer half Herr WEITNAUER mit der Taschenlampe sein Einflugloch zu finden.

Zapfen sind die Voraussetzung zur Unterscheidung von *Farben*. Soweit man es geprüft hat, sind Tagvögel farbenempfindlich, wahrscheinlich auch der Mauersegler; aber bei ihm dürfte es schwierig sein, dies zu verifizieren.

Tabelle 1: **Quantitative Verteilung der zellulären Elemente in der Segler-netzhaut (*Apus apus*) nach Oehme (1962)**

	1	2	3	4	5	6
Netzhaut- ort gem. Abb.8	Sehzellen pro mm ² in Tausend	Abstand zwischen 2 Zapfen (μ)	Zapfen %	Stäbchen %	Zahl der Sehzellen, die auf eine Ganglien- zelle entfallen	Zahl der Schaltzellen, die auf eine Sehzelle entfallen
f	296,1	197	100,0	-	0,4	7,9
t	117,9	-	99,0	1,0	3,8	3,6
c	113,5	-	97,2	2,8	4,3	3,6
n	59,1	-	88,6	11,4	4,3	3,1
v	59,1	-	88,6	11,4	4,3	3,1
d	72,2	-	71,9	28,1	6,3	2,9

5 Öffnungswinkel, Gesichtsfeld, Fixierpunkt

Zur ungefähren Bestimmung der Gesichtsfeldausseugrenzen eines lebenden Tierauges bedient man sich der Pupillenmethode (*Abb. 9*). Visiert man die *schwarze* Pupille von der Seite an, so kommt man an einen Grenzwinkel, aus welchem die Schwärze innerhalb des Pupillar-randes gerade noch erkennbar ist, und die bei weiterer Bewegung des Beobachters in die Peripherie dann unsichtbar wird, siehe *Abb. 9*. Auf diese Weise visiert man mehrmals im Kreis herum und misst jedes Mal den Winkel, die diese Visierlinien mit der Pupillenachse bilden. Jeder gemessene Winkel wird als Punkt auf entsprechend vorbereitetes Papier übertragen; die Verbindung der Punkte durch eine Linie entspricht den Aussengrenzen des Gesichtsfeldes. SCHNEIDER (1954) hat auf diese Weise das Gesichtsfeld einer Kröte bestimmt.

Statt an der «schwarzen» Pupille zu messen, kann man mit dem Ophthalmoskop die Pupille zum Aufleuchten bringen (Transillumination, siehe *Abb. 10* und *13*). Mit dem Ophthalmoskop im Anschlag misst man nun an der *erleuchteten* Pupille wiederum im Kreis herum die Grenzwinkel, in denen ins Seglerauge eingestrahktes Licht gerade noch zurückgeworfen wird. Die in den *Abb. 11* und *12* gezeichneten Winkel wurden, während der Durchleuchtungsakte von meinem Sohn Ulrich nach Augenmass in jeder Richtung aufgezeichnet und später von mir mit dem Transporteur ausgemessen. In Anbetracht der Ungenauigkeit der Methode betrachte man die *Abb. 11* und *12* als Näherungswerte der angegebenen Winkel.

Es ergibt sich (*Abb. 11*) *senkrecht nach unten* ein toter Winkel von 90°; *nach oben* endet der tote Winkel in 9 cm über dem Kopf. Aus dieser Distanz konnte ich beim Hin- und Herschwenken des Ophthalmoskopes in beiden Augen peripheres Pupillenleuchten erzeugen. Das monokulare Gesichtsfeld misst vertikal 135°. Die Gesichtsfelder beider Augen überlappen sich senkrecht über dem Kopf um je 5°. Gesamtes binokulares Feld *über dem Kopf* = 10°.

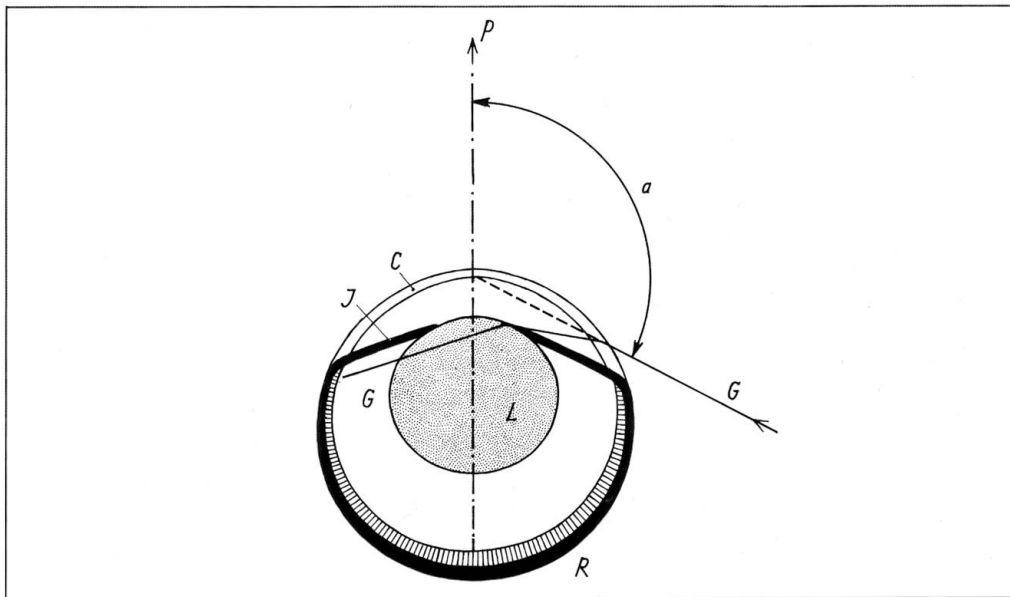


Abb. 9: Bestimmung der Gesichtsfeldausseugrenzen am lebenden Tier, hier einer Kröte; Beschreibung im Text.

P = Pupillenachse; L = Linse; G = Glaskörper; R = Retina; C = Cornea; J = Iris; G = Grenzstrahl, an dessen Stelle das Beobachteraue zu denken ist; α = Winkel, der der äussersten Gesichtsfeldperipherie entspricht. Nach D. SCHNEIDER (1954).

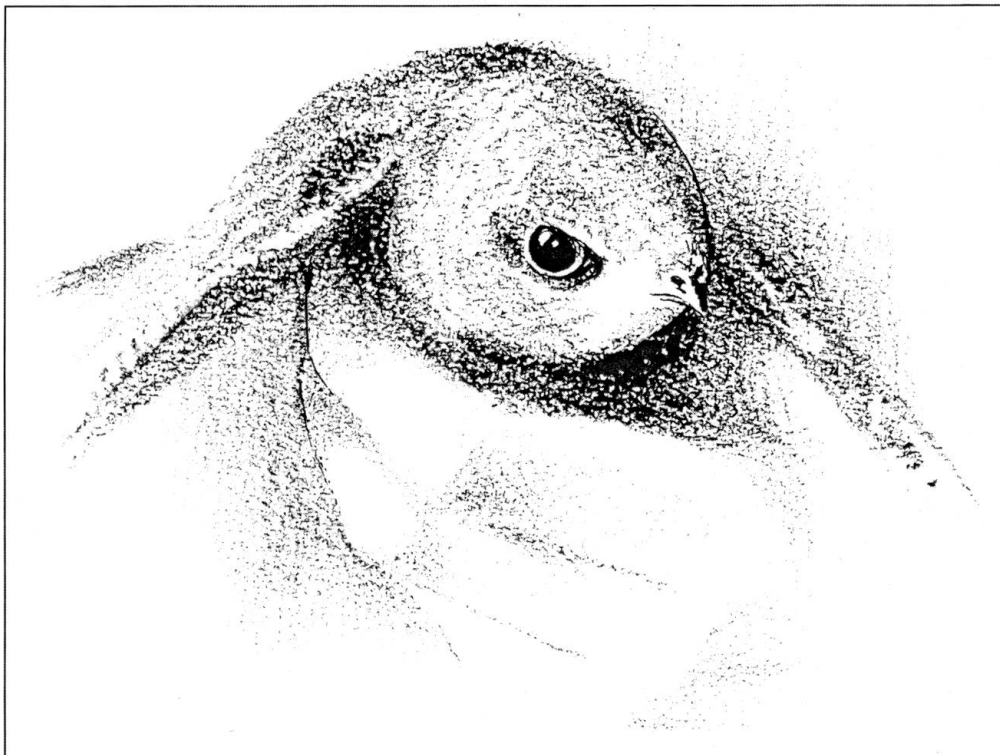


Abb. 10: Mauersegler in der Hand von Herrn WEITNAUER, zur Messung der Gesichtsfeldausseugrenzen bereit; siehe auch Abb. 13.

