

UCH-FC  
MAD-D  
5478  
C.1

**DISCRIMINACION CROMATICA  
EN LAS DISTINTAS REGIONES DE LA RETINA:  
ESTUDIO MEDIANTE CONDICIONAMIENTO OPERANTE  
VISUAL, BAJO FIJACION POSTURAL EN LA PALOMA.**

**Tesis  
entregada a la  
Universidad de Chile  
en cumplimiento parcial de los requisitos  
para optar al grado de  
Magister en Ciencias Biológicas.**

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**por**



**ELISA SENTIS BAHAMONDES**

**Julio 1993**

**Director de Tesis: Dr. Humberto Maturana Romesín.**

FACULTAD DE CIENCIAS  
UNIVERSIDAD DE CHILE

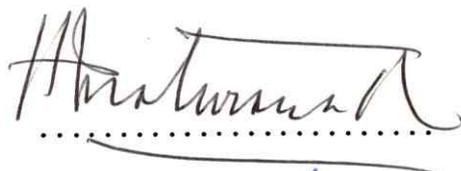
INFORME DE APROBACION  
TESIS DE MAGISTER

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias  
que la Tesis de Magister presentada por la candidata:

ELISA AMELIA SENTIS BAHAMONDES

ha sido aprobada por la Comisión Informante de Tesis como parte de  
los requisitos para optar al grado de Magister en Ciencias Biológicas  
con mención en Fisiología.

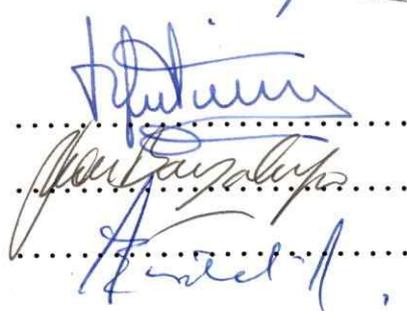
Director de Tesis:  
Dr. Humberto Maturana R.



Comisión Informante de Tesis:  
Prof. Orlando Gutiérrez C.

Dr. Juan Bacigalupo V.

Dr. Ennio Vivaldi



**A Héctor**

**A Ariel, Elisa Alina y**

**Bruno**

**Mis incondicionales**

**compañeros de estudios.**

## AGRADECIMIENTOS.

En primer lugar, agradezco al Dr. Humberto Maturana R. su afectividad, su experiencia, su sabiduría, y el facilitar la realización de este trabajo en su laboratorio. También le agradezco el enseñarme a ver la vida con otro prisma, lo que me ha permitido entender que ésta se puede disfrutar plenamente al sentir placer por lo que uno hace.

Al Dr. Jorge Mpodozis, el cual, con su inquietud científica y su especial enfoque sobre la conducta animal, me motivo a realizar esta tesis. Le agradezco su interés y paciencia en enseñarme y el haberme permitido aprender de él, con rigurosidad, el quehacer de la ciencia.

A Cecilia Babul, por ser mi compañera de trabajo, por su solidaridad y comprensión femenina para enfrentar las diferencias existentes en este mundo tan masculino.

A Hernán Díaz y al Dr. Juan Carlos Letelier, por su colaboración desinteresada en el desarrollo de esta tesis.

A Solano Henríquez, por sus infinitas ayudas, experiencias y habilidades en la construcción del montaje experimental, esenciales para la ejecución de este trabajo.

Al Dr. Juan Bacigalupo, Javier Muñoz, Juan Concha y Carla Jara, por su colaboración indirecta en este trabajo experimental.

A Malena , Carla y Carlos por ayudarme a que mi maternidad, en algunos momentos, fuera colectiva.

Agradezco a Héctor, mi esposo, la oportunidad, su inmensa paciencia y comprensión en la realización de este trabajo.

## INDICE DE MATERIAS.

LISTA DE TABLAS	viii
LISTA DE FIGURAS	ix
RESUMEN	xi
1. INTRODUCCION	1
1.1 Presentación del problema	1
1.2 Antecedentes	2
1.2.1 Regionalizaciones retinianas	2
1.2.2 Proyecciones retinianas: Vías visuales	4
1.2.3 Conductas asociadas a las regionalizaciones	9
1.2.4 Conductas cromáticas	9
1.3 Propósito de la tesis	11
2. MATERIALES Y METODOS	12
2.1 Procedimiento general	12
2.2 Descripción de las condiciones experimentales	12
2.2.1 Palomas	12
2.2.2 Montaje experimental	13
2.2.3 Sistema de restricción postural de la cabeza	14
2.2.4 Refuerzo	16

2.2.5	Mandibulación	16
2.2.6	Estimulación cromática	17
2.2.7	Técnicas conductuales	20
2.2.8	Modalidades de entrenamiento	21
2.3	Experimentos conductuales	25
2.3.1	Tipos de tareas	25
2.3.2	Transferencia del aprendizaje	25
2.3.3	Agudeza comparativa de la de discriminación cromática	26
3.	RESULTADOS	28
3.1	Registros de mandibulación	28
3.2	Transferencia del aprendizaje	33
3.2.1	Análisis de las curvas de aprendizaje	36
3.3	Agudeza comparativa de la discriminación cromática	42
3.3.1	Rendimientos comparativos en distintas posiciones del campo visual	42
3.3.2	Sensibilidad al tamaño del estímulo en 110°	50
3.4	Movimientos oculares	54
3.5	Modalidades de entrenamiento	54

4.	DISCUSION	56
	4.1 Transferencia del aprendizaje	56
	4.2 Agudeza comparativa de la discriminación cromática	56
	4.3 Movimientos oculares	57
5.	BIBLIOGRAFIA	59
6.	ANEXOS	63
	6.1 Experimentos Futuros	63
	6.2 Registros de Espectrofotometría	64

## LISTA DE TABLAS

Tabla 1	Filtros de color.
Tabla 2	Filtros neutros.
Tabla 3	Isointensidad.
Tabla 4	Configuración de estímulos cromáticos para las palomas experimentales.
Tabla 5	Rendimiento comparativo en 40°.
Tabla 6	Rendimiento comparativo en 130°.

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1. Areas de la retina de la paloma.
- Figura 2. Vias visuales en aves.
- Figura 3. Montaje experimental.
- Figura 4. Casco de fijación.
- Figura 5. Protocolo de tipo secuencial.
- Figura 6. Protocolo de tipo simultáneo.
- Figura 7. Registro de mandibulación.
- Figura 8. Registro de mandibulación.
- Figura 9. Registro de mandibulación.
- Figura 10. Curva de aprendizaje.
- Figura 11. Curva de aprendizaje.
- Figura 12. Curva comparativa de aprendizaje.
- Figura 13. Curva comparativa de aprendizaje.
- Figura 14. Curva comparativa de aprendizaje.
- Figura 15. Curva comparativa de aprendizaje.
- Figura 16. Rendimiento comparativo en distintas posiciones del campo visual.
- Figura 17. Rendimiento comparativo en distintas posiciones del campo visual.

- Figura 18. Rendimiento comparativo en distintas posiciones del campo visual.
- Figura 19. Rendimiento comparativo en distintas posiciones del campo visual.
- Figura 20. Sensibilidad al tamaño del estímulo en  $110^{\circ}$ .
- Figura 21. Sensibilidad al tamaño del estímulo en  $110^{\circ}$ .
- Figura 22. Sensibilidad al tamaño del estímulo en  $110^{\circ}$ .
- Figura 23. Comparación del aprendizaje entre protocolos.
- Figura 24. Registro de espectrofotometría para la serie de filtros de color amarillo.
- Figura 25. Registro de espectrofotometría para la serie de filtros de color rojo.
- Figura 26. Registro de espectrofotometría para la serie de filtros de color verde.
- Figura 27. Registro de espectrofotometría para la serie de filtros de color azul.

## RESUMEN

El objetivo de esta tesis fue estudiar la conducta visual de discriminación cromática en la paloma, con la finalidad de determinar si existe regionalización de esta conducta, y, si la hay, determinar si tal regionalización está asociada o no a la regionalización anatómica que presenta la retina de estas aves.

Se estudió esta conducta visual en cuatro palomas (*Columba livia*) mediante condicionamiento operante, bajo fijación postural. Dichas palomas fueron sometidas a realizar tres tipos de tareas: a) transferencia del aprendizaje, b) agudeza de la discriminación cromática en distintas posiciones del campo visual, y c) sensibilidad al tamaño del estímulo en áreas posteriores del campo visual. En todas estas tareas las palomas tenían que discriminar un estímulo positivo, correspondiente al color de entrenamiento, de un estímulo negativo, que podía corresponder a un color contrastante o a una gradación del estímulo positivo. El refuerzo utilizado en el condicionamiento operante fue agua.

Los resultados obtenidos en este estudio, muestran que existe: a) direccionalidad en la transferencia del aprendizaje desde la posición frontal hacia la posición lateral, es decir, que el aprendizaje de la discriminación cromática en la zona lateral del campo visual sólo ocurre después de su aprendizaje frontal previo, b) una disminución o pérdida de la discriminación cromática en posiciones posteriores del campo visual ( $110^{\circ}$  y  $130^{\circ}$ ) y c) tal disminución en la zona de los  $110^{\circ}$  (posterior) es función del tamaño de los estímulos.

En este estudio también se observaron en forma cualitativa movimientos oculares que se estiman no superiores a  $30^{\circ}$ . Aunque estos movimientos crean incertidumbre sobre el área retiniana precisa en que se proyecta el estímulo, esta incertidumbre no afecta los resultados fundamentales indicados más arriba. Por este motivo, con este estudio no se puede decidir sobre la relación fina entre la regionalización de las habilidades de discriminación cromática y la regionalización anatómica de la retina.

Se sugiere que para una determinación fina de esta asociación hay que realizar un estudio oculográfico que permita saber precisamente en que parte de la retina cae la imagen del estímulo, en cada instante del mirar de la paloma. El procedimiento para tal estudio se propone en un anexo.

## 1. INTRODUCCION

### 1.1. Presentación del problema.

El estudio experimental de la conducta visual de las aves muestra que éstas pueden hacer discriminaciones cromáticas, tales como clasificaciones de colores (Blough, P.M., 1972; Delius, J.D., Emmerton, J., 1979), y distinciones de bordes espectrales en movimiento (Mpodozis, 1991). Estudios experimentales en nuestro laboratorio muestran también que la discriminación cromática de las aves no está asociada a la composición espectral de la luz (Babul, 1990). En la vida silvestre de las aves, la discriminación cromática seguramente se asocia a los distintos espacios de su conducta visual, tales como cortejo, vuelo, vigilancia y alimentación, aunque aún sabemos poco de cómo participan estas discriminaciones en los distintos aspectos de dichas conductas.

En este estudio, nos interesa entender cómo participa la regionalización retiniana de las aves en la generación de las distintas operaciones de discriminación cromática que ellas realizan. En particular, queremos saber si existe una regionalización de la conducta de discriminación cromática, y si esta regionalización se asocia a la regionalización que presenta la retina de los vertebrados en lo que se refiere a densidades y clases celulares.

Este trabajo se realizó específicamente en palomas (*Columba livia*). Estas, son aves sociales y voladoras que tienen hábitats terrestres, urbanos y rurales. Su alimentación es principalmente granívora. No presentan un dimorfismo sexual notable, son monógamas, y su nidificación es en alturas (Goodwin, D., 1983).

Sus ojos están dispuestos lateralmente en la cabeza, lo que les proporciona una visión panorámica adecuada para el vuelo así como para su alimentación terrestre. En este amplio campo de visión existe una pequeña región de superposición binocular frontal (Martinoya, et al. 1981).

Debido a que estas aves presentan gran plasticidad conductual, se han realizado con ellas variados y numerosos estudios psicofísicos y de aprendizaje, que constituyen un trasfondo experiencial adecuado para estudiar los sustratos neurobiológicos que estarían participando en la realización de sus distintas conductas visuales. Este estudio es una contribución en esa dirección.

