ORNITOLOGIA NEOTROPICAL 15 (Suppl.): 251–260, 2004
© The Neotropical Ornithological Society

CAPACIDAD VISUAL EN CAPRIMULGIFORMES

Luz Marina Rojas[1], Yleana M. Ramírez F.[1], Gedio Marín[1], & Raymond McNeil[2]

[1]Instituto de Investigaciones en Biomedicina y Ciencias Aplicadas, Universidad de Oriente, Cumaná, Sucre, Venezuela. *E-mail:* lmarinarojas@hotmail.com

[2]Département de Sciences biologiques, Université de Montréal, Montréal, Québec, Canada H3C 3J7. *E-mail:* Raymond.McNeil@umontreal.ca

Abstract. – Visual capability in Caprimulgiformes. – We examined the retinal structure (light and transmission electron microscopy) and function (electroretinogram – ERG) in four Caprimulgiformes: the Oilbird (*Steatornis caripensis*, Steatornithidae), strictly nocturnal, and three Caprimulgidae, the White-tailed Nightjar (*Caprimulgus cayennensis*), crepuscular and nocturnal, the Common Pauraque (*Nyctidromus albicollis*), mainly crepuscular, but occasionally nocturnal, and the Lesser Nighthawk (*Chordeiles acutipennis*), crepuscular, but occasionally diurnal. Rods:cones ratios are 123:1 for Oilbirds, 6:1 for Lesser Nighthawks, and 5:1 for Common Pauraques and White-tailed Nightjars. In the latter, rod outer segments are longer and thicker than in other compared species (67.8 and 5 μm, vs 18.6 and 1.3 μm, 40.0 and 4 μm, 53.3 and 4.1 μm in Oilbirds, Lesser Nighthawks and Common Pauraques, respectively). All Caprimulgid species are doted with a tapetum. Under scotopic conditions, b-wave amplitude of Oilbirds (547 μV) more than doubles that of White-tailed Nightjars (258 μV), Common Pauraques (245 μV), and Lesser Nighthawks (187 μV). Under photopic conditions, the results are partly reversed with a b-wave amplitude of 25 μV for Oilbirds, compared to 77 μV, 69 μV y 60 μV for White-tailed Nightjars, Common Pauraques and Lesser Nighthawks, respectively. These results show significant differences in retinal structure and function of the four species. Oilbirds, which never see direct sun light, are well equipped for cavernicolous and nocturnal habits. For their part, caprimulgids are well equipped for crepuscular and nocturnal foraging on flying insects in open environment.

Resumen. – Se analizó la estructura (microscopía de luz y electrónica de transmisión) y la función retiniana (electrorretinograma – ERG) en cuatro Caprimulgiforrmes: el Guácharo (*Steotornis caripensis*, Steatornithidae), estrictamente nocturno, y tres Caprimulgidae, el Chotacabras coliblanco (*Caprimulgus cayennensis*), crepuscular y nocturno, el Chotacabras Pauraque (*Nyctidromus albicollis*), principalmente crepuscular, pero ocasionalmente nocturno, y el Chotacabras menor (*Chordeiles acutipennis*), crepuscular, pero ocasionalmente diurno. La proporción bastones:conos es de 123:1 para el Guácharo, 6:1 para el Chotacabras menor, y 5:1 para los Chotacabras pauraque y coliblanco. En este último, la longitud y el diámetro del segmento externo de los bastones es mayor que en las otras especies comparadas (67,8 y 5 μm, vs 18,6 y 1,3 μm, 40,0 y 4 μm, y 53,3 y 4,1 μm en el Guácharo, y los Chotacabras menor y pauraque, respectivamente). Todos los Caprimulgidae presentaron un tapetum. La respuesta de la retina a la oscuridad fue significativamente superior en el Guácharo donde la onda b del ERG escotópico mostró una amplitud de 547 μV, comparada con 258 μV, 245 μV y 187 μV en los Chotacabras coliblanco, pauraque y menor, respectivamente. La visión diurna fue significativamente menor en el Guácharo donde la onda-b fotópica desplegó una amplitud de 25 μV, comparada con 77 μV, 69 μV y 60 μV en los Chotacabras coliblanco, pauraque y menor, respectivamente. Los resultados muestran diferencias en la estructura y la función retiniana entre los cuatro Caprimulgiformes comparados. El Guácharo, que nunca ve la luz del sol directamente, está dotado de un sistema visual adaptado, pero sólo para la visión nocturna y la vida cavernícola. Sin embargo, los Caprimulgidae tienen

una capacidad de visión bien adaptada para cazar insectos de crepúsculo y de noche en ambientes abiertos. *Aceptado el 2 de Diciembre de 2003.*

Key words: Oilbird, Common Pauraque, Lesser Nighthawk, White-tailed Nightjar, *Steatornis caripensis*, *Nyctidromus albicollis*, *Chordeiles acutipennis*, *Caprimulgus cayennensis*, retina, rod, cone, electroreginogram, tapetum.