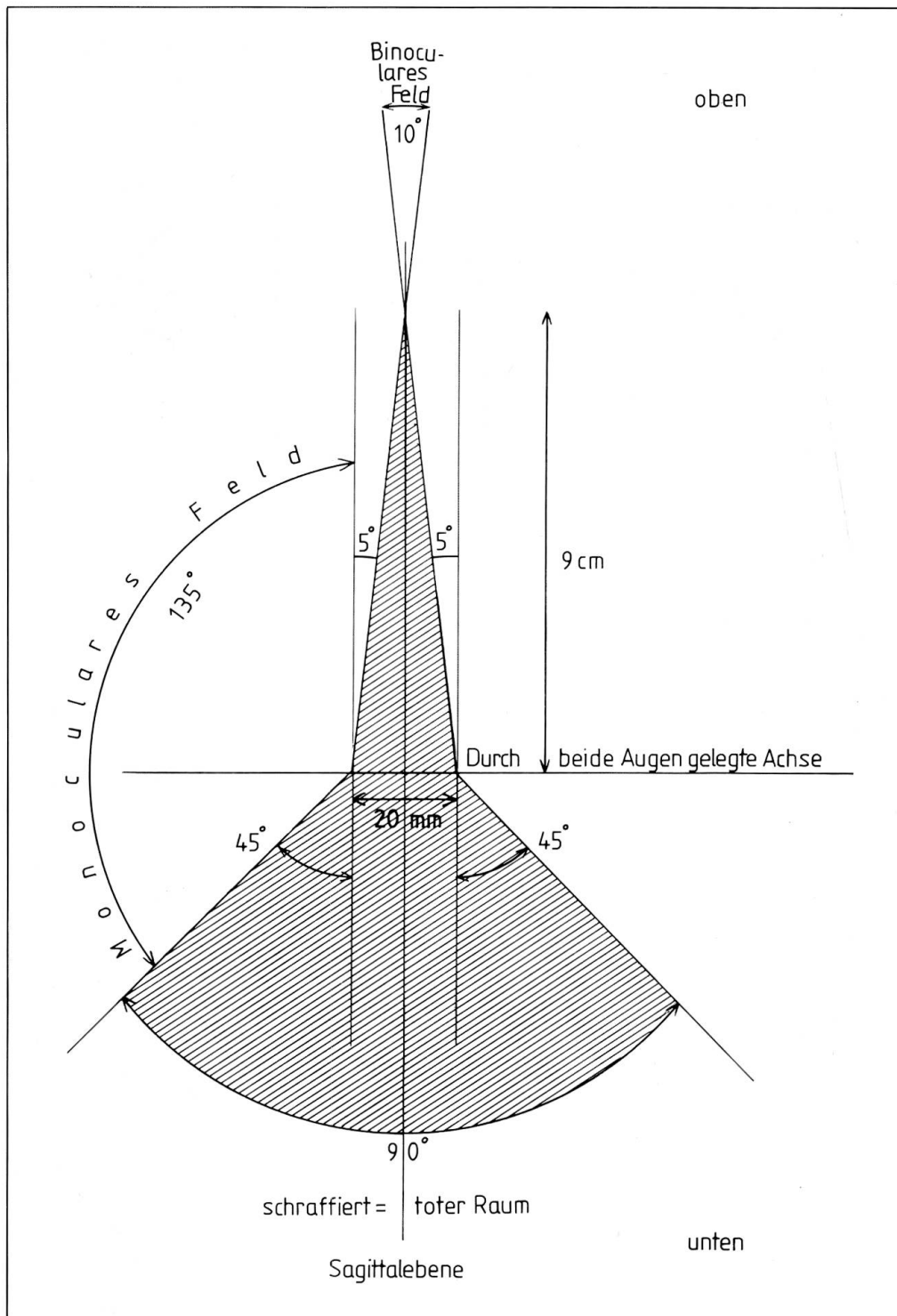


Abb. 11: Gesichtsfeld des Mauerseglers im vertikalen Umkreis; siehe Text.

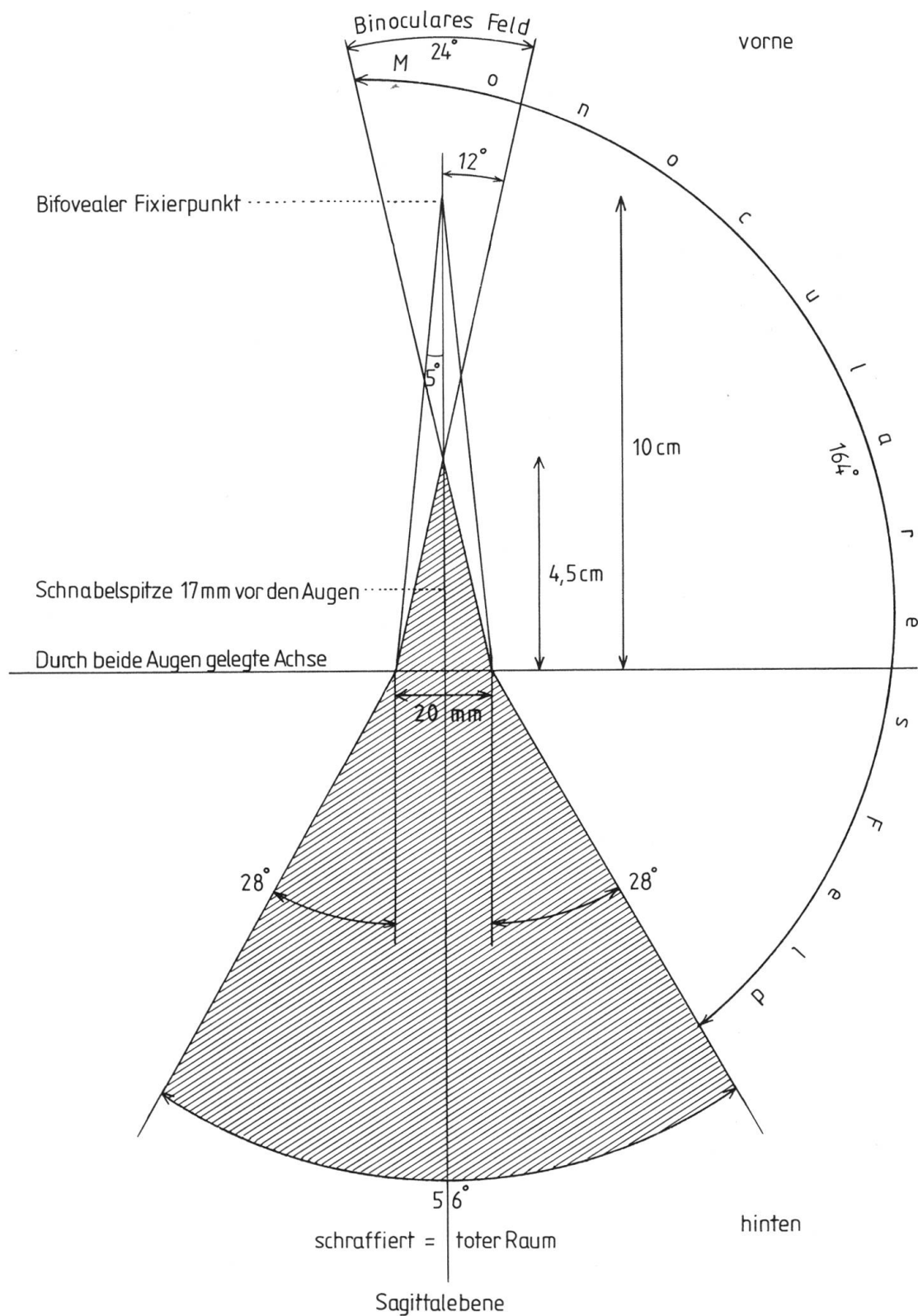


Abb. 12: Gesichtsfeld des Mauerseglers im horizontalen Umkreis; siehe Text.

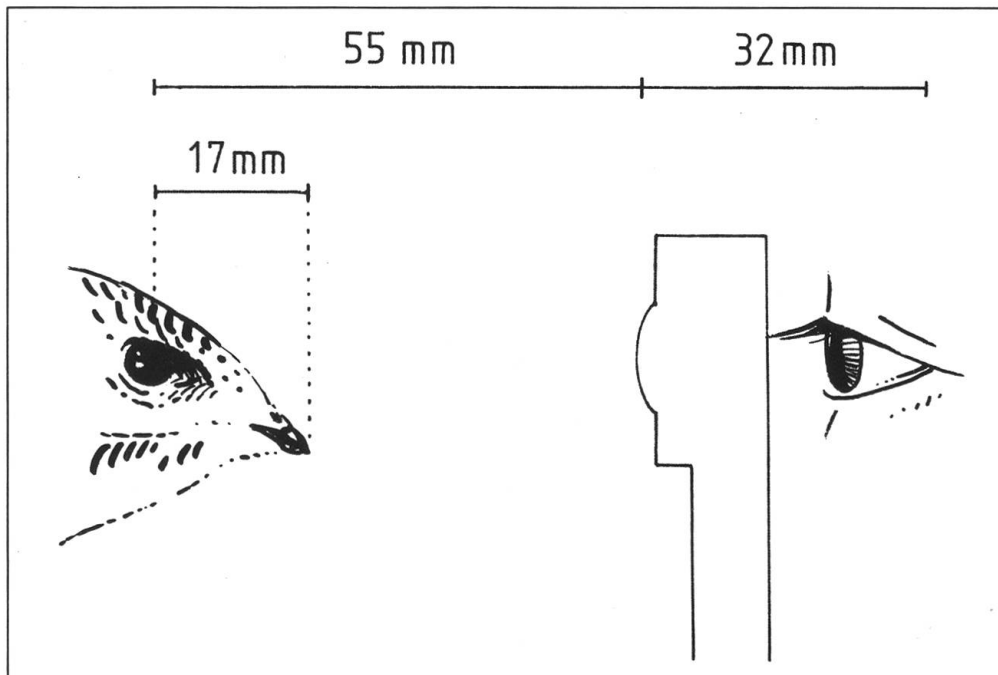


Abb. 13: Transillumination und Ophthalmoskopie am Seglerauge. In den hier angegebenen Distanzen $55 + 32 = 87$ mm sah ich beim Hin- und Herschwenken des Ophthalmoskopes die rechte und die linke Fovea; siehe auch den Text.