## **1.2. Antecedentes.**

### **1.2.1. Regionalizaciones retinianas.**

Una interesante característica del sistema visual de los vertebrados es la anisotropía o regionalización retiniana, es decir, una distribución diferencial de los elementos celulares que componen la retina. El sistema visual de la paloma, también presenta anisotropías retinianas.

En la paloma, una de estas anisotropías es la división de la retina en dos áreas anatómicamente distintas: el campo rojo y el campo amarillo. El color de cada campo está dado por la inclusión de gotas coloreadas de aceite en los conos, y su distribución diferencial a través de la retina (Bloch y Maturana, 1971). (ver Fig. 1).

Existen gotas de aceite de cinco colores diferentes, y, por lo tanto, cinco clases de conos según el color de la gota de aceite que cada uno de ellos contiene.

Tanto el campo rojo como el campo amarillo están compuestos por los cinco distintos tipos de conos, aunque en proporciones diferentes (Bowmaker , 1977). Las gotas de aceite actúan como filtros de corte, que eliminan distintas partes del espectro visible.

El área binocular del campo visual, al frente y bajo el pico del ave, se proyecta en el campo rojo. El campo visual lateral monocular se proyecta en el área amarilla de la retina.

El sistema visual de los vertebrados presenta también regionalizaciones retinianas en la distribución de las células ganglionares (Polyak, 1957). En aves, dichas regionalizaciones se caracterizan por la presencia de dos regiones de mayor densidad celular: una central, área centralis, y otra dorso-temporal o área dorsalis. Estas regiones pueden ser o no foveadas, y se asocian a dos modos distintos de visión: uno frontal y otro lateral (Martinoya et al. 1981, Polyak, 1957, Maldonado, 1985).

Martinoya et al., 1981, usando métodos fotográficos y ópticos, establecieron las proyecciones de estas regiones retinianas en el campo visual, y determinaron que el área dorsalis se asocia con la región frontal del campo visual, mientras que, el área centralis, se asocia a la región lateral de éste. El área dorsalis por lo tanto se asocia a la zona binocular del campo visual. Esta área no es foveada, en cambio el área centralis, que se asocia a la zona monocular del campo visual, sí lo es.

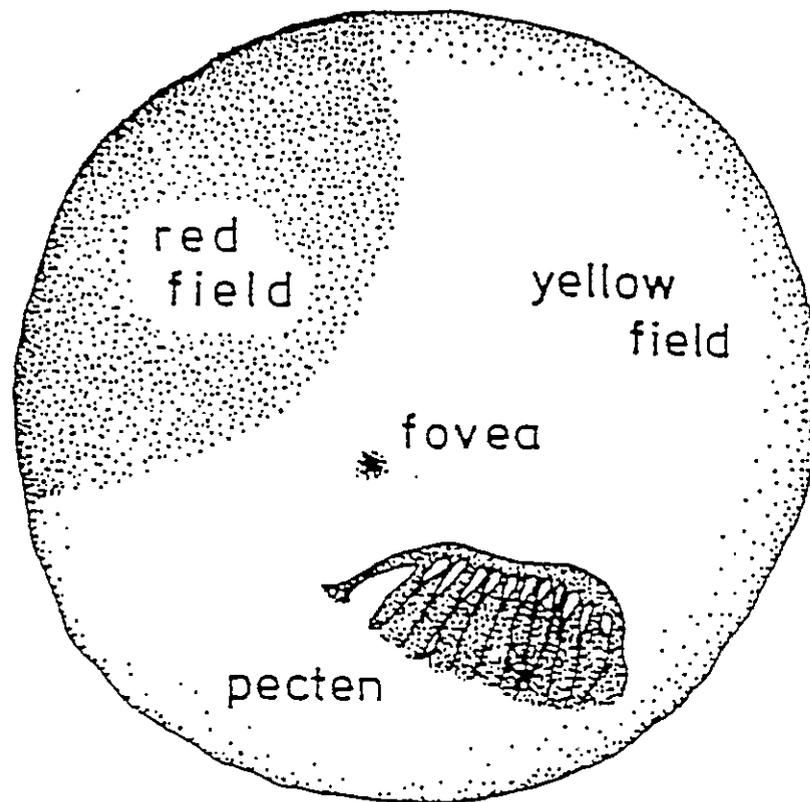


Fig. 1. Areas de la retina de la paloma.  
Esquema de la extensión y localización de las áreas roja y amarilla en la retina de la paloma; en este esquema se aprecia también fovea y pecten. (Delius, Jahnke-Funk y Hawker, 1981).

### 1.2.2. Proyecciones retinianas: Vías Visuales.

En el sistema visual de los vertebrados se reconocen tres vías principales de proyección retiniana al sistema nervioso central: la proyección retino-talámica (tálamo-fugal), la proyección retino-tectal (tecto-fugal) y la proyección retino-pretectal (sistema óptico accesorio), las que se encuentran desarrolladas diferencialmente en los distintos

vertebrados (Polyak, 1957; Lennie, 1980). En las aves la vía tecto-fugal es predominante con respecto a las otras vías.

En la vía tálamo-fugal se encuentra un grupo de tres núcleos, los cuales colectivamente constituyen los núcleos ópticos principales del tálamo (OPT); dichos núcleos son comparables al núcleo geniculado lateral dorsal que está presente en reptiles y mamíferos. En palomas, el OPT tiene representación retinotópica y se proyecta bilateralmente al wulst visual en el telencéfalo dorsal. Las unidades del OPT, tienen campos receptivos pequeños. Algunas de ellas responden a estímulos en movimiento, sin presentar sensibilidad direccional (Shimizu, T., Karten, H., 1990; Emerton, J., 1983).

Conductualmente, esta vía está relacionada a la discriminación de contornos espaciales estáticos, y no se ha establecido fehacientemente su asociación con la discriminación de categorías cromáticas (Mpodozis, 1991, Bloch et al, 1984, Maldonado, 1985).

En la vía tecto-fugal, la proyección retiniana va al tectum óptico contralateral, con una completa decusación en el quiasma óptico. Existe retinotopía en capas superficiales del tectum, y las células o unidades de éste responden a estímulos en movimiento, y tienen preferencias definidas en relación a la dirección, el tamaño y a la orientación del estímulo.

El tectum óptico se proyecta al núcleo rotundus, que es una estructura talámica. En este núcleo, un 80% de las neuronas tienen campos receptivos visuales grandes con sensibilidad al movimiento.

El núcleo rotundus se proyecta al ectoestriado. Las neuronas de esta última estructura poseen grandes campos receptivos y son sensibles o responden a estímulos en movimiento con selectividad direccional. El ectoestriado se proyecta al DVR

(protuberancia ventricular dorsal) que es una estructura ubicada en la pared lateral del telencéfalo y que está presente en reptiles y pájaros, y es funcionalmente equivalente al pallium de los mamíferos.

En el sistema óptico accesorio de la paloma existen cuatro núcleos pretectales principales, tres de ellos con una fuerte proyección neuronal de la retina y el cuarto con una proyección retinal leve.

Las vías aferentes principales al nBOR (núcleos de la raíz óptica basal) son las células ganglionares desplazadas de la retina contralateral. Dicho núcleo tiene conexiones con las áreas visuomotoras, incluyendo el complejo oculomotor y vestibulocerebeloso. Los núcleos de esta vía se asocian al nistagmus optokinético, al reflejo pupilar, y al reflejo optomotor (Shimizu, T., Karten, H., 1990). (ver Fig.2).

Estas vías principales de proyección retiniana son asociables a tres modos distintos de actividad fisiológica celular: a) la vía tecto-fugal presenta una fisiología predominantemente fásica, con células que responden transientemente al cambio de luminosidad, y son sensibles a movimiento; b) la vía tálamo-fugal presenta una actividad visual predominantemente tónica, de respuesta mantenida frente a la excitación visual, con una escasa sensibilidad al movimiento, la que está restringida a velocidades y frecuencias bajas; los campos receptivos celulares presentan periferia inhibitoria, asociable a la oponencia cromática; c) la vía óptico accesoria presenta una fisiología "lenta", con células que poseen grandes campos receptivos, sensibles a movimientos lentos (5°/s) en direcciones preferenciales de regiones amplias del campo visual, sin importar las características geométricas de las configuraciones visuales que se usen como estímulos (Lennie et al., 1980; Maldonado et al., 1988; Mackenna y Wallman, 1985; Varela et al., 1983; Brito et al., 1981; Jassik-Gerschenfeld et al., 1979.; Maturana, 1964).

En las aves Falconiformes y Strigiformes, se ha demostrado anatómicamente que las regionalizaciones retinianas de las células ganglionares están asociadas diferencialmente a las vías tecto y tálamo fugal, encontrándose que la región de la visión frontal está más representada en la vía talámica, en tanto que la región de la visión lateral lo está en la vía tectal (Bravo y Petigrew, 1981; Bravo e Inzunza, 1983). Estudios en paloma y pollo asocian el sistema óptico accesorio con las células ganglionares desplazadas (Mackenna y Wallman, 1985; Karten et al., 1977; Fite et al., 1979).

De acuerdo a lo expuesto, se puede decir que la vía tecto-fugal está asociada a la región lateral monocular, que la vía tálamo-fugal está asociada a la región frontal binocular, y que el sistema óptico accesorio tiene una representación del horizonte visual.



### 1.2.3. Conductas asociadas a las regionalizaciones retinianas.

Estudios conductuales realizados en aves, han intentado establecer diferencias funcionales entre las distintas conductas visuales asociadas a las diferentes regiones retinianas (Bloch y Martinoya, 1978, 1982, 1983, 1984). Por ejemplo, Martinoya et al. (1980, 1983, 1984) han determinado que la mirada frontal, mediada por el área dorsalis (región temporal de mayor densidad de células ganglionares), se asocia a la discriminación fina de objetos estáticos cercanos, en tanto que la mirada lateral monocular, mediada por la fovea central, se asocia a la vigilancia visual y a la distinción de objetos distantes en movimiento. Maldonado et al (1988) señalan la existencia de dos modos distintos de mirar, uno frontal, si el objeto de atención está en movimiento lento o estático y, otro lateral, si lo está en movimiento rápido. Estos dos modos de mirar corresponden a los ángulos de fijación horizontal que se asocian con la proyección del área dorso-temporal y la fovea central, respectivamente.

### 1.2.4. Conductas cromáticas.

Se entenderá por discriminación cromática a la conducta diferencial del animal frente a distintos colores, donde se realiza una distinción de color con independencia de su denominación. (Babul, 1990).

Las aves tienen visión cromática y aprenden a discriminar colores rápidamente, estableciéndose que la paloma tiene una visión por lo menos tricrómata (Thompson, Palacios y Varela, 1992).

La sensibilidad espectral de la paloma se extiende, desde los 300 nm. a los 700 nm. (Emerton y Delius, 1980). La sensibilidad espectral de cada cono está asociada a la presencia de la gota lipídica que se encuentra en él.

En el ámbito de las conductas cromáticas, se ha podido establecer que las palomas realizan al menos dos tipos distintos de operaciones conductuales de distinción cromática: uno tónico, asociado a la presentación de estímulos cromáticos estáticos (Wright, 1979), y otro fásico, asociado a la presentación de bordes espectrales en movimiento, probablemente relacionado con el sistema óptico accesorio que constituye la cromaticidad del reflejo optomotor (Wallman et al, 1981; Mpodozis, 1991). A este respecto, en nuestro laboratorio se ha hallado que lesiones en el núcleo talámico geniculado ventral (Glv) de la paloma, interfieren con la distinción del color en la conducta de denominación cromática, sin alterar la cromaticidad de la reacción optomotora. Dado que el núcleo Glv parece ser en aves el principal retinorecipiente de las fibras tónicas color oponente, el hallazgo mencionado implica una participación diferencial de las vías talamo fugal y óptico accesorio, en la generación de las distintas conductas cromáticas de las aves (Mpodozis, 1991).

Otras observaciones experimentales que se han realizado en nuestro laboratorio, han mostrado que en la retina de la paloma las respuestas color oponente se hallan asociadas a las células ganglionares de respuesta tónica, encontrándose éstas restringidas a la zona dorso lateral de la mirada frontal binocular. Al mismo tiempo, las células ganglionares de respuesta fásica no presentan color oponencia, y se distribuyen de manera más general, pero concentradas en la zona central de la mirada lateral (Mpodozis, 1991). Esto significaría una segregación de la color oponencia y, por ende, de las conductas asociadas a esta color oponencia.