INTRODUCCIÓN

Las aves nocturnas y crepusculares como las del orden Caprimulgiformes se caracterizan por tener ojos y pupilas relativamente grandes. La familia Steatornithidae cuenta con una sola especie, el Guácharo (*Steatornis caripensis*). Aparentemente es la única ave en el mundo con hábitos cavernícolas diurnos y es reputada por ser estrictamente nocturna, saliendo de las cuevas donde vive al ocultarse el sol para alimentarse. De hecho, los Guácharos pasan toda la noche fuera de ellas, para regresar antes del amanecer. Es evidente que utilizando esta estrategia los Guácharos evitan la exposición a la luz, sea tenue o fuerte (De Bellard-Pietry 1957, Thomas 1999). Este modo de vida les ha permitido el desarrollo de muchas características anatómicas y comportamentales que les son únicas. Tienen la capacidad de ecolocalización para orientarse en la oscuridad, similar, aunque menos eficiente, al los murciélagos (Griffin 1953, Konishi & Knudsen 1979, Martin 1990), emitiendo infrasonidos ("clicks") dentro del campo de frecuencias audibles por el oído humano. Sin embargo, este sistema no es empleado fuera de la cueva (Griffin 1953, Snow 1961). Los Guácharos usan el olfato tanto para localizar las frutas de las cuales se alimentan, pues poseen un sistema olfativo muy desarrollado, como para localizar su pareja y sus crías dentro de la cueva (Snow 1961, Martin 1990).

Por su parte, los Caprimulgidae (chotacabras, añaperos, tapacaminos) son aves que cazan insectos volando, en general, durante el atardecer y antes del amanecer por encima de los campos abiertos. Descansan durante el día y las noches oscuras, volando de día sólo en caso de ser perturbados (Cleere 1999, Latta & Howell 1999, Thurber 2003). Tienen ojos relativamente grandes y ciertas especies son, hasta ahora, las únicas aves que presentan un "tapetum", estructura de aspecto granular ubicada detrás de la capa fotorreceptora de la retina, en la parte posterior del ojo, y constituida por una capa de células reflectoras de luz. El tapetum ofrece a los ojos una segunda posibilidad de absorber la luz disponible, además de ser un epitelio con pigmentación iridiscente que le confiere a los ojos la capacidad de brillar en la oscuridad (Nicol & Arnott 1974, Rojas *et al.* 2004).

Las aves nocturnas tienen una predominancia de bastones en su retina mientras que, en aves diurnas, dominan los conos. Los bastones están asociados con la visión nocturna; los conos, en cambio, están asociados con una buena agudeza visual y visión de los colores durante el día (ver Tansley & Erichsen 1985). En consecuencia, la sensibilidad visual a bajas intensidades luminosas puede mejorar aumentando el diámetro de la pupila; por su lado, la sensibilidad retiniana en presencia de poca luz puede aumentar con el incremento de la longitud y del número de los bastones (Rojas de Azuaje *et al.* 1993, Rojas *et al.* 1999a, 1999b; ver también Thomas *et al.* 2002). La proporción bastones:conos puede ser indicadora de la capacidad de visión de las especies. Los electrorretinogramas (ERG), por su parte, suministran cierta información complementaria (ver Rojas *et al.* 1997, 1999a, 1999b, 2004; McNeil *et al.* 2004). Los ERG representan la respuesta de la retina, tras la recepción

de un estímulo luminoso. Comprenden una onda a negativa, producida por los fotorreceptores, y una onda b positiva que tiene su origen en la capa nuclear interna. La amplitud de estas ondas varía de acuerdo a la intensidad del estímulo luminoso (ver Rojas *et al.* 1997, 1999a, 1999b; McNeil *et al.* 2004). Estos parámetros están estrechamente ligados a la adaptación de las aves y sirven como punto de comparación para diferenciar las especies según su modo de vida y periodo de actividad (Rojas *et al.*, 1997, 1999a, 1999b; Martin *et al.* 2004).

Hay muy poca información acerca de la capacidad visual en los Caprimulgidae; sin embargo, sus grandes ojos, la presencia de tapetum y la manera de capturar las presas, observando la silueta de las mismas teniendo el cielo como fondo, son tres indicaciones de la importancia de la visión en el comportamiento de estas aves (Martin 1990).