Die Durchleuchtung der Pupille im *horizontalen* Umkreis ergibt *nach hinten* einen toten Winkel von 56° , *nach vorne* endet der tote Winkel $4\frac{1}{2}$ cm vor dem Auge, bzw. 2,8 cm vor der Spitze des geschlossenen Schnabels (Abb. 12). Das Gesichtsfeld misst im horizontalen Umfang 164° . Durch Überlappung der Gesichtsfelder um je 12° entsteht *vorne* ein Binokularfeld von 24° .

Ging ich auf 9 cm Distanz, so traf ich genau von vorne beim Hin- und Herschwenken des Ophthalmoskopes in jeder Netzhaut die Fovea, d. h. mein Auge befand sich im *bifovealen Fixierpunkt* (Abb. 13). Noch näher zur Schnabelspitze geriet das Lichtbündel in Regionen lateral der Foveae.

6 Einfangen von Luftplankton

Mit schnellen Flügelschlägen, unterbrochen von kurzen Segelperioden, eilen die Geschöpfe geradeaus, leicht nach rechts, nach links, auf- oder abwärts. Diese Linienführungen unterbrechen sie in unregelmässigen Abständen durch Zacken nach aufwärts, rechts, links, rechts aufwärts, links aufwärts und abwärts. Jede «Zacke» dürfte der Aufnahme eines Insektes gelten. Fluggeschwindigkeit, Zielobjekte und die Struktur der Netzhaut führen im einzelnen zu folgender Vorstellung (Abb. 14): Fällt der genügend reizintensive

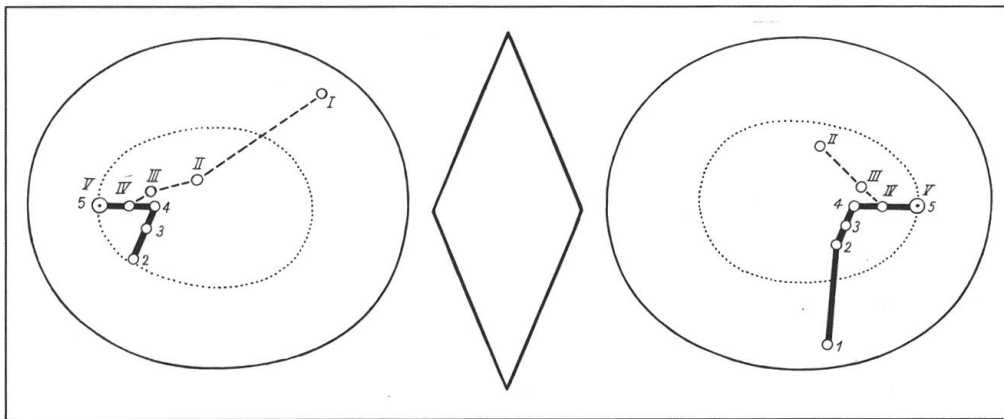


Abb. 14: Konstruktion der Bildpunktwanderung in beiden Netzhäuten beim Insektenfang. Zwischen beiden Netzhäuten ist der weitgeöffnete Schnabel als Rhombus dargestellt. Die Foveae (kleine Kreislein mit schwarzem Mittelpunkt) befinden sich am temporalen Rand je der grossen Zapfenfelder (letztere feinpunktirt umrandet). Schematisch sind zwei Fangakte dargestellt:
 Arabische Zahlen: In der unteren Peripherie der linken Netzhaut taucht der Bildpunkt eines Insektes auf (1). Eine Wendung aufwärts bringt das Bild ins «grosse Zapfenfeld» (2). Der Bildpunkt (2) taucht jetzt auch im «grossen Zapfenfeld» der rechten Netzhaut auf. Sieht der Vogel jetzt doppelt? Jedenfalls steuert er auf bi-(mono-)okulare «Verschmelzung» hin. Bei (3) ist in bezug auf die Sagittalebene Symmetrie der Bilder erreicht. Noch ist eine Höhenkorrektur erforderlich. In (4) ist vollkommene binokulare Symmetrie hergestellt, und der Bildpunkt «rast» beidseits gleichzeitig in die Fovea.
 Römische Zahlen: Es ist angenommen, der Bildpunkt eines Insektes erscheine zuerst in der oberen nasalen Peripherie der rechten Netzhaut. Über die Zwischenschritte II, III, IV wird wieder Symmetrie hergestellt. Ende der «Fahrt» wie im vorhergehenden Beispiel in beiden Foveae und unmittelbar darnach im Schlund des geöffneten Schnabels.

Bildpunkt eines Insektes auf eine beliebige Stelle einer Netzhaut (der linken oder der rechten) ausserhalb der Fovea, so vollführt der Vogel eine Wendung mit dem *vorletzten* Ziel, den Bildpunkt in beide Foveae zu verlagern. Das kann nicht ruckweise, sondern muss, wenn auch in «scharfer», so doch kontinuierlicher Kurve geschehen. Diese Wendung – wir nannten sie «Zacke» –, die wir nachfolgend in Einzelschritte zerlegen, entspricht sozusagen *einer* einzigen zusammenhängenden «optisch ausgelösten» Einstellbewegung. Die Beweglichkeit der Augen für sich allein ist hierfür zu gering; der gesamte Körper führt die «Einstellung» aus.

Ist die Wendung teilweise vollzogen, soll das Bild auch in der anderen Netzhaut auftauchen und schnellstens beidseits ins grosse Zapfenfeld einfahren (bi-monoculare Wahrnehmung). Die dann von den rechts- und linksseitigen «grossen Zapfenfeldern» aus induzierte Flugsteuerung stellt *Symmetrie* der Bildlage in beiden Augen her. Geringe Auf- oder Abwärtssteuerung bringt das Bild beidseits auf eine Gerade, die man als Verbindung von Schnabelwinkel und Fovea konstruieren kann (Abb. 14), und diese ist die

«Landepiste», auf welcher der Bildpunkt beidseits exakt zu gleicher Zeit in die Fovea «hineinrollt». Ist das geschehen, «landet» – *letztes Ziel* – einen Sekundenbruchteil später das reale Objekt, das Insekt, unverfehlbar im geöffneten Schlund des Vogels, – in jedem Seglerleben wohl einige Millionen mal. Während des doppelten «Landemanövers» sind – so muss man annehmen – beide Netzhäute für neue Bildpunktreize gehemmt und erst nach vollendetem Manöver wieder frei. Ambivalenz wäre gewiss abträglich.

7 Stereopsis?

Wenn sich linkes und rechtes Gesichtsfeld frontal vor den Augen überschneiden, postulieren die einen – und reden die andern von – Stereopsis (d. h. plastischem Tiefensehen). Angesichts der *totalen* Sehnervenkreuzung, die bei Vögeln besteht, ist die Frage erlaubt, ob hier nicht nur eine hochpräzise doppelte Sicherung realisiert ist; doch um die Annahme einer *Koordination* der bi-monocular aufgenommenen Foveabilder zu einer einheitlichen Wahrnehmung im Gehirn kommt man nicht herum.

Chamäleons (HARKNESS 1977), auch Kröten (COLLET 1977) messen die Distanz zu ihrer Beute mit der zur Scharfeinstellung aufgebrauchten Innervation der Akkommodation. Sicher ist beim Segler (bei Schwalben, Fliegenschläger u. a.) die Akkommodation ebenfalls integral ins Insektenfangverhalten eingebaut.

In Experimenten an Karpfen, Stichlingen, Haushuhn und Eichelhäher hat man auf «echte» (?) Stereopsis geschlossen (Literatur bei TANSLEY 1965).