### **1.3. Propósito de la tesis.**

Este trabajo experimental es un estudio psicofísico de una de las conductas cromáticas de la paloma y tiene el propósito de determinar si la discriminación de categorías cromáticas está o no regionalizada en la retina de estos animales y, si lo está, constatar si tal regionalización sigue la regionalización anatómica que la retina presenta.

Este estudio se realizó mediante condicionamiento operante visual, bajo fijación postural en la paloma.

## 2. MATERIALES Y METODOS

### 2.1. Procedimiento general:

Para cumplir con el objetivo de este estudio, el diseño experimental constó de dos etapas. La primera consistió en comparar el aprendizaje de tareas de discriminación cromática entre la mirada frontal y lateral, diseñando para ello situaciones experimentales que permitieron estudiar el fenómeno de la transferencia del aprendizaje. En la segunda etapa, se estudió la discriminación cromática en distintas regiones del campo visual. Tomando en consideración los resultados de la primera etapa, se procedió a comparar los rendimientos de las tareas de discriminación cromática desde la región frontal hacia posiciones más posteriores del campo visual.

### 2.2. Descripción de las condiciones experimentales.

#### 2.2.1. Palomas.

Los estudios conductuales se realizaron con palomas adultas *Columba livia*, de un peso aproximado de 300 g., sin importar sexo, las cuales fueron mantenidas en un vivero, en jaulas individuales, con control de la iluminación y la temperatura ambiental. La alimentación, consistente en trigo, era administrada *ad libitum*.

Al iniciar este estudio, las palomas fueron por una vez privadas de agua durante dos días antes de comenzar las sesiones experimentales, las que se extendieron durante cinco días de trabajo continuo, con una interrupción de dos días de descanso en los cuales los animales no estaban privados de agua. Una vez comenzado este estudio, en los días de trabajo las palomas recibieron agua solamente durante las sesiones experimentales.

### 2.2.2. Montaje experimental

Los experimentos se realizaron en un cuarto oscuro, en el cual se dispusieron los elementos del diseño experimental de la siguiente manera: al centro del cuarto se colocó una caja de Skinner modificada, de paredes opacas, provista en su parte anterior de un campímetro o telón de proyección. Este campímetro es un casco esférico de acrílico blanco difusor, de 40 cms. de radio, y de una superficie angular total de  $234^{\circ}$ , el que por transiluminación permitía la proyección de varios círculos de diferentes colores. Dicho campímetro fue graduado cada  $10^{\circ}$  en coordenadas de paralelos y meridianos.

Para una paloma dispuesta con su pico apuntando hacia la intersección de la línea ecuatorial con el meridiano cero del campímetro, y cuya cabeza está ubicada en el centro de éste, el campímetro constituye una representación casi total de su campo visual. El radio de este campímetro (40 cm.) fue escogido atendiendo a que a esa distancia una paloma es hemétrope para las miradas frontal y lateral (Martinoya et al., 1981). El interior de la caja de Skinner fue iluminado tenue y homogéneamente con luz blanca de una intensidad tal que permitía el funcionamiento de un sistema de video. Las paredes laterales de la caja de Skinner estaban provistas de visores unidireccionales, que permitían la inspección del interior a través de un sistema de video, el que constaba de

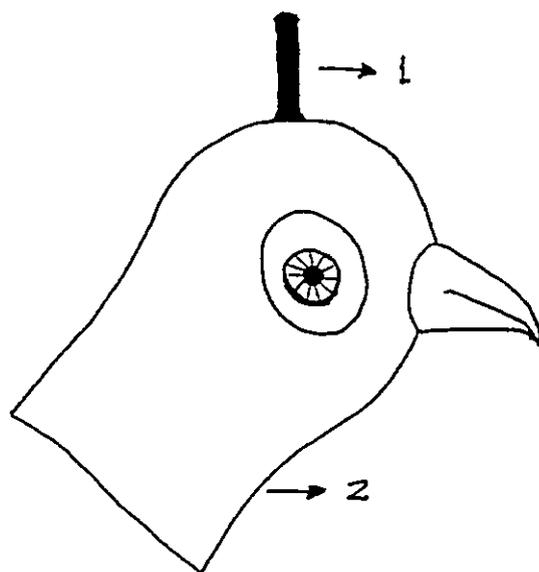
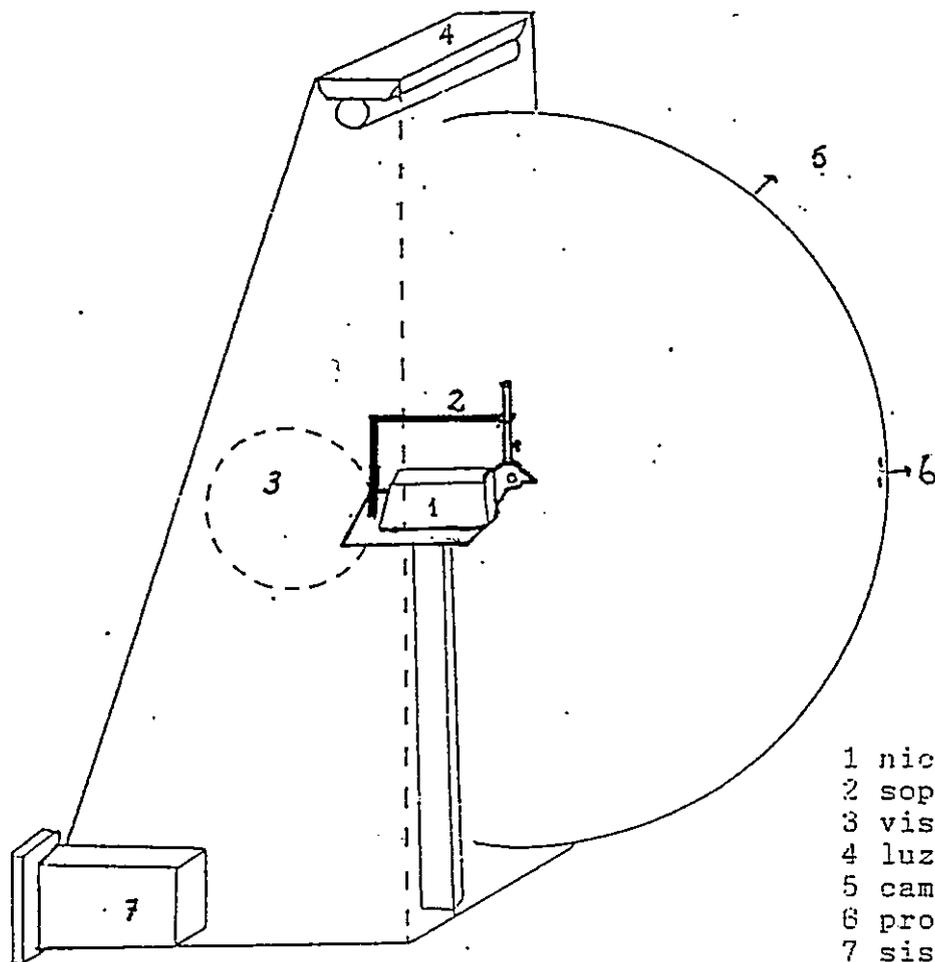
una cámara de video (Sony, Handycamn 8) conectada a un monitor, ubicado frente al experimentador. Este monitor permitía observar la conducta del animal. El campímetro era abatible lateralmente para permitir la maniobras en el interior de esta caja. Dentro de esta caja, se encontraba un nicho que inmovilizaba el cuerpo del animal, sin incluir la cabeza y el cuello. Este nicho estaba montado sobre una plataforma que permitía ubicar al animal en una orientación similar a la natural, considerando el punto de su mejor binocularidad.

La plataforma en que se encontraba la paloma admitía una rotación graduada que permitía cambiar su orientación, lo que hacía posible, girando la paloma, tener acceso a partes posteriores de su campo visual (ver Fig.3).

### **2.2.3. Sistema de restricción postural de la cabeza.**

Para fijar la cabeza de las palomas se confeccionó un casco de plástico semiflexible. Este casco cubría completamente la cabeza de los animales, dejando libre los ojos y las mandíbulas. La parte superior del casco tenía incorporado un vástago de aluminio, el cual era fijado mediante un soporte, dispuesto de modo tal que no interfería con el campo visual del animal. Este sistema de fijación inmovilizaba la cabeza de la paloma sin interferir con su campo visual, y permitía un libre movimiento de las mandíbulas (ver fig.3 y 4).

Todo este dispositivo fue ajustado de modo tal que en la posición final el punto medio interocular de los animales coincidiera con el centro del campímetro, en tanto que el pico de los animales apuntaba a la intersección del ecuador con el meridiano cero.



#### 2.2.4. Refuerzo.

Para recompensar al animal, se construyó un dispositivo comandado electrónicamente que permitía al experimentador liberar una pequeña gota de agua sobre la mandíbula superior, cada vez que un interruptor era pulsado. Este dispositivo no interrumpía el campo visual del animal, y consistía en una cánula plástica, conectada, mediante una válvula solenoide, a un recipiente de agua en altura, sujeta a su mandíbula superior por medio de un pequeño anillo de goma. El agua se administraba como refuerzo, cada vez que la paloma movía sus mandíbulas (mandibulaba) en respuesta a las situaciones experimentales deseadas.

#### 2.2.5. Mandibulación.

Debido a que el método de entrenamiento permitía una observación cualitativa de la respuesta de mandibuleo frente a los estímulos positivos y negativos, se procedió a generar un sistema de registro de mandibuleo que midiese la abertura del pico en cada instante. Este método es el siguiente: en la mandíbula superior se puso un transistor de efecto Hall, cuya corriente era modulada por un imán ubicado en la mandíbula inferior. Por lo tanto, cuando variaba la abertura entre las dos mandíbulas, cambiaba la intensidad del campo magnético que fluía a través del transistor en la mandíbula superior. Con esto se producía una corriente que era una función exponencial de la distancia entre las dos mandíbulas. Para tener una descripción adecuada del curso temporal de la abertura del pico, se usó un computador 386, una tarjeta de adquisición de datos (LabMaster) y un programa especialmente diseñado para muestrear la señal proveniente del transistor de

efecto Hall y así tener un registro en función del tiempo de la apertura del pico. Esa señal fue muestreada por un período de 12 s., comenzando entre uno y dos segundos antes de la presentación del estímulo. La adquisición de datos estaba sincronizada manualmente con el desarrollo del protocolo de entrenamiento. Una vez iniciada la adquisición de datos la frecuencia de muestreo entre presentaciones era cada 6,25 s., valor determinado por el computador ( ver Figs. 7, 8 y 9).

#### **2.2.6. Estimulación cromática.**

La estimulación visual se realizó mediante un sistema de proyección e iluminación que constaba de una proyectora (Cabin m 150, de 150 watts) provista de un obturador manual, y dos sistemas de fibras ópticas contruidos de tal manera que tenían incorporada una fuente luminosa, filtros de color, filtros neutros, un obturador, un sistema de ventilación y un filtro calórico.

Dicho sistema de proyección permitió la presentación, en forma independiente, de uno o dos círculos de diferentes colores y tamaños angulares en distintas regiones del campo visual.

Para generar los estímulos cromáticos, se usaron filtros de gelatina de distinta transmisión espectral, llevados a isointensidad por adición de filtros neutros, calibrados mediante un radiómetro piroeléctrico (Láser rk-5100). La intensidad de los estímulos cromáticos podía ser variada al azar por el experimentador, en un rango de +0.3 a -0.3 unidades logarítmicas, mediante una tira de filtros neutros dispuestos en forma de cuña óptica (ver tablas 1, 2, 3).