Este estudio tiene como finalidad comparar la estructura retiniana y sus respuestas bajo diferentes intensidades luminosas en cuatro especies de Caprimulgiformes, y examinar como se correlacionan con sus periodos de actividad. Las cuatro especies son: el Guácharo, el Chotacabras pauraque (*Nyctidromus albicollis*), el Chotacabras coliblanco (*Caprimulgus cayennensis*) y el Chotacabras menor (*Chordeiles acutipennis*). El Chotacabras pauraque caza sus presas principalmente de crepúsculo, pero se alimenta de manera mas activa de noche en presencia de luna media o llena (Latta & Howel 1999). El Chotacabras coliblanco, según Hilty (2002), al igual que los otros miembros del mismo genero, es cazador nocturno. Por su lado, el Chotacabras menor se alimenta generalmente de crepúsculo pero, en tiempo nublado, puede alimentarse incluso en mediodía; es el más diurno de todas las especies de Caprimulgidae (Latta & Baltz 1997, Cleere 1999).

MATERIALES Y MÉTODOS

Guácharos fueron capturados de día dentro de la Cueva del Guácharo, en el Parque Nacional El Guácharo, Caripe, estado Monagas, Venezuela, con la ayuda de una red tipo atarraya (~1,25 m de diámetro). Los Caprimulgidae fueron capturados en los llanos sudorientales, en las localidades de Mapire y El Tigre, estado Anzoátegui, Venezuela. La captura se hizo en las primeras horas de la noche a cielo abierto, una vez los individuos eran encandilados con una linterna.

Análisis electrofisiológico de la retina. Se utilizaron 13 Guácharos, 12 Chotacabras pauraques, 4 Chotacabras coliblancos, y 4 Chotacabras menores. Los ERG fueron obtenidos en condiciones escotópicas, después de un periodo de adaptación de 4 h en la oscuridad, con "flashes" de luz de intensidad creciente, i.e., desde –5 hasta 0 unidades logarítmicas de atenuación, con intensidad máxima de 3,31 $cd \cdot m^{-2} \cdot sec^{-1}$. Luego, después de un corto periodo en presencia de luz, los ERGs fueron obtenidos en condiciones fotópicas con "flashes" de luz de intensidad decreciente de 0 hasta –1,4 unid. log. Para una descripción más detallada de la metodología, ver Rojas *et al.* (1997, 1999a, 1999b, 2004).

Análisis histológico de la retina. Una vez obtenidos los ERG, cuatro individuos de cada especie fueron sacrificados y utilizados para el análisis histológico de retinas. Los otros fueron devueltos a su hábitat original. Trabajando con el ojo en el fijador (glutaraldehído), se desechó la copa anterior, y la retina, aún adherida a la coroides, fue dividida en nueve sectores, usando el pecten como punto de referencia. Para más detalles acerca de los sectores de la retina y de las técnicas histológicas, ver Rojas *et al.* (1997, 1999a, 1999b, 2004). Para los fines del presente articulo, sólo se tomó el sector central, el cual fue a su vez cor-

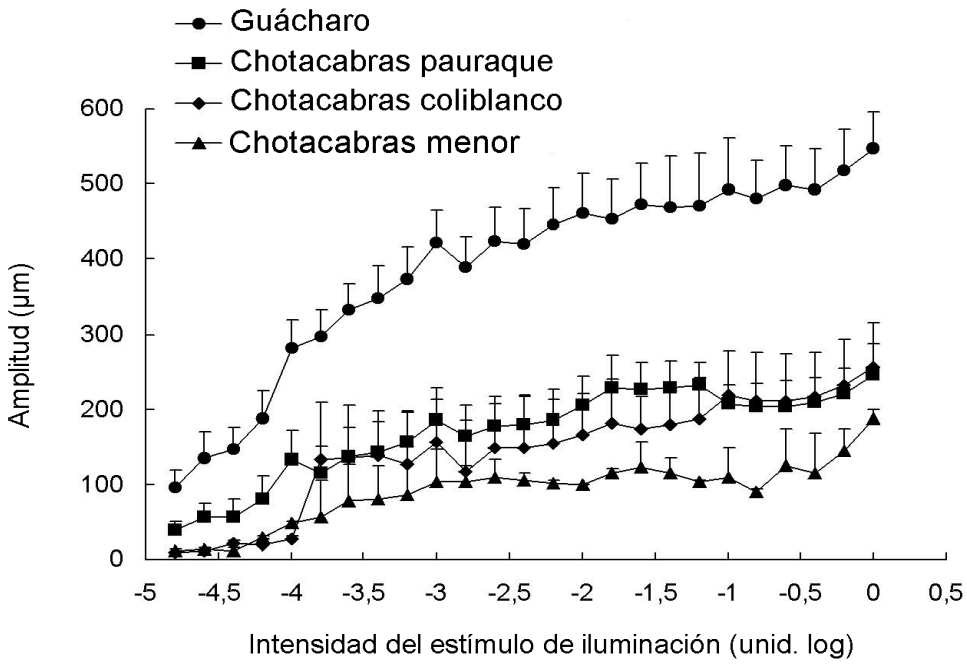

FIG. 1. Variaciones en la amplitud de la onda b (promedio ± intervalos de confianza de 95%) de las especies estudiadas en función de la intensidad del estimulo de iluminación, bajo condiciones estotópicas.

tado en secciones de ~2 mm^2. El número de bastones y conos fue contado en campos microscópicos de 238 µm. Además, se tomaron medidas de la longitud y diámetro de los segmentos externos de los fotorreceptores, y del grosor de las diferentes capas de la retina, pero no se incluyen los resultados de estas últimas en el presente documento (ver Rojas *et al.* 1999a, 1999b, 2004).