Bei einer narkotisierten Schleiereule (*Tyto alba*) tasteten PETTIGREW et al. (1976) mit Mikroelektroden den Wulst (den Hirnteil, der beim Vogel dem Grosshirn der Säuger entspricht) ab und fanden u. a. bestimmte Zellen, die (nur) dann «feuerten», wenn Lichtreize gleichzeitig auf einander entsprechende Netzhautfelder *beider* Augen einfielen.

Wenn Eulen Stereopsis zugeschrieben wird, so hat meines Wissens niemand dabei berücksichtigt, dass die Augen der Eulen *unbeweglich* in die Augenhöhlen eingemauert sind. Der Säuger bringt in beiden Netzhäuten entworfene Bilder der Aussenwelt durch *Fusionsbewegungen* (Verschmelzungsbewegungen, bei denen jederseits 6 äussere Augenmuskeln agieren) miteinander zur Deckung. Diese Fusion funktioniert für jede beliebige Entfernung. Gälte für die Eule das gleiche Prinzip, könnte sie nur in der einzigen Entfernung, in welcher die Sehachsen der beiden Foveae einander schneiden, fusionieren (und ob die Sehachsen überhaupt einander schneiden, ist noch zu untersuchen). Alle Objekte, die sich weiter entfernt oder näher als der supponierte Kreuzungspunkt befinden, müssten der Eule doppelt erscheinen. Natürlich trifft das nicht zu; d. h. hinsichtlich des Binokularsehens und einer möglichen Stereopsis bleibt die Eule sogar unter den Vögeln ein Sonderfall, der nicht verallgemeinert werden kann.

Fox et al. (1977) experimentierten mit einem (nicht narkotisierten) Buntfalken (*Falco sparverius*). Dieser hat bewegliche Augen; er kann konvergie-

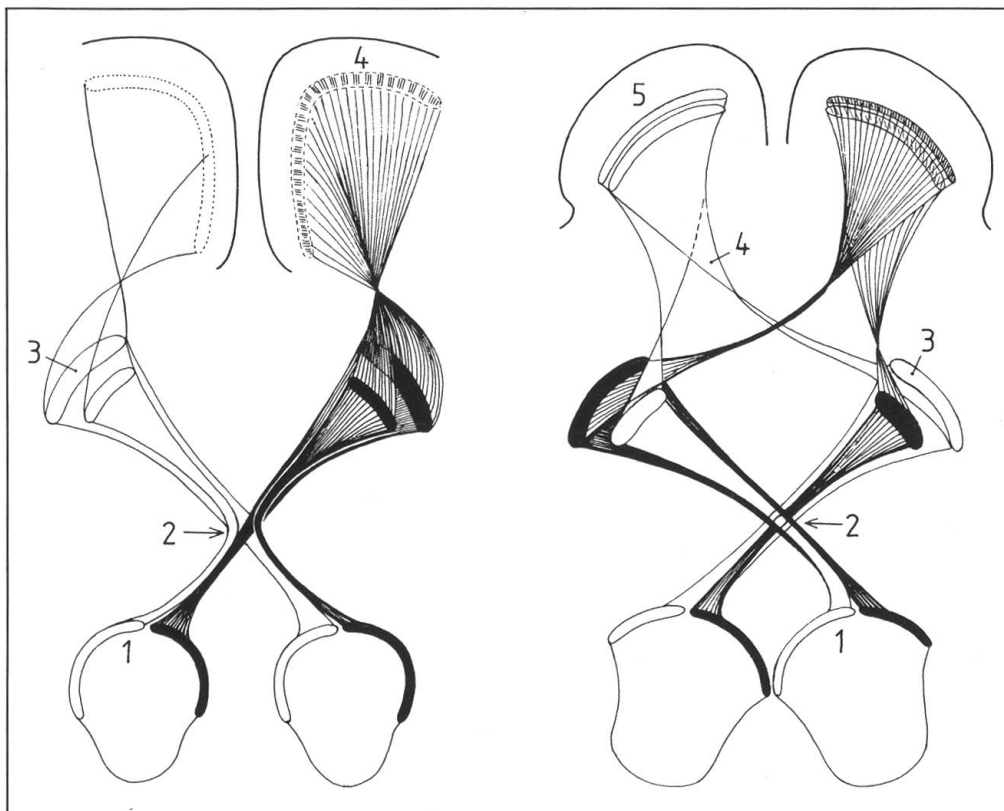


Abb. 15: Chiasma «infra»-opticum und Chiasma «supra»-opticum; Schemata.
 Links, Katze: Darstellung der «üblichen» partiellen Nervenfaserkreuzung im Chiasma «infra»-opticum; Voraussetzung der Stereopsis beim Säuger.
 Rechts, Vogel: Chiasma «infra»-opticum mit totaler Kreuzung aller Nervenfasern, und Chiasma «supra»-opticum mit partieller Kreuzung der Fasern; *vermutete* Grundlage der Stereopsis beim Vogel.
 Rechte Netzhauthälften beider Augen farblos, linke Netzhauthälften schwarz gezeichnet.
 1 = Netzhaut; 2 = Chiasma «infra»-opticum; 3 = Corpus geniculatum externum (Katze) bzw. Tectum opticum (Vogel); 4 = Sehstrahlung zur Sehrinde, ungekreuzt bei der Katze, bzw. partiell kreuzend (4, hypothetisch) beim Vogel. Nach PETTIGREW et al. (1976).

ren und die Konvergenz entspannen. Mit einer Rot-Grün-Brille ausgerüstet, traf er angesichts von Rot-grün-Random-Dot-Stereogrammen so viele Richtigwahlen, dass für ihn echte Stereopsis bewiesen ist; qualitativ ist diese sogar ebenso gut wie die optimal mögliche Stereopsis des Menschen.

Beim *Säuger* setzt Stereopsis die *minutiöse Auseinandersetzung der Sehnervenfasern im Chiasma in kreuzende und nicht kreuzende* voraus, so dass in der linken Hirnhälfte die Fasern aus beiden linken Netzhauthälften, in der rechten Hirnhälfte (jeweils in der Occipitalrinde) alle Fasern aus beiden rechten Netzhauthälften sich zusammenfinden (*Abb. 15*, links). Da beim *Vogel sämtliche* Fasern von der rechten ebenso wie von der linken Netzhaut

im Chiasma zuerst einmal zum gegenüberliegenden Tectum opticum hinüberkreuzen, entwarfen PETTIGREW et al. die Vorstellung von einem zweiten Chiasma auf höherer Ebene, einem *Chiasma supraoticum*, in welchem dann erst die Fasern aus beiden linken und aus beiden rechten Netzhauthälften auseinander sortiert werden (*Abb. 15*, rechts).

Wie dem auch sei, man wird die beim kleinen, Heuschrecken essenden, dem Aussterben geweihten Buntfalken nachgewiesene echte Stereopsis den andern Falkenartigen sowie wohl generell den Greifvögeln zusprechen dürfen. Verfügt die Amsel, die vom Boden aus in 1 m hohen Flugsprüngen ziel-sicher eine Beere nach der andern aus einer Efeuhecke mit dem Schnabel herausreißt, über echte Stereopsis? Sie hat nicht einmal eine temporale Fovea. Dem Mauersegler, denken wir, stände echte Stereopsis zu, aber wir wissen es nicht.

8 Die unterschiedlichen Funktionen der temporalen Netzhautperipherie und der Netzhautmitte

Bei Landvögeln, die sich vorwiegend auf dem Boden bewegen (z. B. Grosstrappe, *Otis tarda*; Braunkehlchen, *Saxicola rubetra*; Schmärtzer, *Oenanthe oenanthe*), bei Uferbewohnern und bei auf oder kontinuierlich über dem Wasserspiegel aktiven Vögeln, z. B. *Limicolae* (ausser den Schnepfenartigen), *Laridae*, *Alcidae*, *Anseres*, *Motacillae*; nicht bei Waldvögeln (STRESEMANN 1927–1934; BRÜCKNER 1961 b) gibt es noch ein *horizontal durch die Netzhaut verlaufendes Band* mit höherem Auflösungsvermögen. (Dieses als «dritte Fovea» zu bezeichnen [STRESEMANN 1927–1934], ist nicht richtig). Es entspricht einem analogen Streifen in der Netzhaut der Huftiere (BRÜCKNER 1961 a), den ich als Alarmstreifen bezeichnet habe. Nahe über dem Boden oder über dem Wasser erscheint nämlich die gesamte biologisch wichtige Umwelt in perspektivischer Verkürzung auf einen schmalen horizontalen Streifen reduziert. Das horizontale höher sensible Band in der Netzhaut, welches bei normaler Kopfhaltung die Reize aus eben diesem biologisch wichtigsten Umweltstreifen auffängt, lenkt, bzw. soll die Aufmerksamkeit auf ungewöhnliche *Bewegungen* in der ebenen Umgebung lenken. Es dient *nicht* der Analyse, steuert *nicht* die Körpermotorik, dient auch (wie PENNYCUICK 1960 erwägt) nicht der Astronavigation und ist hier nicht Gegenstand der Diskussion.