TABLA 1: FILTROS DE COLOR

COLOR	MEDIDA DE RADIÓMETRO
AMARILLO	
Am-1	.109x10 <sup>-3</sup>
Am-2	.097x10 <sup>-3</sup>
Am-3	.131x10 <sup>-3</sup>
Am-4	.103x10 <sup>-3</sup>
AZUL	
A-1	.038x10 <sup>-3</sup>
A-2	.012x10 <sup>-3</sup>
A-3	.022x10 <sup>-3</sup>
A-4	.024x10 <sup>-3</sup>
VERDE	
V-1	.013x10 <sup>-3</sup>
V-2	.029x10 <sup>-3</sup>
V-3	.026x10 <sup>-3</sup>
V-4	.017x10 <sup>-3</sup>
ROJO	
R-1	.049x10 <sup>-3</sup>
R-2	.100x10 <sup>-3</sup>
R-3	.060x10 <sup>-3</sup>

TABLA 2: FILTROS NEUTROS

FILTROS NEUTROS	MEDIDA DE RADIÓMETRO	PORCENTAJE DE TRANSMITANCIA
16 x 1/2	.020x10 <sup>-3</sup>	10%
8 x 1/2	.136x10 <sup>-3</sup>	70%
8 x 1 1/2	.067x10 <sup>-3</sup>	40%
11 x 1/2	.055x10 <sup>-3</sup>	30%

\* Las unidades radiométricas están expresadas en W/cm<sup>2</sup>

TABLA 3: ISOINTENSIDAD

COLOR	FILTRO NEUTRO	PORCENTAJE DE TRANSMITANCIA
<b>AMARILLO</b>		
Am-1	16 x 1/2	10%
Am-2	16 x 1/2	10%
Am-3	16 x 1/2	10%
Am-4	16 x 1/2	10%
<b>AZUL</b>		
A-1	8 x 1/2	10%
A-2	S/F	10%
A-3	S/F	10%
A-4	S/F	10%
<b>VERDE</b>		
V-1	S/F	10%
V-2	8 x 1/2	10%
V-3	8 x 1/2	10%
V-4	S/F	10%
<b>ROJO</b>		
R-1	8 x 1 1/2	10%
R-2	16 x 1/2	10%
R-3	11 x 1/2	10%

\* S/F = Sin Filtro Neutro

### 2.2.7. Técnicas conductuales.

En todos los experimentos realizados, la tarea de los animales consistía en discriminar cromáticamente un estímulo positivo de uno o varios estímulos negativos, presentados en distintas secuencias y posiciones, según los diferentes experimentos desarrollados.

La respuesta conductual esperada era la siguiente: frente al estímulo positivo la palomas debían mandibular y no debían hacerlo en presencia del estímulo negativo. Los animales eran recompensados con seis pulsos de agua en cada ensayo, sólo cuando mandibulaban repetitivamente durante los cinco segundos siguientes al inicio de la presentación del estímulo positivo. Si los animales mandibulaban en presencia del estímulo negativo, no eran recompensados, sino castigados dando sólo tres pulsos de agua en la próxima recompensa. Los estímulos eran presentados por un periodo continuo de 10 s., alternados entre sí por un periodo de 20 s. Las palomas fueron entrenadas diariamente a la misma hora y las sesiones de entrenamiento constaban de treinta ensayos.

El criterio establecido para evaluar el aprendizaje fue la obtención de un 80% de aciertos (respuestas correctas) en tres sesiones consecutivas. Este es criterio estándar que se usa ampliamente en los estudios de aprendizaje. Se consideraba respuesta correcta el mandibuleo repetitivo dentro de los cinco primeros segundos de la presentación del estímulo positivo, y la ausencia de mandibuleo repetitivo durante la presentación de los estímulos negativos. Se estimó respuestas incorrectas a la ausencia de mandibuleo repetitivo durante la presentación del color positivo y el mandibuleo sistemático durante la presentación de los estímulos negativos. Los mandibuleos episódicos, de baja

frecuencia, o de baja amplitud, no eran considerados como respuestas conductuales.

Una vez alcanzado el criterio de aprendizaje, los animales eran sometidos a una nueva tarea.

Atendiendo a la cinética del aprendizaje de este tipo de tareas en los animales experimentales (ver fig. 12, 13, 14 y 15), una tarea se consideraba no lograda cuando el animal no alcanzaba el criterio establecido en un lapso de diez sesiones de entrenamiento.

#### **2.2.8. Modalidades de entrenamiento.**

Las palomas fueron sometidos a dos modos de entrenamiento: uno de tipo secuencial y el otro de tipo simultáneo. En términos generales, ambos modos de entrenamiento consistieron en la presentación de estímulos positivos y negativos estáticos, alternados azarosamente. En los experimentos se utilizó estímulos de tres tamaños distintos, los tamaños mayores se utilizaron como un llamado de atención para facilitar el aprendizaje del animal y el estímulo de menor tamaño era para analizar la capacidad de discriminación en las distintas zonas de la retina.

El protocolo para el entrenamiento de tipo secuencial consistió en la presentación de un solo estímulo cromático cada vez, ya sea positivo o negativo, en forma sucesiva durante la sesión experimental. El tamaño de estos círculos de color fueron de 7°, 3° y 2°. En cambio, en el protocolo para el entrenamiento de tipo simultáneo, se presentaron dos círculos de color de igual tamaño al mismo tiempo durante cada ensayo. Uno de los círculos, independientemente de su posición, siempre tenía el color positivo, en tanto el color del otro círculo variaba azarosamente, entre positivo y negativo, de presentación en

presentación. Los tamaños de los círculos usados fueron: 4,3°, 3,6° y 2°.

En el protocolo secuencial el animal aprendía a responder con mandibuleo si el estímulo tenía el color del positivo. En el simultáneo, el animal aprendía a responder con mandibuleo si los dos estímulos presentados cada vez eran cromáticamente iguales (ver Fig.5 y 6).

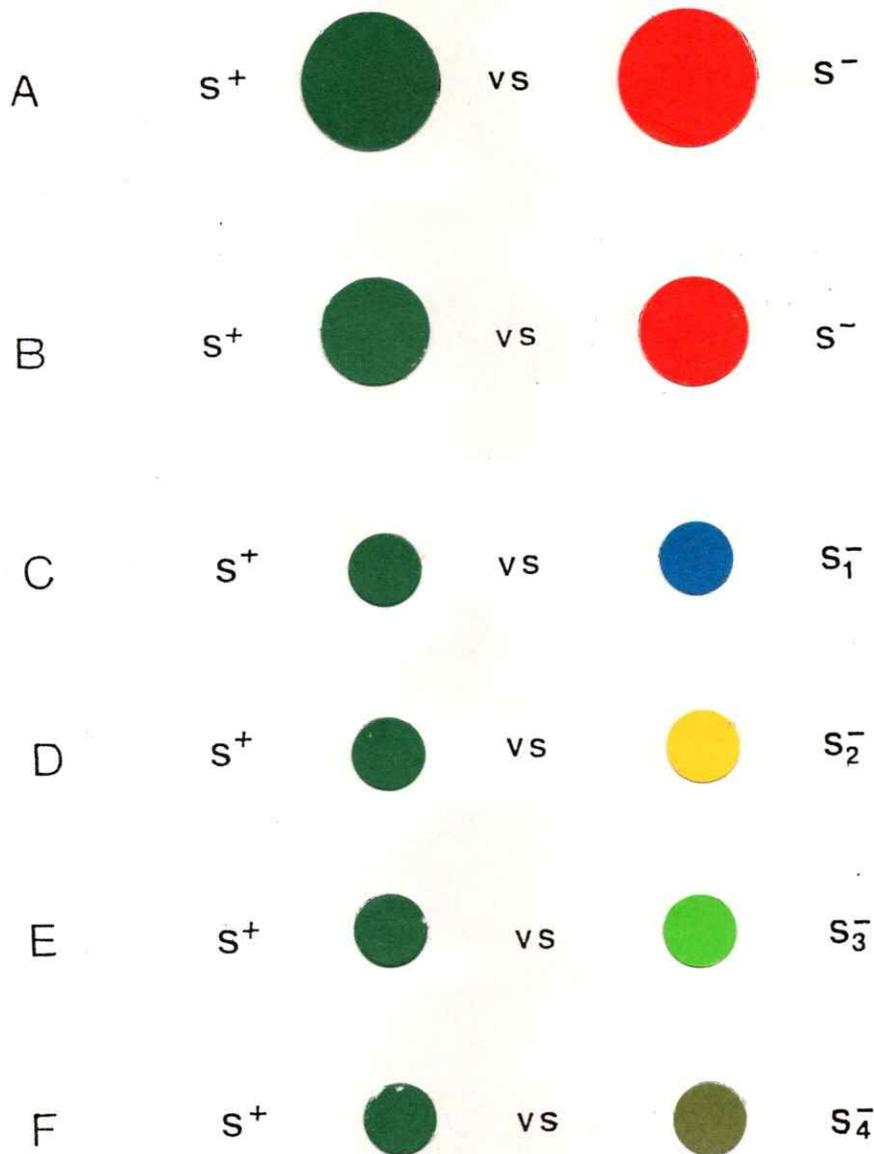


Figura 5. Protocolo de tipo secuencial.  
 A y B, etapas de aprendizaje, C a F, etapas de prueba.  
 Tamaño de los círculos : A= 7°, B= 3° y de C a F= 2°.  $S^+$ , indica estímulo positivo y  $S^-$  estímulo negativo.

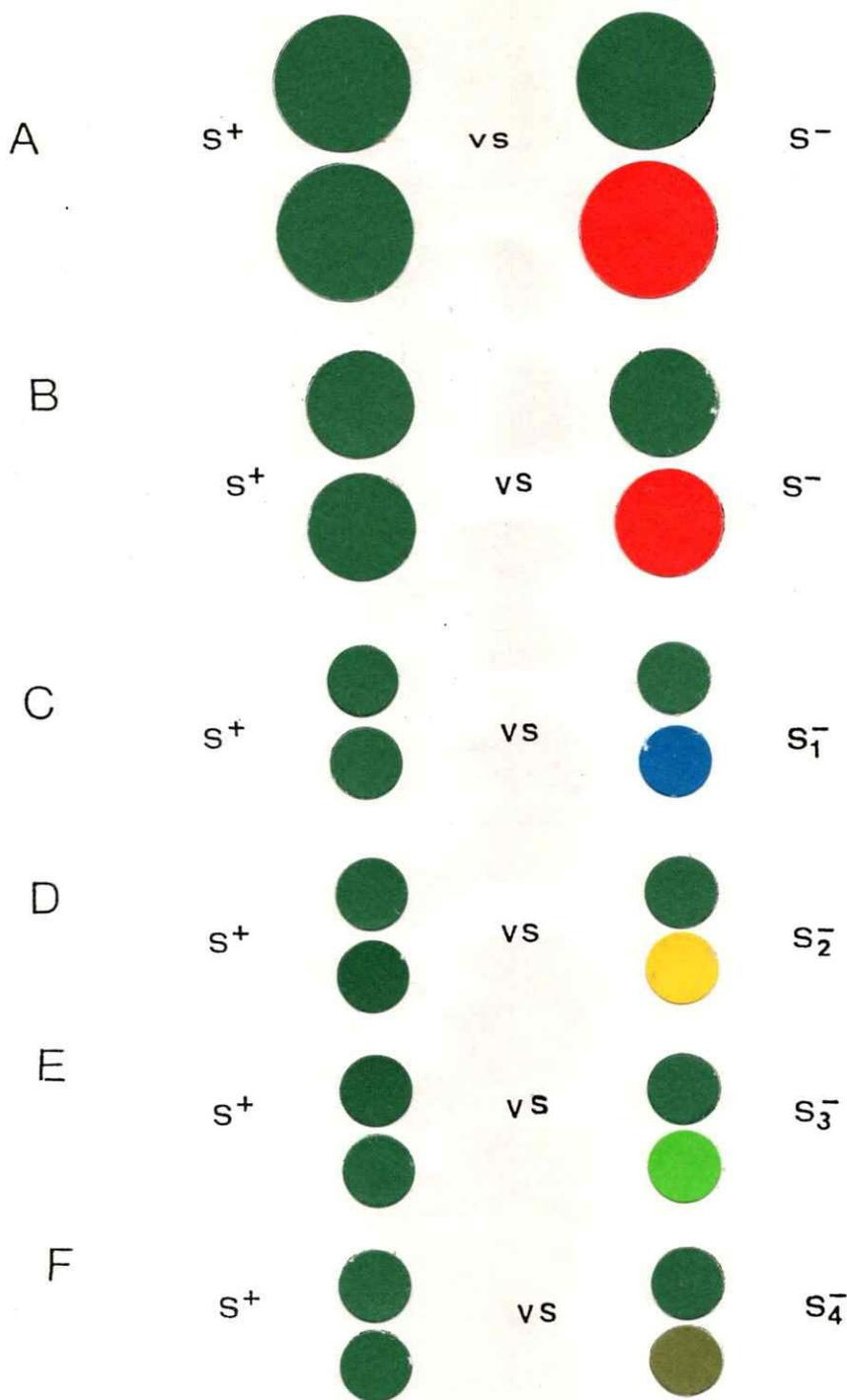


Figura 6. Protocolo de tipo simultáneo.  
 A y B, etapas de aprendizaje, C a F, etapas de prueba.  
 Tamaño de los círculos: A= 4,3° cada uno, B= 3,6° cada uno y de C a F= 2° cada uno  
 S<sup>+</sup>, indica estímulo positivo y S<sup>-</sup> estímulo negativo.