RESULTADOS

Electrofisiología

ERG escotópicos. La respuesta de la retina a la oscuridad fue significativamente superior en el Guácharo donde la onda b reveló un crecimiento lineal con el aumento de la intensidad luminosa, alcanzando su máximo (547 µV ± 50) a la intensidad más fuerte (Fig. 1). En contraste, las tres especies de Caprimulgidae mostraron, en general, una onda b escotópica con rápido crecimiento hasta una intensidad de –1,0 unid. log de atenuación, seguido por una saturación donde las amplitudes crecen y decrecen, pero no significativamente. A la intensidad más fuerte, los Chotacabras coliblanco, pauraque y menor mostraron una amplitud promedio de la onda b de 258 µV ± 57, 245 µV ± 40 y 187 µV ± 13, respectivamente. Es de hacer notar que la curva del Chotacabras menor, en su mayor parte, tiende en aislarse de las de los dos otros chotacabras.

ERGs fotópicos. La visión diurna fue significativamente menor en el Guácharo donde la onda b fotópica, a la más fuerte intensidad luminosa, desplegó una amplitud de 25 µV ± 4,4, comparada con 77 µV ± 20, 69 µV ± 18 y 60 µV ± 20 en los Chotacabras

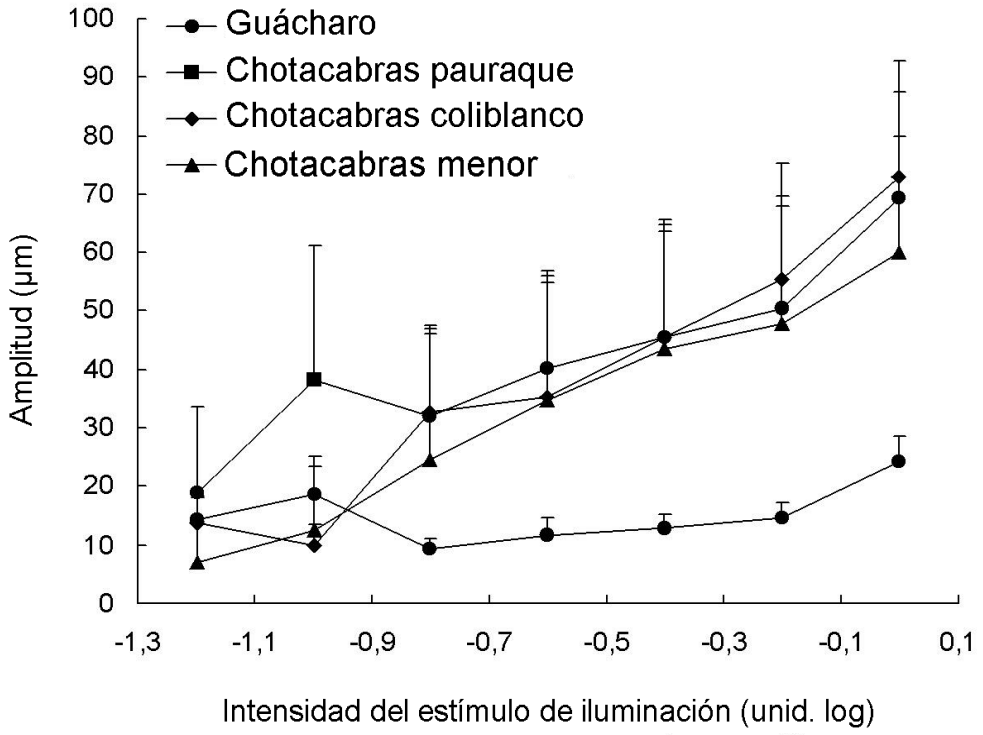

FIG. 2. Variaciones en la amplitud de la onda b (promedio ± intervalos de confianza de 95%) de las especies estudiadas en función de la intensidad del estimulo de iluminación, bajo condiciones fotópicas.

coliblanco, pauraque y menor, respectivamente (Fig. 2).