8.1 Die temporale Netzhautperipherie

Bei Tieren mit *seitlichem Sitz der Augen am Kopf* sieht *allein* die temporale Netzhautperipherie *gerade nach vorn*, vor die Nase, vor den Schnabel. *Nur* die temporale Netzhautperipherie sieht auch in *Richtung der Vorwärtsbewegung* des Organismus (siehe *Abb. 16*). In der Vorwärtsbewegung arbeiten die temporalen Netzhautperipherien beider Augen, begleitet von entsprechenden Konvergenzbewegungen, miteinander koordiniert. *Sie steuern Marsch- und Flugziele an, sie lenken Pick- und Hüpfbewegungen, den Stoss auf Beute und das Landemanöver aus dem Flug.*

Wo diese motorische Steuerung besondere Akkuratessse erreicht, bei Greifvögeln, vielen Wasservögeln, Eisevögeln, Schwalben, Seglern u. a., findet man in der *temporalen Netzhautperipherie zusätzlich eine Fovea*. Offenbar wird dadurch der Nullpunkt im räumlichen Koordinatensystem, in welchem sich die subjektive Vertikale und die subjektive Horizontale kreuzen, anatomisch noch «spitzer» markiert. Rechts und links, oben und unten, ferner und näher (als der jeweilige Fixierpunkt im Gelände) werden noch genauer voneinander unterschieden. Schliesslich ist mit dem temporalen Nullpunkt die *absolute Lokalisation* des Vogels, seines «Selbst» im Raum festgelegt.

Bei den gemächlich Pflanzen essenden *Papageien* findet man neben der zentralen ebenfalls eine temporale Fovea (STRESEMANN 1927–1934). Mag wohl hier die Verfeinerung der temporalen Netzhautperipherie mit der Benützung eines Fusses als *Hand* (Pfötchen) und in der Vorwärtsbewegung mit der Verwendung des Schnabels als drittes *Bein* einhergegangen sein?

Sofern keine temporale Fovea die Aufmerksamkeit dorthin lenkte, hat man meistens die Untersuchung der temporalen Netzhautperipherie vernachlässigt. Immerhin fand SLONAKER (1918) beim Hausspatz (*Passer domesticus*), der nur eine zentrale, jedoch keine temporale Fovea besitzt, in der temporalen Peripherie der *Aderhaut* im histologischen Präparat eine besonders *reiche Blutversorgung*. Er schliesst hieraus und aus Lebendbeobachtungen am Spatz richtigerweise auf einen *erhöhten Energieverbrauch der temporalen Netzhautperipherie*. Wahrscheinlich wird man bei Vögeln mit seitlichem Sitz der Augen am Kopf auch in Abwesenheit einer temporalen Fovea doch mindestens Andeutungen einer temporalen «Area» entdecken, sofern man danach sucht.

Bi-(mono-)oculare Konvergenz: SLONAKER (1918) sah an lebenden Haussperlingen erhebliche Konvergenzbewegungen des Augenpaares, die aber nicht ausreichten, um die zentralen Foveae zur binocularen Fixation zu vereinigen. Konvergenzbewegungen an einer Seriema (*Cariama cristata*) hat HEINROTH (1938) fotografiert. Bekanntlich beobachtete auch LORENZ (1949) an einem handaufgezogenen Star (*Sturnus vulgaris*), wenn dieser in den Spalten seiner zur Faust geschlossenen Finger «zirkelte», Konvergenzbewegungen der Augen. OEHME (1962) schreibt dem Star ein so gewaltiges Konvergenzvermögen zu, dass dieser beim Zirkeln und beim Fliegenfang in der Luft seine beiden zentralen (!) Fovae – gleich wie das Chamäleon beim Beutefang! binocular einsetze. Mag es so sein; es wäre ein Ausnahmefall.

8.2 Die Netzhautmitte

Die übrige Netzhaut der Tiere mit seitlichem Sitz der Augen am Kopf – mit Einschluss der temporalen Netzhautperipherie – stellt eine *Alarmfläche* (vielfach auch eine sexuelle Reizfläche) dar. Bei Reptilien und Vögeln werden Sehreize, die irgendwo die Netzhaut treffen und die Aufmerksamkeit erregen, durch eine Bewegung des Auges oder /und des Kopfes in die Netzhaut-

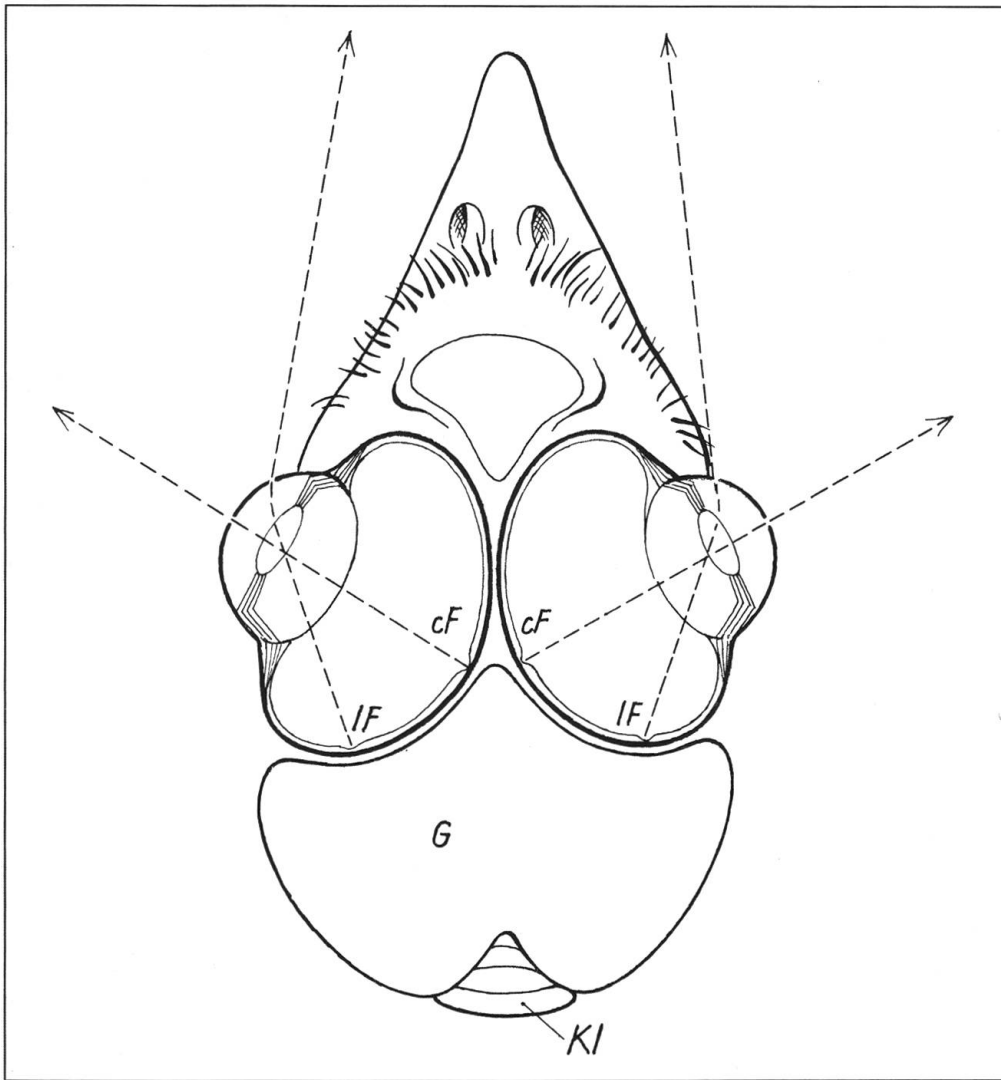


Abb. 16: Horizontalschnitt durch den Kopf einer Rauchschnalbe (*Hirundo rustica*). Die zentralen Foveae (cF) entsenden je eine Sehachse nach der Seite. Die Sehachsen der temporalen Foveae (IF) verlaufen, durch «Brechung» in Linse und Hornhaut geknickt, konvergent nach vorn. Zu Anfang der Phylogenese muss man sich die Netzhäute ohne Foveae vorstellen.

G = Gehirn; KI = Kleinhirn; die «anatomischen» und die «optischen» Achsen sind weggelassen; nach POLYAK (1943).

mitte verlagert – auf der Netzhautmitte «fixiert»; in aller Regel ist diese Mitte durch eine «zentrale» Fovea ausgezeichnet; *Abb. 16*. Die ausnahmslos konvex gewölbte Trichterform der zentralen Fovea bewirkt, dass ein alarmierendes Netzhautbild, z. B. das Flugbild eines Greifvogels, um das Foveazentrum herumtanzend, die *Aufmerksamkeit wachhält*.