## **2.3. Experimentos conductuales.**

### **2.3.1. Tipos de tareas.**

En este estudio, las palomas fueron sometidas a realizar tres tipos de tareas: a) transferencia del aprendizaje, b) agudeza comparativa de la discriminación cromática, y c) sensibilidad al tamaño del estímulo en  $110^{\circ}$ . Todas las tareas se desarrollaron con los tipos de protocolos ya indicados, uno secuencial y otro simultáneo, utilizando dos palomas por protocolo en cada tarea.

### **2.3.2. Transferencia del aprendizaje.**

Para estudiar la dinámica de la transferencia del aprendizaje de una tarea de discriminación cromática entre distintas regiones retinianas, se procedió a formar dos grupos de palomas. El primer grupo fue entrenado inicialmente con el estímulo en posición frontal (longitud  $0^{\circ}$ , latitud  $-15^{\circ}$ ) y posteriormente el estímulo fue transferido a una posición lateral (longitud  $80^{\circ}$ , latitud  $0^{\circ}$ ). El entrenamiento del segundo grupo, en cambio, fue iniciado lateralmente y proseguido frontalmente.

El primer grupo constaba de cuatro palomas; dos de ellas siguieron un protocolo de tipo secuencial, y las otras dos uno de tipo simultáneo. En el segundo grupo, de dos palomas, una de ellas siguió el protocolo secuencial, y la segunda el protocolo simultáneo.

La tarea de discriminación cromática que debían realizar los animales de ambos grupos, consistió en discriminar un estímulo cromático positivo (S+) versus un estímulo

negativo (S-) de color muy contrastante respecto del color positivo. Los estímulos cromáticos, que tenían un tamaño angular de  $7^{\circ}$  para el protocolo de tipo secuencial, y de  $4,3^{\circ}$  para el de tipo simultáneo, fueron presentados en una secuencia determinada por una tabla de azar, y sus intensidades variaban de presentación en presentación.

### 2.3.3. Agudeza comparativa de la discriminación cromática.

Se realizó este estudio en cuatro animales. En cada uno de ellos se estudió la agudeza de la discriminación cromática en cinco regiones distintas de su hemisferio visual izquierdo: una frontal (longitud  $0^{\circ}$ , latitud  $-15^{\circ}$ ), otra fronto-lateral (longitud  $40^{\circ}$ , latitud  $-10^{\circ}$ ), una lateral (longitud  $80^{\circ}$ , latitud  $0^{\circ}$ ), una posterior (longitud  $110^{\circ}$ , latitud  $0^{\circ}$ ) y una más posterior (longitud  $130^{\circ}$ , latitud  $0^{\circ}$ ). Para la posición del estímulo en  $110^{\circ}$ , la paloma fue girada  $30^{\circ}$ , lo que transformó la posición de longitud  $80^{\circ}$  del campímetro en una longitud de  $110^{\circ}$  para el campo visual de la paloma. Para la posición de longitud  $130^{\circ}$  del campo visual de la paloma, ésta fue girada  $50^{\circ}$ .

Para realizar este estudio, se diseñó un procedimiento que constaba de dos etapas. En la primera etapa, o de aprendizaje, los animales fueron entrenados a discriminar un estímulo positivo (S+), de un estímulo negativo cromáticamente contrastante (S-). Dos palomas fueron expuestas al protocolo secuencial y dos al protocolo simultáneo. En el caso de las primeras se comenzó el entrenamiento con estímulos de  $7^{\circ}$  de diámetro y se terminó con un estímulo de  $3^{\circ}$  de diámetro. En el segundo, los tamaños usados fueron, al comienzo de  $4,3^{\circ}$ , y al final de  $3,6^{\circ}$ . Una vez que las palomas discriminaban satisfactoriamente S+ de S-, presentados en el tamaño final en la primera etapa, se inició la segunda etapa, o de pruebas. En ella se efectuaron cuatro pruebas independientes de

discriminación cromática, en cada una de las cuales se entrenó al animal a discriminar S+ de uno de una serie de cuatro estímulos negativos (S1, S2, S3, S4), cromáticamente diferentes entre sí. Por consiguiente, cada prueba constó de una serie de sesiones, durante las cuales el animal era entrenado a resolver una sola tarea de discriminación. El número de sesiones en cada prueba dependía del rendimiento del animal. S1, S2, S3 y S4 fueron escogidos atendiendo a que ellos constituirían una serie de discriminaciones de dificultad creciente (desde S+ v/s S1 hasta S+ v/s S4) para un observador humano. Este orden de dificultad creciente fue el que se siguió en la presentación de los estímulos en la etapa de pruebas. En esta etapa de pruebas, tanto para el protocolo secuencial o simultáneo, los estímulos positivos o negativos se alternaban al azar y tenían un tamaño de 2°, para ambos protocolos.

Considerando los resultados obtenidos en el estudio de la transferencia del aprendizaje (figs. 12, 13, 14 y 15), se aplicó éste procedimiento en cada una de las cinco posiciones antes definidas, empezando por la posición frontal y finalizando con la posterior (110°). Para la prueba de 130°, se cambió el tamaño del estímulo, de 2° a los tamaños mayores de ambos protocolos.

Para cada animal, el conjunto de los estímulos S+, S-, S1, S2, S3 y S4, fueron los mismos en todas las posiciones. A fin de evaluar comparativamente el rendimiento entre pruebas y entre posiciones, se escogió como parámetro el número de sesiones que un animal necesitaba para alcanzar el criterio en cada una de las pruebas.

### 3. RESULTADOS

#### 3.1. Registros de mandibulación.

Con el fin de mostrar el criterio usado para distinguir respuestas positivas y negativas, a continuación se presentarán sólo tres registros de mandibulación, dos de ellos corresponden a una paloma entrenada al color Azul (figs. 7 y 8) y el tercero a una paloma entrenada al color Verde. Dichos registros muestran varios ejemplos de la abertura del pico que corresponden a la respuesta de mandíbulo ante varios ensayos. Se observa que 1-2 s. antes de la presentación del estímulo las palomas usualmente no abren el pico, lo que se distingue en el registro con una línea basal plana. Sin embargo hay palomas que presentan, cada cierto tiempo, mandíbuleos espontáneos. Después de presentado el estímulo, se observa que en las circunstancias en que el estímulo es positivo la paloma responde mandibulando; esto se evidencia en el gráfico por una ondulación de la línea del registro. En cambio cuando se presentaba un estímulo negativo, la paloma respondía con una mandibulación pequeña y no repetitiva, lo que se observa en los registros 4, 11 y 15 de la paloma Azul, o no había mandibulación como se muestra en los registros 3 y 4 de la paloma Verde.

La respuesta correspondiente al ensayo 12 en la Fig. 8 es un caso en el que la paloma comenzó espontáneamente a mandibular antes de la presentación del estímulo. El que esta mandibulación se haya conservado durante los doce segundos del registro, indica que la respuesta fue positiva, y que el comienzo temprano del mandíbulo fue una

coincidencia. En nuestra experiencia, cuando la paloma que ya ha aprendido una tarea comienza a mandibular frente a un estímulo negativo, posteriormente detiene su mandibuleo, situación no presentada en estos registros.

Estos experimentos y sus registros de mandibulación, sirven para confirmar que el procedimiento de entrenamiento fue esencialmente correcto. Además, se ha probado un método para automatizar este proceso en futuros estudios.

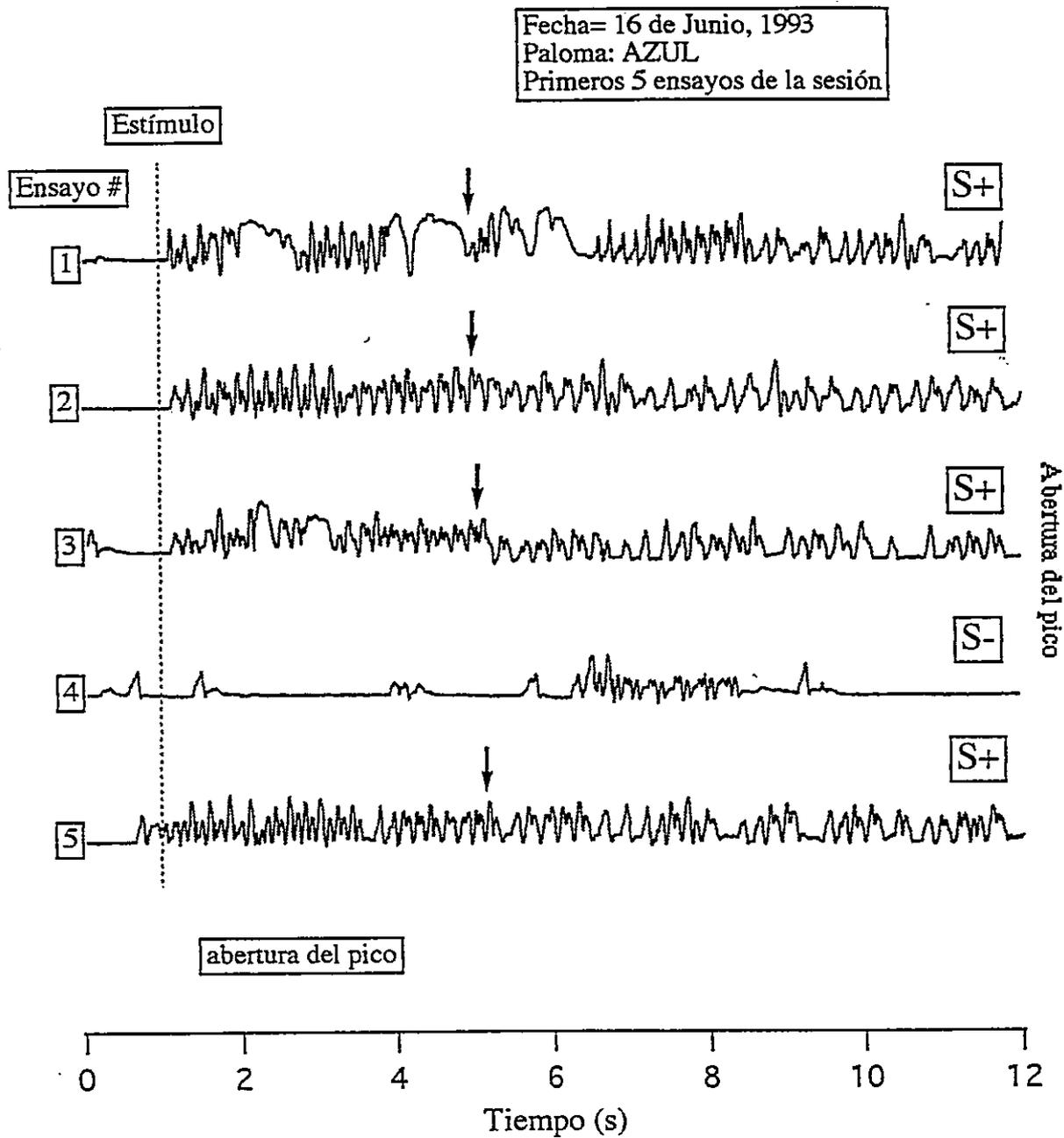


Figura 7. Registro de mandibulación.