Histología

Los análisis histológicos muestran que tanto en la retina del Guácharo como en la de los tres Caprimulgidae, los bastones superan en número a los conos. En la retina central (Fig. 3), la proporción bastones:conos es de 123:1 para el Guácharo, 6:1 para el Chotacabras menor, y 5:1 para los Chotacabras pauraque y coliblanco. En el Chotacabras pauraque (Fig. 3), así como en las dos otras especies de Caprimulgidae estudiadas, los bastones se encuentran agrupados en paquetes.

A diferencia de los tres Caprimulgidae, el Guácharo presentó bastones distribuidos sobre varias hileras (Fig. 4). Tiene segmentos

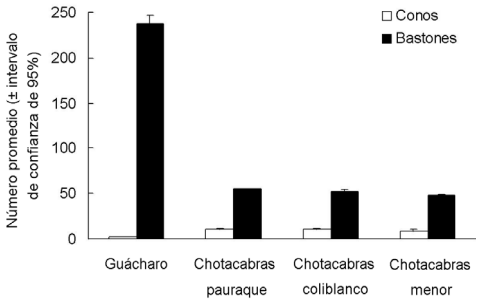

FIG. 3. Número promedio de bastones y conos (± intervalos de confianza de 95%) en un campo de observación de 238 µm en la retina central de las especies estudiadas.

externos (lugar donde se encuentra la proteína fotosensitiva) mucho más cortos (18,6 ± 0,6 µm) y delgados (1,3 ± 0,2 µm) que los de los

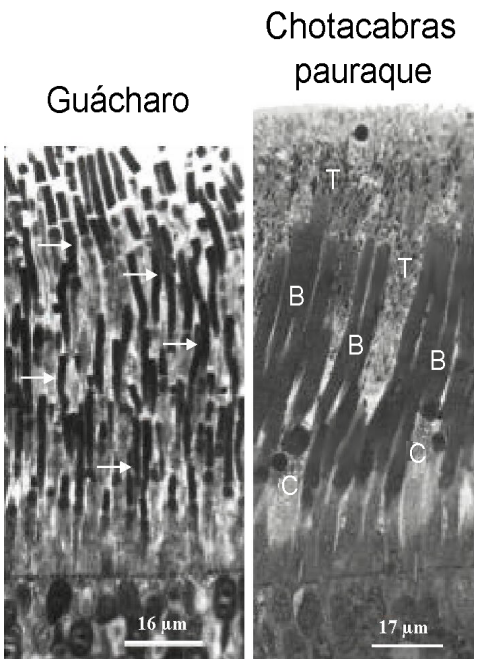

FIG. 4. Retina central del Guácharo, mostrando los segmentos externos (flechas blancas) de los bastones distribuidos sobre varias hilaras, y retina del Chotacabras Pauraque mostrando largos segmentos externos de bastones (B) y la presencia de un tapetum (T).

Chotacabras coliblanco (67,8 ± 1,9 y 5,0 ± 1,0 µm), pauraque (53,3 ± 2,9 y 4,1 ± 0,1µm) y menor (40 ± 1,0 y 4 ± 0,1 µm), respectivamente (Fig. 5).

A diferencia de los tres Caprimulgidae, los conos del Guácharo son de un solo tamaño, con un segmento interno de 25 µm de longitud y 4 µm de diámetro, y un segmento externo de 13 y 1,0 µm, respectivamente. Por su lado, los Caprimulgidae presentaron conos con diversos tamaños con un segmento interno que mide entre 28 y 34 µm de longitud y entre 4 y 5 µm de diámetro, y un segmento externo de 13 µm de longitud y 2,0 µm de diámetro.

Tanto los conos del Guácharo como los de los Caprimulgidae presentaron gotas de aceite. La oscura electrondensidad vista al microscopio electrónico de transmisión infiere que las gotas de los chotacabras son coloreadas (rojas, anaranjadas, amarillas), mientras que para el Guácharo, la poca electrondensidad (color gris) sugiere que son de color claro.

Las tres especies de chotacabras presentaron un tapetum, sin embargo, el Guácharo no cuenta con tal estructura. La configuración de tapetum es similar en los tres Caprimulgidae. En el Chotacabras pauraque, corresponde a un epitelio pigmentario espeso (54,4 ± 5,6 µm) lleno de una gran cantidad de esferas tapetales (Fig. 6). Ese epitelio contiene melanosomas en forma de bastoncitos alineados de manera paralela al borde de los bastones, y se intercala y prolonga entre estos últimos.

DISCUSIÓN

Los resultados morfológicos y electrofisiológicos de las retinas del Guácharo y de los tres Caprimulgidae comparados muestran que la visión de estas aves está estructurada y responde de manera diferente a los niveles de luz y oscuridad.