Die Netzhautmitte ist ebenfalls Nullpunkt eines Koordinatensystems, mit welchem rechts, links, oben, unten, fern, nah unterschieden werden: *relative*

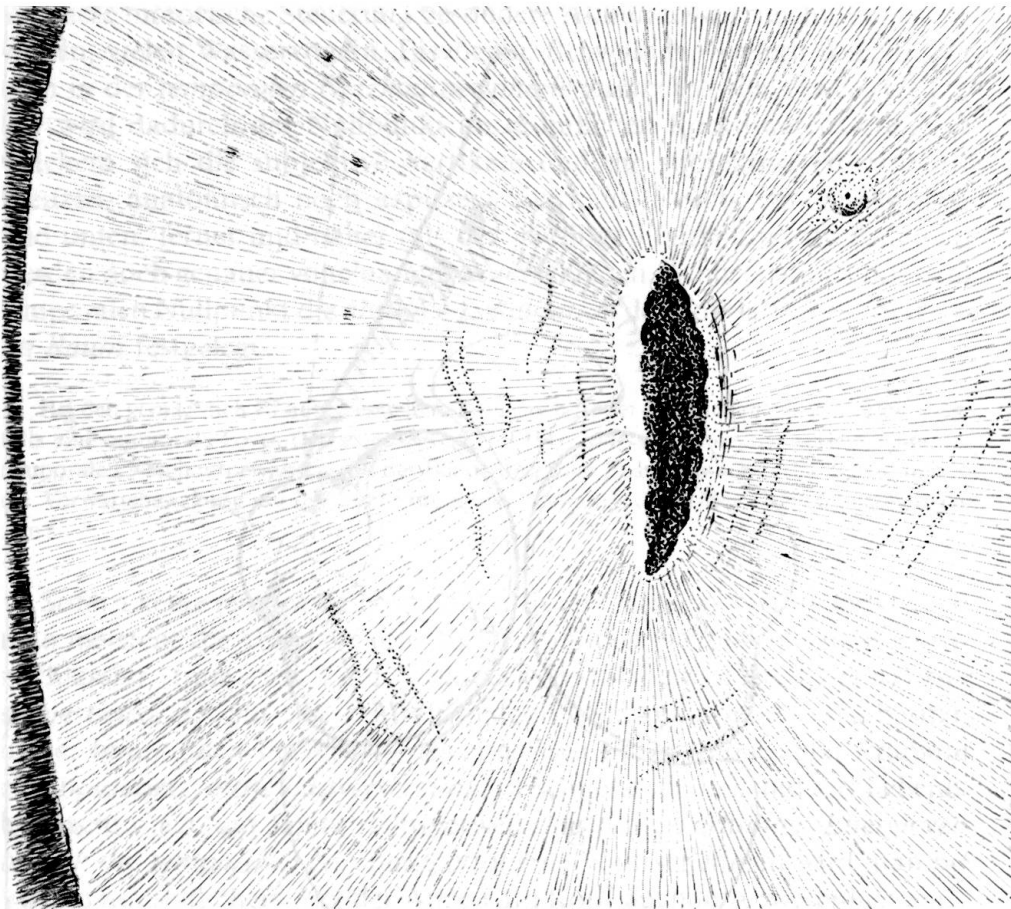


Abb. 17: Zeichnung nach dem Leben des rechten Augenhintergrundes vom Mönchsgeier (*Aegypius monachus*). Nervenfasern bis in die Peripherie deutlich. Temporal einige Drüsen; grössere Aderhautgefässe schimmern durch. Rechts oben die *eine* zentrale (nasale) Fovea; eine temporale Fovea fehlt; persönliche Beobachtung im Basler Zoo 1954.

Lokalisation des Vogels gegenüber den umgebenden Sehdingen. Jedes Auge, als ein «Beobachtungsfenster», arbeitet unabhängig vom andern (aus der Nähe z. B. an einem gekäfigten Wellensittich einfach festzustellen). Die Netzhautmitte dient der *Analyse*, bzw. der *Identifikation* der eingefangenen Netzhautbilder: Feind, Freund, Futter, Beute. Mit der Netzhautmitte kann das Auge auch *suchen*, *untersuchen*, Sehdinge *abtasten*, unbewegte Nahrungsangebote *entdecken* (Geier, Dohle, Krähe, Spatz u. a.).

Über dem Ententeich im Basler Zoo ist im Winter ein stetes Gewimmel von Lachmöwen, die ihren Teil vom Entenfutter abholen. Dr. h. c. MARTIN SCHWARZ (persönliche Mitteilung) sah einmal, wie die Enten plötzlich erstarrten, die eine Kopfseite (den Blick) steil gen Himmel gerichtet. Dann entdeckte er selbst hoch über den flatternden Möwen einen Greifvogel dahinziehen.

An der Limmat vor dem Zürcher Hauptbahnhof streuen Passanten oft Futter für Tauben und Möwen aufs Trottoir. Eine heranschreitende Lachmöwe hielt etwa 1 m von einem solchen Futterhäufchen entfernt an, drehte den Kopf zur rechten Seite, das linke Auge aufs Futter gerichtet. Dann trat sie näher und pickte.

Die erwähnten Einzelbeobachtungen mögen unsere Ausführungen über Alarm, Analyse, Steuerung der Körpermotorik untermalen.

Am Beispiel der Geier (*Abb. 17*), die nur eine zentrale (nasale) Fovea besitzen, wird deutlich, *wer eine temporale Fovea «braucht» und wer darauf verzichten kann*. Geier, die sich gemächlich dem erspähten Aas nähern, genügt zur Lokomotion – wie Tausenden anderer Vogelarten – bei gut ausgebildeter zentraler Fovea, die «unauffällige Minimalausrüstung» der temporalen Netzhautperipherie. Geier jagen selten auf lebende Beute. Beim Steinadler (*Aquila chrysaetos*) andererseits, der sich hauptsächlich von lebenden Tieren ernährt, ist zusätzlich zur zentralen Fovea die Optimierung seiner temporalen Netzhautperipherie zu einer Fovea nicht ausgeblieben.

8.3 Die Konkurrenz der «Schaltungen»

Wenn wir vorerst von Fliegen, Hüpfen, Rennen absehen, beobachten wir bei den allermeisten Vögeln (und Reptilien) im Wachzustand in stetem Wechsel *Stillstände* (absolute Bewegungslosigkeit – Fixation von Kopf und Körper im Raum) und ruckweise «*sakkadische*» *Bewegungen* über eine mehr oder weniger lange Strecke bis zum folgenden Stillstand. Schreitet ein Vogel auf dem Boden (Beispiele: Strauss, Reiher, Sonnenralle, Taube), so bleibt periodisch der Kopf im Raum stehen (*Stillstand*), und er wird während einer für unser Auge langsamen (Strauss, Reiher, Sonnenralle) oder schnellen *Sakkade* (Taube) in einer *horizontalen* Geraden nachgezogen.

8.3.1 Im Stillstand

Im Stillstand sind die ganzen Flächen beider Netzhäute alarmbereit und die Netzhautmitten «offen» zur Analyse. Zu gleicher Zeit ruht beiderseits die motorische Valenz der temporalen Netzhautperipherie. STRESEMANN (1924–1937) vergleicht die Unabhängigkeit der beiden Augen voneinander mit der Unabhängigkeit von rechtem und linkem Arm des Menschen. Wir folgen dem Vergleich: Tatsächlich kann der Mensch beide Arme und Hände *motorisch zu gleicher Zeit* verschieden gebrauchen (Beispiele: Geiger, Klavierspieler und viele andere). Er kann jedoch *nicht ohne weiteres gleichzeitig* mit beiden Händen *tastend Analyse* betreiben.

Beispiel: Wir sitzen *mit verbundenen Augen* zwischen zwei Tischen; linkerhand steht eine Schachtel, enthaltend eine Mischung gleich grosser Glas-

und Holzkugeln, rechterhand eine Schachtel gefüllt mit Sonnenblumen- und Hanfsamen. Wir sollen *gleichzeitig* links die Holzkugeln, rechts die Hanfsamen heraussortieren. Obwohl unsere Finger in beide Schachteln eintauchen, geht unsere Aufmerksamkeit dennoch abwechselnd nach rechts oder links hin und her. Während wir Hanfsamen (rechts) herausfischen, sind die Tastempfindungen unserer Finger in der Kugelschale (links) partiell unterdrückt (supprimiert). Sticht uns aber die spitze Scherbe einer zerbrochenen Glaskugel links in den Finger, so wechselt blitzartig die Aufmerksamkeit nach links hinüber, d. h. trotz Suppression war links die Alarmbereitschaft für einen «andersartigen» Reiz erhalten geblieben. Im gleichen Moment aber ist die Analysefähigkeit der rechten Hand für Hanf- und Sonnenblumensamen gelöscht. Dieses Beispiel lässt sich gut auf die *gleichzeitige und doch ungleichmässig alternierende Bereitschaft zur Reizaufnahme der beiden Netzhäute des Vogels* übertragen.