Este registro corresponde a una paloma cuyo (S+) fue de color azul. Los números a la izquierda, representan los ensayos, los que corresponden a los estímulos señalados en recuadro a la derecha de los registros. Las flechas indican el momento de presentación del refuerzo. El eje Y muestra los eventos de abertura del pico.

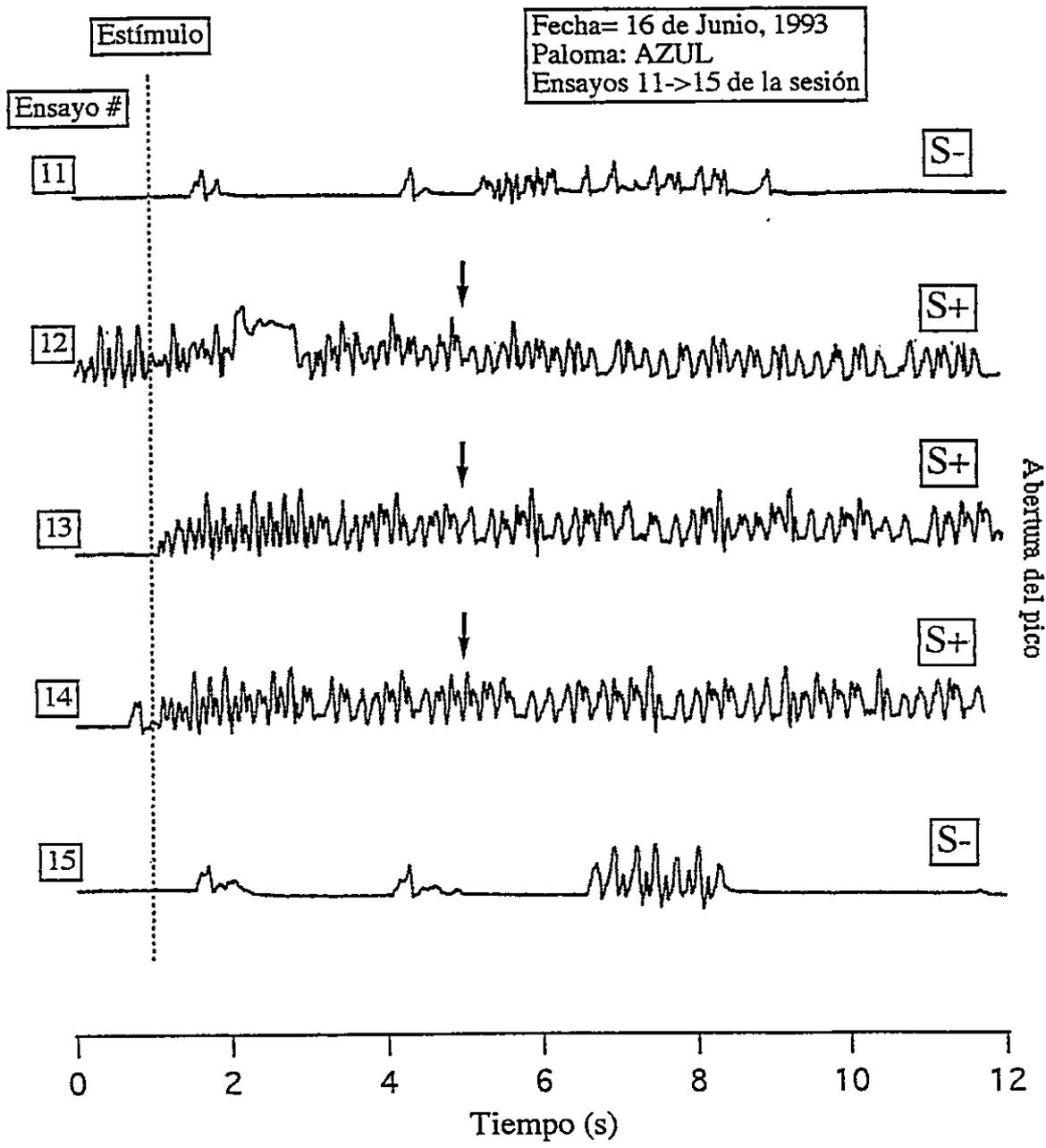


Figura 8. Registro de mandibulación.

Este registro corresponde a una paloma cuyo (S+) fue de color azul. Los números a la izquierda, representan los ensayos, los que corresponden a los estímulos señalados en recuadro a la derecha de los registros. Las flechas indican el momento de presentación del refuerzo. El eje Y muestra los eventos de apertura del pico.

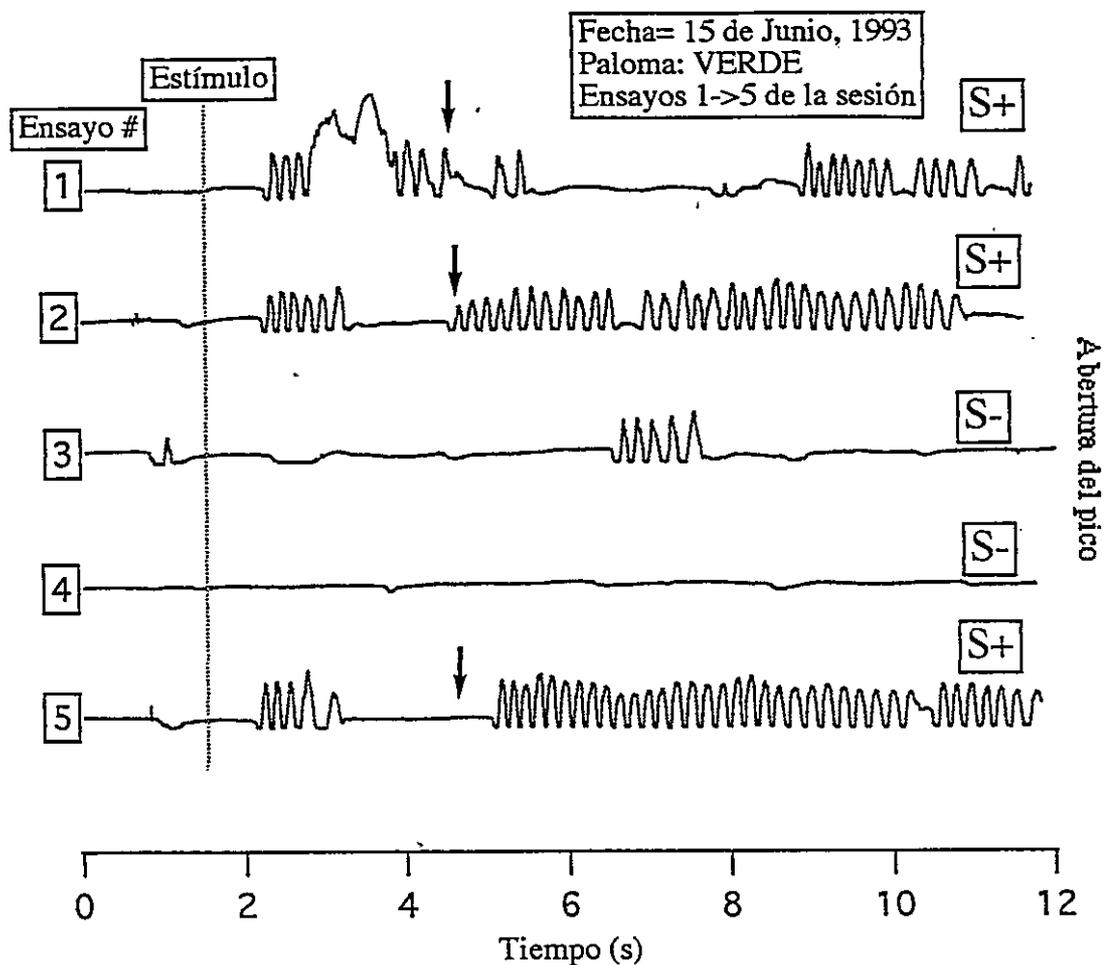


Figura 9. Registro de mandibulación.

Este registro corresponde a una paloma cuyo (S+) fue de color verde. Los números a la izquierda, representan los ensayos, los que corresponden a los estímulos señalados en recuadro a la derecha de los registros. Las flechas indican el momento de presentación del refuerzo. El eje Y muestra los eventos de abertura del pico.

### 3.2. Transferencia del aprendizaje.

En la tarea de transferencia del aprendizaje, donde se comparan curvas de aprendizaje entre la posición frontal,  $0^{\circ}$ , y la posición lateral,  $80^{\circ}$ , (Figs. 12, 13, 14, 15) se consideró el porcentaje total de aciertos para presentar los resultados. Este porcentaje total considera como rendimiento mínimo un 80% para cada una de las tareas que debían realizar los animales.

Aunque los porcentajes totales enmascaran en algunos casos la respuesta real que presentan los animales frente a cada tarea exigida, ya que combinan respuestas al estímulo positivo y negativo que pueden no satisfacer el criterio exigido (ver Figs. 10 y 11), se escogió presentar porcentajes totales (combinación de respuestas a S+ y S-) y no parciales (separación de respuestas a S+ y S-), debido a que la comprensión de la lectura del gráfico se facilita. Esto implica exigir un porcentaje más alto de rendimiento en la satisfacción del criterio de aprendizaje. A continuación se presentan dos ejemplos de lo explicado anteriormente, los que corresponden a sesiones en las cuales la paloma ya había aprendido hacer la discriminación. En las figuras 10 y 11, correspondientes a cada uno de los protocolos utilizados, se muestran los porcentajes parciales y totales de acierto, en relación a las sesiones de entrenamiento.

La figura 10, gráfico de tipo secuencial, corresponde a una paloma entrenada con un estímulo positivo (S+) de color verde, frente a un estímulo negativo (S-) de color azul. El tamaño de los estímulos era de  $2^{\circ}$ , y fueron presentados en posición frontal. En esta figura se muestran dos situaciones que corresponden a las sesiones 2 y 3, en las que el porcentaje total oculta una discrepancia importante en los porcentajes parciales, y por ende, la realidad experimental. Lo mismo sucede en la figura 11, gráfico de tipo

simultáneo en posición lateral, donde el estímulo (S+) es verde/verde y el (S-) es verde/azul, con un tamaño de  $4,3^{\circ}$ . En este gráfico, el porcentaje total en la sesión 5 oculta la misma discrepancia que en la figura anterior.

Hecha explícita la situación anterior, se procederá a analizar los datos correspondientes a las tareas a que fueron sometidas las palomas.