Bajo ambiente escotópico, la amplitud de la onda b (respuesta de la retina interna) del Guácharo fue significativamente superior a las de las tres especies de chotacabras. Esto puede deberse a que el Guácharo presentó cinco veces más bastones que las tres especies de Caprimulgidae, siendo muy delgados y distribuidos en varias hileras en contraste con los chotacabras que tienen una sola hilera de fotorreceptores. Probablemente se trate de una adaptación de la retina para albergar mayor cantidad de bastones por unidad de área, condición que le permitiría capturar más fotones. En el Guácharo, como en las tres especies de chotacabras estudiadas y todas las aves de hábitos principal o estrictamente nocturnos, la proporción de bastones supera a la de los conos. Sin embargo, en el Guácharo, la

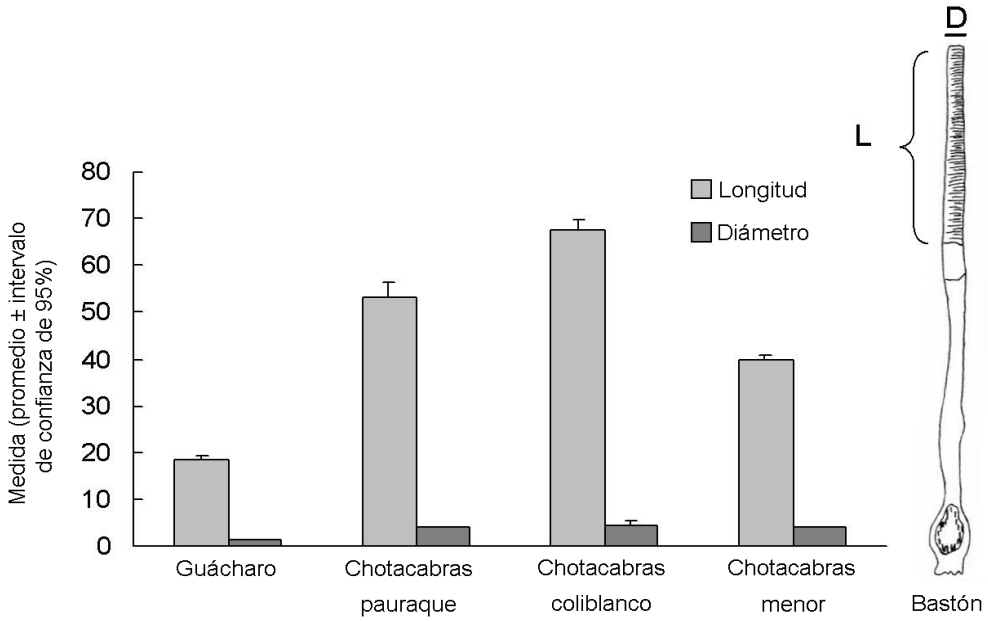

FIG. 5. Longitud y diámetro promedio (µm ± intervalos de confianza de 95%) en la retina central de las especies estudiadas. En la representación esquemática del bastón, L y D corresponden a la longitud y al diámetro, respectivamente, del segmento externo.

proporción de bastones supera la de cualquier ave estrictamente nocturna estudiada hasta el momento (Rojas *et al*., 1997, 1999a, 1999b, 2004; Martin *et al*., 2004).

Una retina dominada por bastones dispuestos en dos o más capas superpuestas, y con segmentos externos de longitud semejante, son encontrados en algunos peces de profundidades marinas y, según Munk (1966), es probablemente una característica adaptativa. Duke-Elder (1958) sugiere que este es un mecanismo para aumentar la sensibilidad, porque la cantidad de pigmento fotosensitivo es mayor, sosteniendo que una sensibilidad similar puede ser obtenida en algunos peces de profundidad por el alargamiento de los segmentos externos de los bastones. Munk (1963) propuso que varias capas superpuestas de segmentos externos de bastones representarían un mecanismo para incrementar la sensibilidad, debido a la convergencia. La convergencia retiniana es importante puesto que un gran número de células visuales adyacentes se conectan a una sola célula ganglionar por medio de las células bipolares. Este fenómeno aumenta la sensibilidad pero conduce a una considerable pérdida del poder de resolución.

En el Gúacharo, la proporción bastones:conos es de 9 a 11 veces superior a la del Búho americano (*Bubo virginianus*), estrictamente nocturno (Fite 1973), y de 4 a 18 veces superior a la del Rayador americano (*Rynchops niger*), cazador principalmente nocturno (Rojas *et al.* 1997). La poca cantidad de conos en la retina del Guácharo y la pobre respuesta de su ERG bajo condiciones fotópicas serían pruebas contundentes de que esta especie, prácticamente, no posee visión diurna. Estos hallazgos son compatibles con sus hábitos diurnos cavernícolas y su actividad de alimentación estrictamente nocturna.