Alternieren kann überdies auch das gesunde *menschliche Augenpaar*: Manche unter uns können bei offenem linken Auge mit dem rechten Auge schießen; und dann, ohne die Stellung zu ändern, mit dem linken Auge die auf der Scheibe gezeigte Lage des Schusses registrieren. Oder: Als man noch mit monokularen Mikroskopen arbeitete, konnte man bei beidseits offenen Augen, ohne Verschiebung des Gesichtes, mit dem einen Auge beobachten, mit dem anderen das Beobachtete zeichnen. Schliesslich: Wir setzen eine Anaglyphenbrille auf, die rechts ein rotes, links ein grünes Glas enthält. Die Umgebung erscheint dann im Wechsel mehr rötlich oder mehr grünlich – oder immer rötlich, wenn wir ein betonter Rechtsäuger sind.

8.3.2 Während der Sakkade und in der Fortbewegung

Die einzelnen Sakkaden dauern kleine oder grössere Bruchteile von Sekunden. Die gemessenen Geschwindigkeiten bei einer Schamadrossel während der Futteraufnahme (BRÜCKNER; in Vorbereitung) betragen 20–60 cm/sec. Man schreibt Vögeln zu, ihr Auge könne mehr als doppelt so viele wie der Mensch, nämlich bis 150 Einzelbilder pro Sekunde, registrieren (MEISE 1968). Das ist ihnen beim Hüpfen und Fliegen in Sträuchern und im Geäst der Bäume dienlich. Alarmbereitschaft und die Fähigkeit zur Analyse sind dennoch beim Vogel (ebenso wie beim Menschen) während einer Sakkade herabgesetzt.

Wenn andererseits während einer Sakkade und in der Vorwärtsbewegung beim Schreiten, Hüpfen, Rennen, Fliegen die *temporalen* Netzhautzentren *führen*, sieht der Vogel geradeaus nach vorne binocular oder bi-monokular scharf. Bei Annäherung an den Landeplatz oder an die flüchtende Krähe, die der Habicht im Sturzflug «aufs Korn» genommen hat, werden deren Bilder in der Netzhaut lediglich grösser. Und die «relativen» Lokalisationen seitens beider Netzhautmitten dürfen wir in diesen Zeitabschnitten als gelöscht annehmen.

9. Die Sonderstellung des Mauerseglers

Wie gezeigt, verfügt das durchschnittliche Vogelhirn (auch das Reptilienhirn) hinsichtlich des Gesichtssinnes über eine *kompliziert anmutende neurale Steuerung*, die in hoher Geschwindigkeit und Präzision in andauerndem Wechsel, die ganze Netzhaut, die Netzhautmitte, die temporale Netzhautperipherie des einen oder andern Auges oder gleichzeitig beider Augen, sowie die relative und die absolute Lokalisation im Raum *einzuschalten, umzuschalten, zu hemmen oder zu löschen vermag*; – und dies, ohne dass ein Vogel je in Konfusion verfiel.

In *dieser* Beziehung ist bei *Säugetern* eine *Vereinfachung* vollzogen. Sie besitzen in der Netzhaut nur *ein* Koordinatensystem. Analyse und Steuerung der Motorik sind darin zusammengefasst. Das Säugeraugenpaar arbeitet ohne Ausnahme «konjugiert» wie ein einziges Organ. Und bei denen, deren Augen seitlich am Kopf angebracht sind (z. B. *Ungulata*), befindet sich die *eine* Stelle des deutlichsten Sehens in der *temporalen Netzhautperipherie*.

Eine *analoge Vereinfachung* konstatieren wir *beim Segler*. Die Konkurrenzen «Einschalten, Umschalten, Hemmen, Löschen» fallen weitgehend weg. Eine Menge neuraler Afferenzen und Efferenzen werden eingespart. Energie wird eingespart. Reaktionszeiten werden verkürzt – wichtig bei Fluggeschwindigkeiten bis zu 100 und mehr Kilometern pro Stunde (MEISE 1969). Im hochwertigen grossen Zapfenfeld (siehe oben) mag eine blitzschnelle Voranalyse, vielleicht sogar endgültige Analyse von anfliegenden Planktonpartikeln stattfinden, aber die *motorische Steuerung auf die Zielobjekte hat den absoluten Vorrang*.

Nun ernähren sich auch die *Schwalben* von Luftplankton; wie dem Segler dient auch ihnen eine *temporale Fovea* zur Jagd. Aber ihr Auge unterscheidet sich vom Seglerauge durch den Besitz auch einer zentralen Fovea (*Abb. 18*). Was unterscheidet sie sonst noch vom Segler?

Schwalben können auf ihren Beinen stehen; sie können auf Telefondrähnen sitzen; Nistmaterial suchen sie am Boden. Sie fliegen relativ langsam – Rauchschwalben durchschnittlich niedriger als Mehlschwalben. Sie verfügen über ein kleines Gesangsrepertoire. Alarmbereitschaft und die Fähigkeit der Identifikation von Freund und Feind ist für sie von gleicher Wichtigkeit wie für andere Kleinvögel. Rund fünfmal mehr Rauchschwalben als Segler fallen Greifvögeln zum Opfer (BRÜLL 1977). Die *zentrale Fovea* stempelt die Schwalben wie andere «durchschnittliche» Vögel – als *in die irdische Umwelt*, einschliesslich Seen und Meere, *eingebunden*.

Der *Mauersegler* andererseits «rutscht» auf seinen Füßen in der Nisthöhle zum Jungvogel. Mit seinen scharfen Krallen kann er sich irgendwo anhängen. Niemals könnte er auf einem schmalen Ästchen sitzen. Er sammelt sein Nistmaterial in der Luft; er trinkt aus Bach und See fliegend aus der Luft. Wenn er nicht verunfallt, berührt er den Boden nie. Das grosse Zapfenfeld schützt ihn vor Kollisionen, auch mit Artgenossen in der Luft. Die

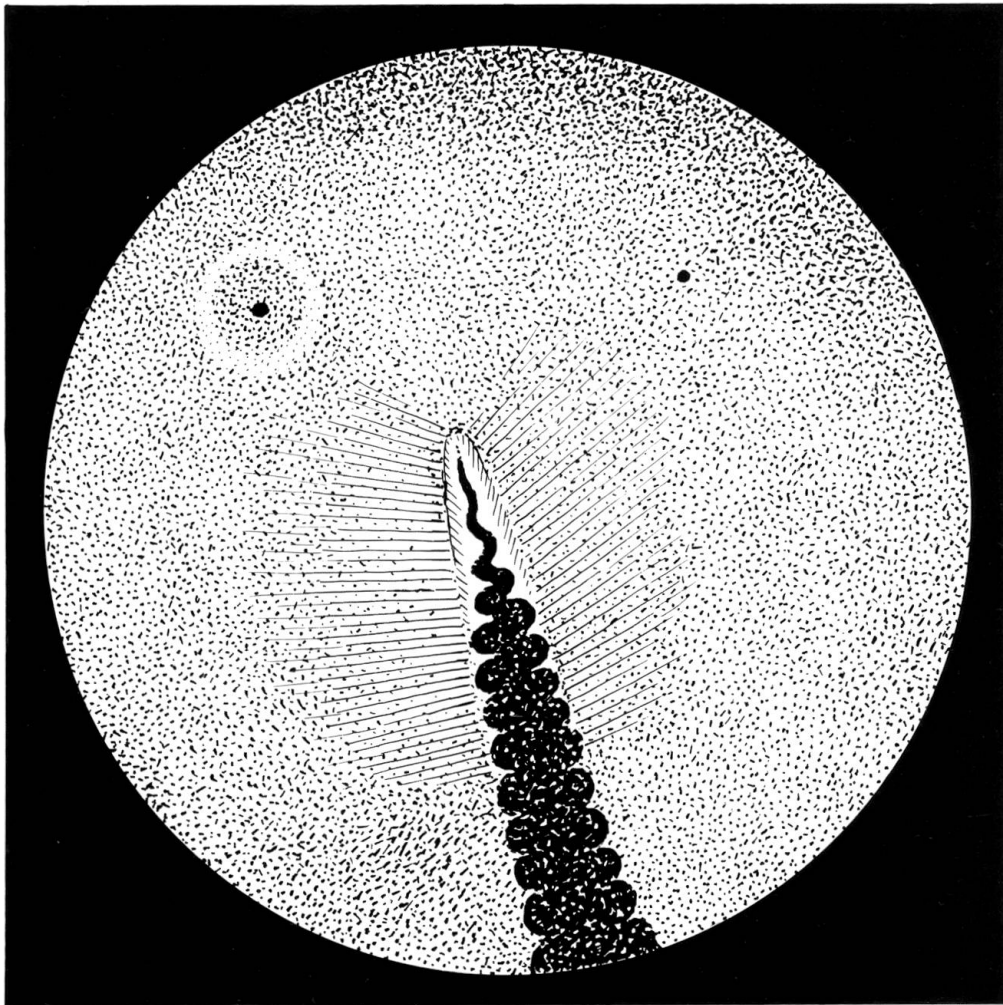


Abb. 18: Ophthalmoskopisches Bild des rechten Augenhintergrundes der Rauchschnalbe (*Hirundo rustica*): oben rechts die zentrale (nasale), oben links die auffälligere (!) temporale Fovea; nach WOOD (1917). Siehe auch den Text.

hohe Fluggeschwindigkeit macht ihn für Greifvögel uninteressant. Mauersegler erreichen ein relativ hohes Durchschnittsalter von 7 Jahren, auch mehr. E. WEITNAUER (1980) bildet einen von ihm beringten Vogel aus seiner Kolonie an dessen 21. Geburtstag ab. Nur durch Schlechtwetterperioden und übermässigen Parasitenbefall geschwächte Exemplare erleiden bei Gelegenheit den Gnadentod durch einen Greifvogel.