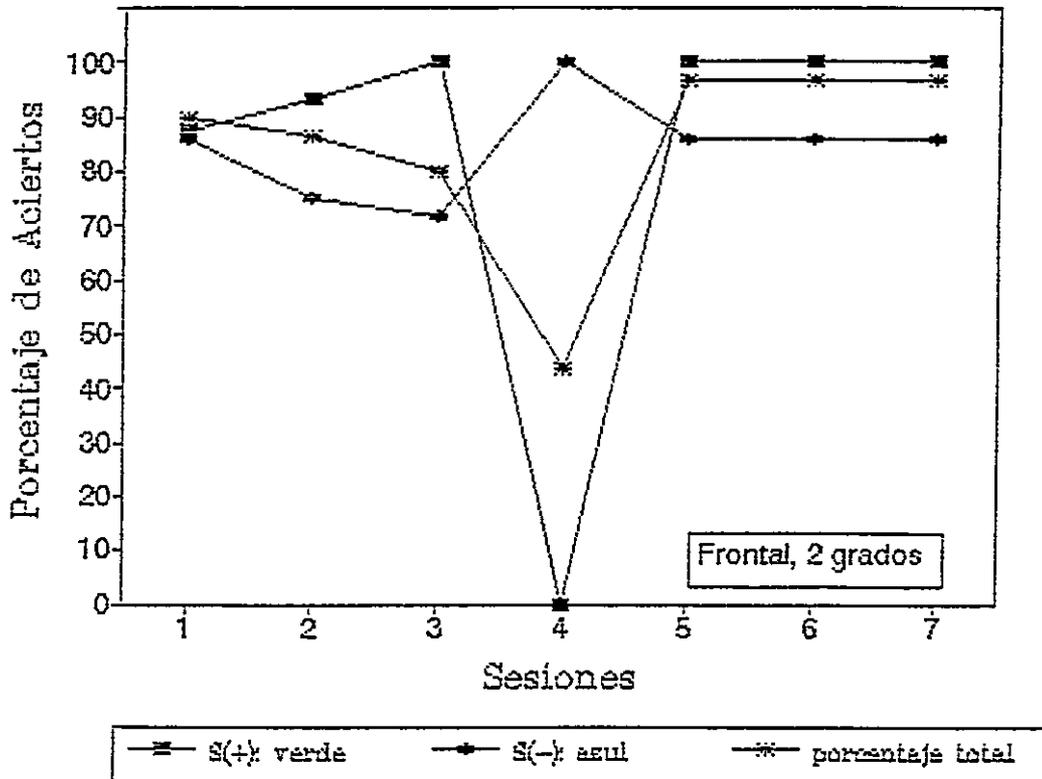


Fig. 10. Curva de aprendizaje.

Este gráfico muestra el resultado de una paloma entrenada, secuecialmente, en posición frontal con un estímulo de  $2^{\circ}$ . Los signos al pie de la figura señalan los porcentajes parciales (S+ y S-) y el porcentaje total de aciertos. En las sesiones 2 y 3, con un porcentaje total sobre un 80%, se observa el ocultamiento de las discrepancias de los porcentajes parciales al tomar en cuenta sólo el porcentaje total.

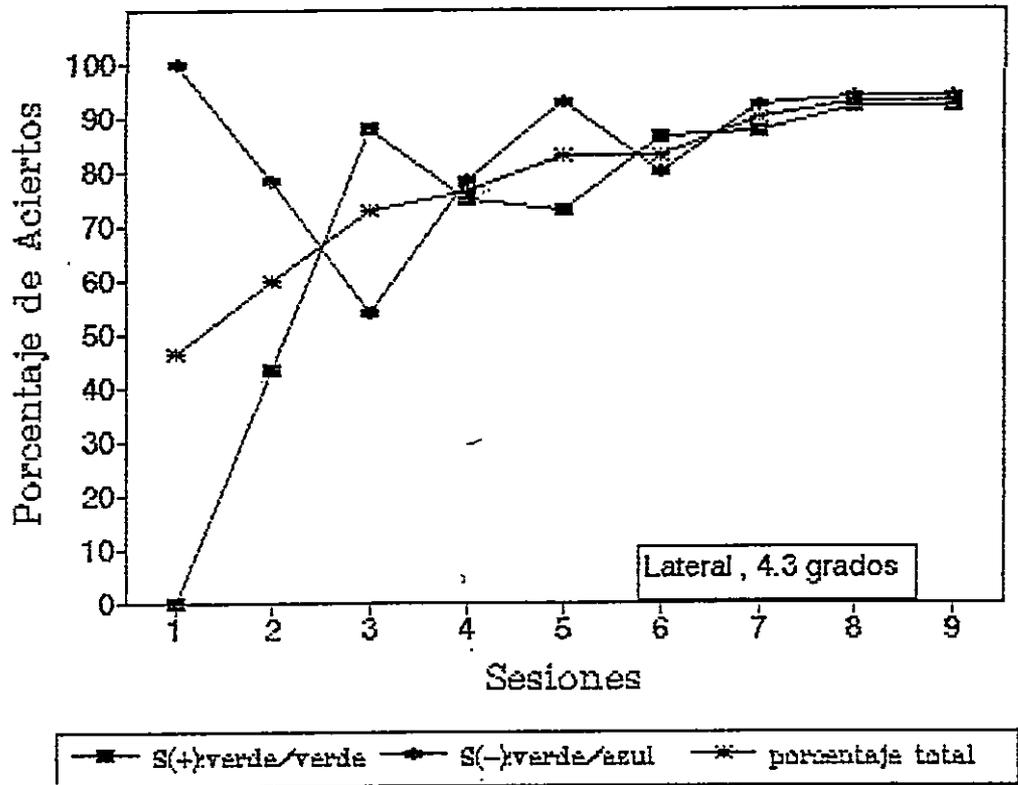


Fig.11. Curva de aprendizaje.

Este gráfico muestra el resultado de una paloma entrenada, simultáneamente, en posición lateral con un estímulo de  $4,3^{\circ}$ . Los signos al pie de la figura señalan los porcentajes parciales (S+ y S-) y el porcentaje total de aciertos. En la sesión 5, con un porcentaje total sobre un 80%, se observa el ocultamiento de las discrepancias de los porcentajes parciales al tomar en cuenta sólo el porcentaje total.

### 3.2.1. Análisis de las curvas de aprendizaje.

Se presentan los resultados de este estudio bajo la forma de curvas comparativas de aprendizaje, las que fueron obtenidas siguiendo el procedimiento conductual indicado en 2.3.2. En esta presentación se identificarán a los distintos animales según el nombre del color (S+) que les correspondió. El signo .S en un nombre indicará que ese animal fue expuesto a un entrenamiento de tipo simultáneo. La ausencia de tal signo, indicará un entrenamiento de tipo secuencial.

Las curvas comparativas de aprendizaje corresponden a dos grupos de animales, el primer grupo fue entrenado inicialmente con el estímulo en posición frontal y después reentrenado en posición lateral (Grupo 1). El segundo grupo, en cambio, fue entrenado inicialmente en posición lateral y reentrenado posteriormente en la posición lateral (Grupo 2). Para ambos grupos el cambio de la posición del estímulo tiene lugar al pasar de una sesión a otra, es decir se realiza sin interrumpir el curso del entrenamiento.

El Grupo 1 constaba de cuatro animales: Amarillo (S- = azul) (S- = rojo), representados en la figuras 12 y Verde.S (S- = verde/azul), Rojo .S (S- = rojo/amarillo), representados en la figura 13. En cambio, el Grupo 2 estaba formado por dos palomas: Rojo (S- = verde) representado en la fig. 14 y Verde.S (S- = rojo) representados en la fig. 15.

En las figuras 12 y 13, se aprecia claramente el fenómeno de transferencia del aprendizaje, dado que en el reentrenamiento en la posición lateral (80°), el número de sesiones necesarias para alcanzar el rendimiento estimado como satisfactorio (80%), fue menor comparado con el que fue necesario en la posición frontal.

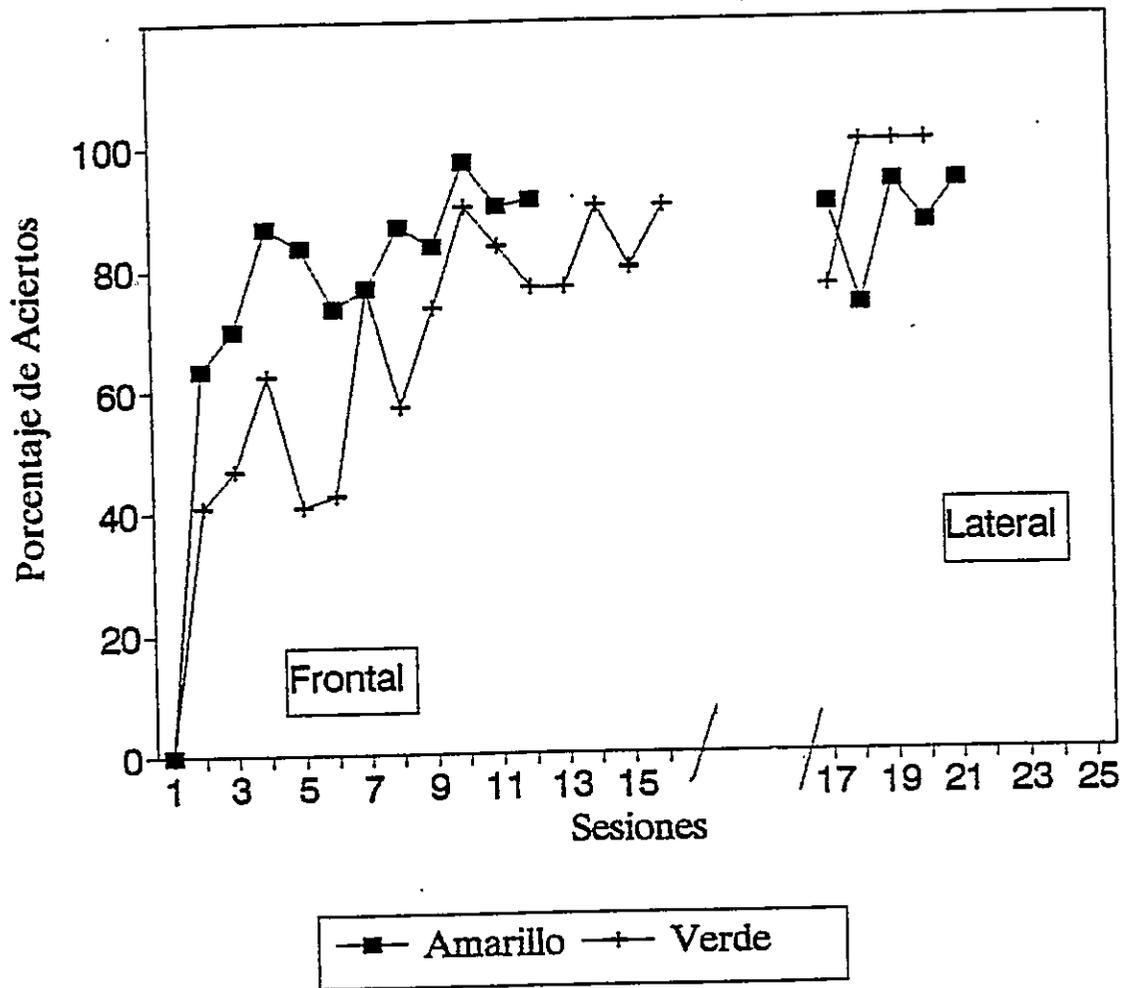


Fig. 12. Curva comparativa de aprendizaje.

Este gráfico corresponde al resultado de dos palomas entrenadas, secuencialmente, con un estímulo de 7°. La palabra frontal en el gráfico indica que las palomas fueron entrenadas inicialmente en la posición frontal, y la palabra lateral indica que posteriormente fue reentrenada en la posición lateral. Los símbolos al pie de la figura indican los porcentajes totales de aciertos de las palomas Amarillo y Verde.