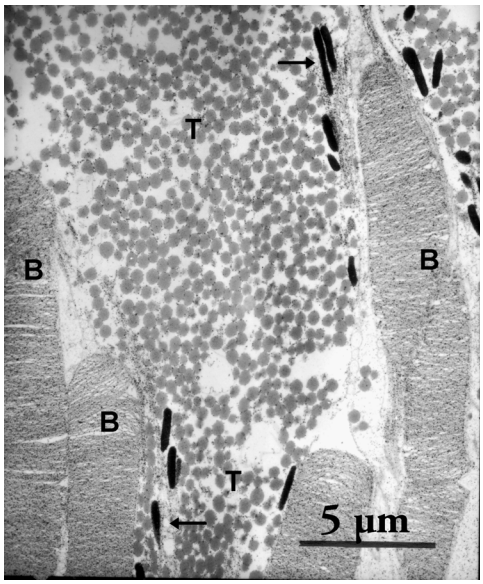

FIG. 6. Retina del Chotacabras pauraque mostrando el tapetum (T) con melanosomas en forma de bastoncitos (indicados por las flechas) y segmentos externos de bastones (B).

Ahora bien, aunque los Caprimulgidae aquí estudiados tienen mucho menos bastones que el Guácharo, su segmento externo triplica en longitud y grosor al de éste. Esta adaptación, junto con el hecho de que se agrupen en paquetes, probablemente le proporciona una buena sensibilidad retiniana.

Los tres Caprimulgidae comparados presentaron un tapetum y aproximadamente el mismo número de fotorreceptores. La configuración del tapetum corresponde a lo descrito por Nicol & Arnott (1974). El Chotacabras menor se diferencia de los dos otros Caprimulgidae estudiados, sobre todo, por la amplitud más baja de su onda b escotópica (Fig. 1) y la longitud más corta del segmento externo de sus bastones (Fig. 5). Estas características del Chotacabras menor concuerdan con sus hábitos más crepusculares, incluso diurnos, comparados con los Chotacabras coliblanco y pauraque. Por otro lado, al tener segmentos externos de sus bastones más cortos, parece requerir menos proteína fotosensitiva que los demás chotacabras. De los tres Caprimulgidae, el Chotacabras coliblanco es él que tiene los segmentos externos los más largos. Esto concuerda con sus hábitos más nocturnos. En los Caprimulgidae estudiados, se piensa que la presencia del tapetum les permitiría la reutilización de la luz que ya ha penetrado a sus ojos y, por tanto, aumentar su sensibilidad a las bajas intensidades luminosas.

Bajo ambiente fotópico, la amplitud de la onda b de las tres especies de chotacabras fue superior a la del Guácharo para intensidades superiores a –0,9 unid. log. Estos resultados muestran la superioridad de la visión diurna de los tres Caprimulgidae con respecto al Guácharo. Según la electrondensidad vista al microscopio electrónico de transmisión, las tres especies de chotacabras tienen gotas de aceite coloreadas, mientras que en el Gúacharo son claras. Se ha asociado las gotas pálidas o sin color como en búhos con la actividad nocturna y las gotas coloreadas con la vida diurna (Walls 1942, Bowmaker & Martin 1978).

En retrospectiva, se puede afirmar que el Guácharo tiene una estructura retiniana única, capaz de suministrarle la sensibilidad suficiente para mantener un estilo de vida estrictamente nocturno. Sin embargo, los chotacabras tienen una visión adaptada para ambientes claroscuros, lo que concuerda con su estilo de vida crepuscular y ocasionalmente nocturno.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio, realizado a través del Convenio de colaboración entre la Universidad de Oriente (Venezuela) y la Université de Montréal (Canada), fue financiado por los organismos siguientes: Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas de

Venezuela, Consejo de Investigación de la Universidad de Oriente, National Sciences and Engineering Research Council of Canada, y la Université de Montréal.

REFERENCIAS

Bowmaker, J. K., & G. R. Martin. 1978. Visual pigments and colour vision in a nocturnal bird, *Strix aluco* (Tawny Owl). Vision Res. 18: 1125–1130.

Cleere, M. 1999. Family Caprimultidae (Nightjars). Pp. 302–355 *in* del Hoyo, J., A. Elliott, & J. Sargatal (eds.). Handbook of the birds of the world. Volume 5: Barn-owls to hummingbirds. Lynx Edicions, Barcelona, España.

De Bellard-Pietry, E. 1957. "El Guácharo". Bol. Soc. Venez. Cienc. Nat., 18 (88): 3–41.

del Hoyo, J., A. Elliot, & J. Sargatal. 1999. Handbook of the birds of the world. Volume 5: Barn-owls to hummingbirds. Lynx Editions, Barcelona, España.