Als extremer Luft-Aufenthalter vermögen Auge und Stimme des Seglers nur beschränkt innerhalb der Kolonie soziale Kontakte zu vermitteln. Soziale Höhepunkte dürften die allabendlichen gemeinsamen Flugspiele sein – hoch in den Himmel hinauf und in Stimmföhlung rasend an den Nestern vorbei. Die Flugmuskeln des Seglers sind dahingehend spezialisiert, dass er

bei Schönwetter Wochen und Monate, Tag und Nacht zu fliegen vermag (OEHME 1968). Wie kein anderer ist er «*in den Himmel eingebunden*». Die einzige Verbindung zur Erde ist das Brutgeschäft.

Und wenn wir dies alles schon wussten, die Untersuchung der Augen von Schwalbe und Segler bestätigte es.

In der Diskussion wurde erwogen, ob die Rauchschnalbe die zentrale Fovea «noch» besitzt, und ob der Segler diese in der Evolution «verloren» habe. Nach Fossilbefunden aus dem Eozän haben Schnalben und Segler seit 50 bis 60 Millionen Jahren getrennte Entwicklungen durchgemacht (MEISE 1969). D.h. Segler haben wahrscheinlich nie eine zentrale Fovea besessen und in den nächsten 10 000 Jahren werden Schnalben kaum ihre zentrale Fovea einbüßen.

Es wäre von Interesse, nicht nur beim Alpensegler (*Apus melba*) und anderen *Apodinae* in Europa und anderswo, sondern auch bei Stachelschnalbzeglern (*Chaeturinae*), Baumseglern (*Hemiprocnidae*), auch *Caprimulgidae* – und sei es nur mit dem Ophthalmoskop – in den Augen nach Lage und Zahl der Foveae zu suchen; gäbe es wohl Überraschungen?

10 Literaturverzeichnis (zitierte und weiterführende Literatur)

10.1 Monographien zum Mauersegler (*apus apus*) und Alpensegler (*apus melba*):

- WEITNAUER, E. (1980): «Mein Vogel», aus dem Leben des Mauerseglers (*Apus apus*). – Verl. Basellandschaftlicher Vogelschutzverband (zu beziehen bei Kurt Wernli-Millonig, Schlosser, CH-4456 Tenniken BL).
- LACK, D. (1973): Swifts in a Tower. – Chapman and Hall, London.
- BROMHALL, D. (1980): Devil birds; the Life of the Swift. – Hutchinson, Melbourne, Sydney, Auckland, Wellington, Johannesburg.
- ARN, H. (1960): Biologische Studien am Alpensegler. – Verl. Vogt-Schild, Solothurn.

10.2 Übersichten

- HEINROTH, O. (1938): Aus dem Leben der Vögel. – Julius Springer, Berlin.
- HEINROTH, O. und HEINROTH, M. (Nachdruck 1966) Bd. I–IV: Die Vögel Europas. – Verl. Harri Deutsch, Frankfurt/Main und Zürich.
- LINKSZ, A. (1952): Vision, Physiology of the eye, Vol. 2, Kapitel 14 und 15. – Grune Stratton, New York.
- POLYAK, St. (1943): The vertebral visual system. – University Chicago Press.
- ROCHON-DUVIGNEAUD, A. (1943): Les Yeux et la vision des vertébrés. – Masson Paris.
- ROCHON-DUVIGNEAUD, A. (1950): Les yeux et la vision. – In: Grassé P. P. Ed. Traité de Zoologie XV, 221–242; Masson, Paris.
- ROCHON-DUVIGNEAUD, A. et CARASSO, NINA (1954): L'œil des vertébrés. – In: Grassé P. P. Ed. Traité de Zoologie XII, 333–452; Masson, Paris.
- TANSLEY, K. (1965): Vision in Vertebrates. – Chapman and Hall, London.
- WALLS, G. L. (1942): The vertebrate eye. – Cranbrook Institute of Sciences, Bloomfield Hills, Michigan USA.

10.3 Einzelmitteilungen

- BRÜCKNER, R., SUTTER, E., HURTER, G. (1961 a): Beiträge zur Biologie des Auges; 2. Mitteilung: Über die Netzhaut von Huftieren. – Biol. Zbl. 80, 129–136.
- BRÜCKNER, R. (1961 b): Beiträge zur Biologie des Auges; 3. Mitteilung: Über die streifenförmige Area der Vögel. – Biol. Zbl. 80, 257–260.
- BRÜLL, H. (1977): Das Leben europäischer Greifvögel. – 3. Aufl. Gustav Fischer Verl. Stuttgart, New-York.
- BÜTTIKER, W. (1944): Die Parasiten und Nestgäste des Mauerseglers (*Micropus apus* L.). – Der ornithologische Beobachter 41, Heft 3/4, 25–35.
- COLLET, T. (1977): Stereopsis in Toads. – Nature 267, 349–351.
- DAICKER, B. (Basel 1988): «Fenster» in der Nickhaut eines Flamingo. – Noch nicht publizierter Befund.
- FOX, R., LEHMKUHLE, St., BUSH, R. C. (1977): Stereopsis in the Falcon. – Science 197, 79–81.
- HARKNESS, L. (1977): Chameleons use accommodation cues to judge distance. – Nature 267, 346–349.
- HESS, C. (1910): Die Akkommodation bei Tauchervögeln. – Arch. vergl. Ophthal. I, 153–164.
- ISCHREY, G. (1912): Zur Morphologie des Auges der Urinatores (Taucher). – Arch. vergl. Ophthal. III, 380–394.
- LORENZ, K. (1949): Über die Beziehungen zwischen Kopfform und Zirkelbewegungen bei Sturminen und Ikeriden. – In: Ornithologie als biologische Wissenschaft; Festschrift (Ed. Ernst Mayr) zum 60. Geburtstag von Erwin Stresemann. Karl Winter. Universitätsverlag, Heidelberg.
- MEISE, W. (1968): Die Vögel. – In: Grziemeks Tierleben VII, Vögel I, 17–78.
- MEISE, W. (1969): Seglervogel und Kolibris. – In: Grziemeks Tierleben VIII, Vögel II, 421–440.
- OEHME, H. (1962): Das Auge von Mauersegler, Star und Amsel. – J. Ornith. 103, 187–212.
- OEHME, H. (1968): Der Flug des Mauerseglers. – Biol. Zbl. 87, 287–311.
- PENNYCUICK, C. J. (1960): The physical basis of Astronavigation. – In: Birds: Theoretical considerations. J. exp. Biol. 37, 573–593.
- PETTIGREW, J. D. and KONISHI, M. (1976): Neurons selective for Orientation and Binocular Disparity in the visual Wulst of the Barn Owl (*Tyto alba*). – Science 193, 675–678.
- RABL, C. (1900): Über den Bau und die Entwicklung der Linse. – Verl. Wilhelm Engelmann, Leipzig.
- SCHNEIDER, D. (1954): Das Gesichtsfeld und der Fixiervorgang bei einheimischen Anuren. – Ztschr. vergl. Physiol. 36, 147–164.
- SCHÄTZLE, B. (1973): Entwicklungsgeschichtliche und vergleichend morphologisch-anatomische Untersuchungen an Ciliarkörper und Iris verschiedener Vogelaugen mit besonderer Berücksichtigung der Akkommodation. – Diss. Basel; Verl. Rentsch A. G.
- SLONAKER, J. R. (1918): A physiological study of the eye and its accessory parts of the English sparrow (*Passer domesticus*). – J. Morphol. 31, 351–460.
- STRESEMANN, E. (1927–1934): Sauropsida-Aves. – In: Hdb. der Zoologie 7/2. Herausgeber W. Küenthal und Th. Krumbach. – W. de Gruyter u. Co.
- VAN ROSSEM, A. J. (1927): Eyeshine in Birds, with notes on the feeding habits of some goatsuckers. – The Condor, Vol. 29, Berkley (zitiert von Stresemann, siehe oben).
- WOOD, C. A. (1917): The fundus oculi of birds especially as viewed by the ophthalmoscope. – Chicago-Lakeside Press.

Adresse des Autors: Prof. Dr. med. ROLAND BRÜCKNER
St. Alban-Ring 233
CH-4052 Basel