Duke-Elder, S. 1958. System of ophthalmology. Henry Kimpton, London, UK.

Fite, K. V. 1973. Anatomical and behavioral correlates of visual acuity in the Great Horned Owl. Vision Res. 13: 219–230.

Griffin, D. R. 1953. Acoustic orientation in the oil bird, *Steatornis*. Proc. Natl. Acad. Sci. 39: 884–893.

Hilty, S. L. 2002. Birds of Venezuela. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.

Konishi, M., & E. I. Knudsen. 1979. The Oilbird: Hearing and echolocation. Science 204: 425–427.

Latta, S. C., & M. E. Baltz. 1997. Lesser Nighthawk *Chordeiles acutipennis*. Pp. 1–20 *in* Poole, A., & F. Gill (eds.). The birds of North America, No. 314. Academy of Natural Sciences, Philadelphia, Pennsylvania, and The American Ornithologistsís Union, Washington, D.C..

Latta, S. C., & C. A. Howell. 1999. Common Pauraque *Nyctidromus albicollis*. Pp. 1–16 *in* Poole, A., & F. Gill (eds.). The birds of North America, No. 429. The Birds of North America, Inc., Philadelphia, Pennsylvania.

Martin, G. R. 1990. Birds by night. AD Poyser, London, UK.

Martin, G. R., L. M. Rojas, Y. Ramírez, & R. McNeil. 2004. The eyes of oilbirds (*Steatornis caripensis*): pushing at the limits of the sensitivity. Naturwissenschaften. 91: 26–29.

McNeil, R., L. M. Rojas, G. Marín, & Y. Ramírez F. 2004. Actividad nocturna y visión en aves playeras de la región Neotropical. Ornitol. Neotrop. 15 (Suppl): in press.

Munk, O. 1963. The eye of *Stomias boa ferox* Reinhardt. Vidensk. Medd. Dansk. Naturhist. Foren. 125: 353–359.

Munk, O. 1966. Ocular anatomy of some deep-sea teleosts. Andr Fred Høst & Søn, Copenhagen, Denmark.

Nicol, J. A., & H. J. Arnott. 1974. Tapeta lucida in the eyes of goatsuckers (Caprimulgidae). Proc. R. Soc. Lond. B. 187: 349–352.

Rojas de Azuaje, L. M., S. Tai, & R. McNeil. 1993. Comparison of rod/cone ratio in three species of shorebirds having different nocturnal foraging strategies. Auk 110: 141–145.

Rojas, L., R. McNeil, T. Cabana, & P. Lachapelle, 1997. Diurnal and nocturnal visual function in two tactile foraging waterbirds: The American White Ibis and the Black Skimmer. Condor 99: 191–200.

Rojas, L., R. McNeil, T. Cabana, & P. Lachapelle. 1999a. Diurnal and nocturnal visual capabilities in shorebirds as a function of their feeding strategies. Brain Behav. Evol. 53: 29–43.

Rojas, L., R. McNeil, T. Cabana, & P. Lachapelle. 1999b. Behavioral, morphological and physiological correlates of diurnal and nocturnal vision in selected wading bird species. Brain Behav. Evol. 53: 227–242.

Rojas, L. M., Y. Ramírez, R. McNeil, M. Mitchell, & G. Marín. 2004. Retinal morphology and electrophysiology of two Caprimulgiformes birds: The cave-living and nocturnal Oilbirds (*Steatornis caripensis*), and the crepuscularly and nocturnally foraging Common Pauraque (*Nyctidromus albicollis*). Brain Behav. 64: 19–33.

Snow, D. 1961. The natural history of the Oilbird, *Steatornis caripensis*, in Trinidad W. I. Part 1. General behavior and breeding habits. Zoologica 46: 27–48.

Tansley, K., & J. R. Erichsen. 1985. Vision. Pp. 623–629 *in* Campbell, R., & E. Lack (eds.). A dictionary of birds. Poyser, Calton, UK.

Thomas, B. T. 1999. Family Steatornithidae (Oilbird). Pp. 244–251 *in* del Hoyo, J., A. Elliott, & J. Sargatal (eds.). Handbook of the birds of the world. Volume 5: Barn-owls to hummingbirds. Lynx Edicions, Barcelona, España.

Thomas, R. J., T. Székely, I. C. Cuthill, D. G. C. Harper, S. E. Newson, T. D. Frayling, & P. D. Wallis. 2002. Eye size in birds and the timing of song at dawn. Proc. R. Soc. Lond. B 269: 831–837.

Thurber, W. A. 2003. Behavioral notes on the Common Pauraque (*Nyctidromus albicollis*). Ornitol. Neotrop. 14: 99–105.

Walls, G. L. 1942. The vertebrate eye and its adaptive radiation. Cranbrook Institute of Science, Blomfields Hills, Michigan.