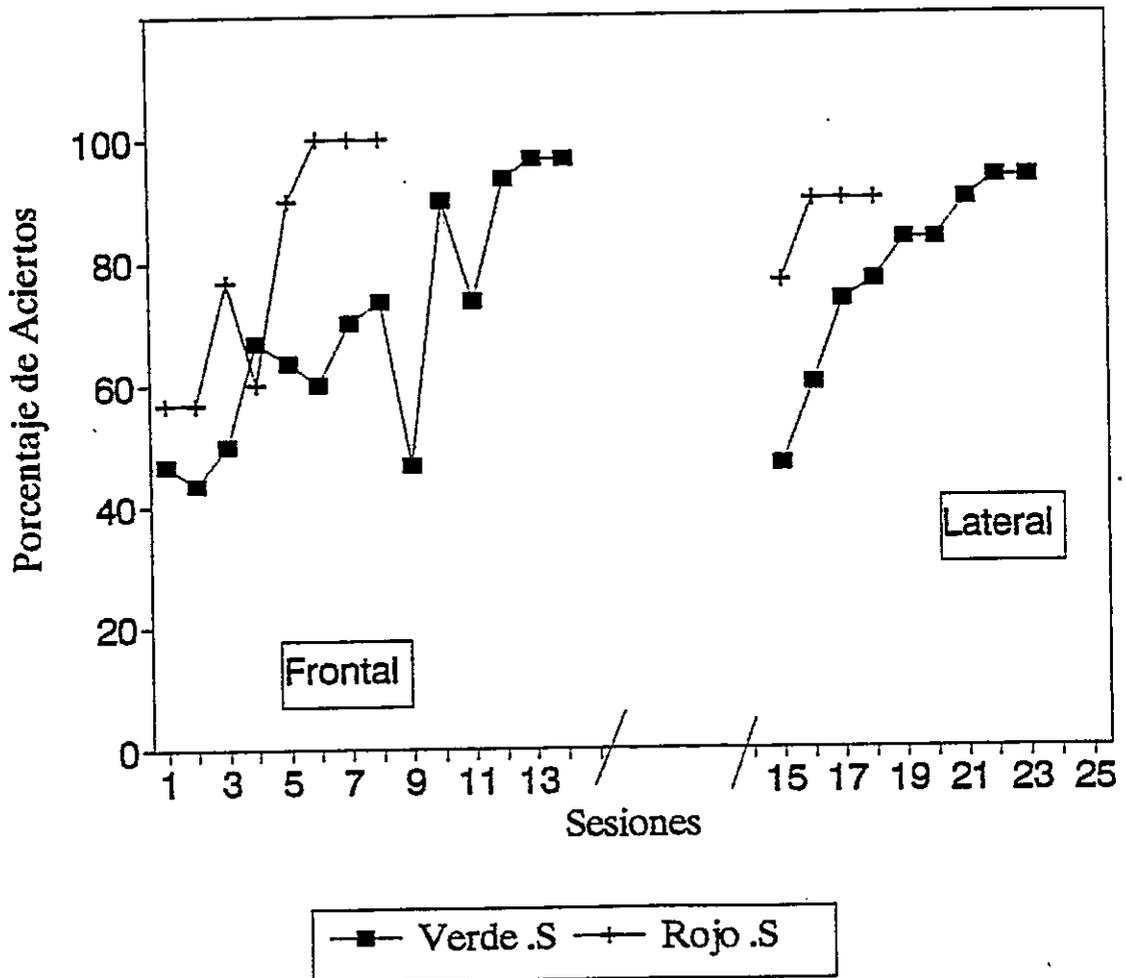


Fig.13. Curva comparativa de aprendizaje.

Este gráfico corresponde al resultado de dos palomas entrenadas, simultáneamente, con un estímulo de  $4,3^{\circ}$ . La palabra frontal en el gráfico indica que las palomas fueron entrenadas inicialmente en la posición frontal, y la palabra lateral indica que posteriormente fueron reentrenadas en la posición lateral. Los símbolos al pie de la figura indican los porcentajes totales de aciertos de las palomas Verde.S y Rojo.S.

En las curvas de aprendizaje comparativo de las figuras 14 y 15, se observa que estos animales no lograron alcanzar el criterio de aprendizaje en la posición lateral, aún después de 20 sesiones. Lo que se aprecia en el gráfico en la caída de la curva, ya que los animales que no alcanzan el criterio dejan de responder al entrenamiento y se duermen o no mandibulan frente a ningún estímulo. Al ser entrenados posteriormente en la posición frontal, los animales alcanzaron el criterio de aprendizaje en un lapso de seis sesiones. Dado este resultado, se entrenó nuevamente a estos animales en la posición lateral, y se encontró que ambas palomas lograron inmediatamente, en la primera sesión, el rendimiento satisfactorio.

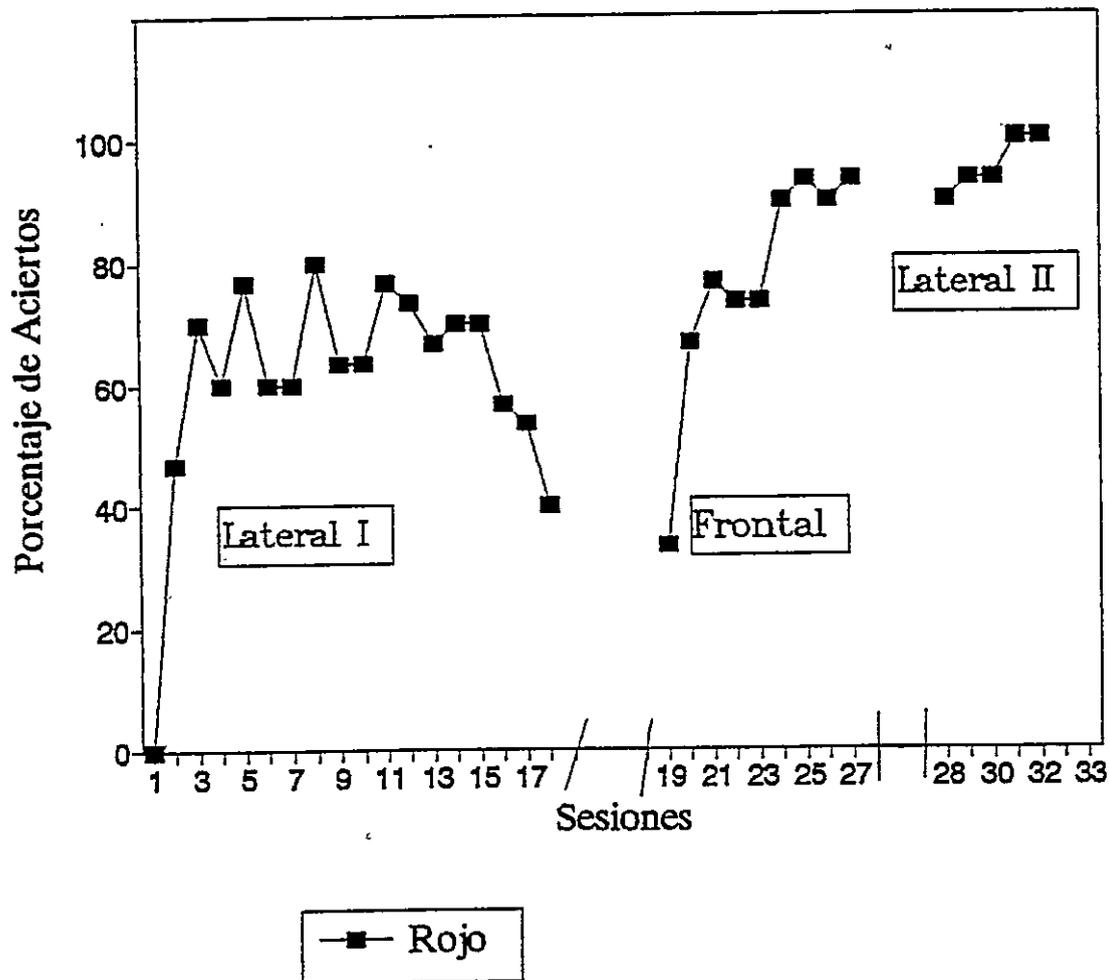


Fig.14. Curva comparativa de aprendizaje.  
 Este gráfico corresponde al resultado de una paloma entrenada, secuencialmente, con un estímulo de 7°. La palabra lateral I en el gráfico indica que la paloma fue entrenada inicialmente en la posición lateral, la palabra frontal indica que la paloma fue luego entrenada en la posición frontal, y, finalmente, la palabra lateral II, indica que la paloma fue nuevamente entrenada en la posición lateral.

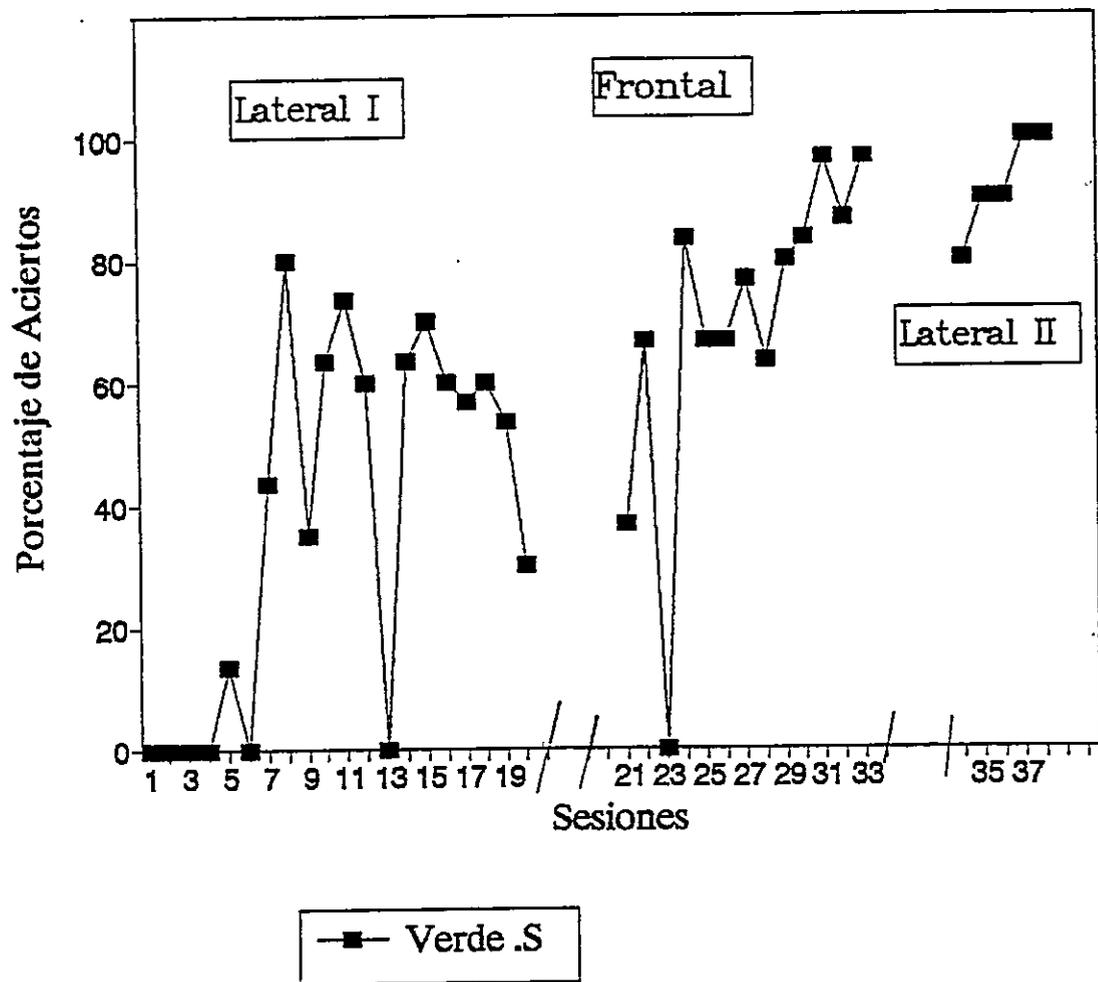


Fig. 15. Curva comparativa de aprendizaje.

Este gráfico corresponde al resultado de una paloma entrenada, simultaneamente, con un estímulo de  $4,3^\circ$ . La palabra lateral I en el gráfico indica que la paloma fue entrenada inicialmente en la posición lateral, la palabra frontal indica que la paloma fue luego entrenada en la posición frontal, y, finalmente, la palabra lateral II, indica que la paloma fue nuevamente entrenada en la posición lateral.

Los resultados obtenidos en este estudio muestran que, para esta tarea, la transferencia del aprendizaje es direccional y ocurre sólo desde la región frontal a la región lateral. Muestran también que el aprendizaje de una tarea como ésta resulta muy difícil, sino imposible, para un animal entrenado en la posición lateral, si es que éste no tiene una experiencia frontal previa. El que el número de sesiones para el aprendizaje frontal sea menor en estos animales comparados con los animales del Grupo 1, que no tuvieron un entrenamiento lateral previo, indica que una experiencia lateral inicial, si bien no alcanza a satisfacer el criterio de aprendizaje, facilita un aprendizaje frontal posterior.

### **3.3 Agudeza comparativa de la discriminación cromática.**

#### **3.3.1. Rendimientos comparativos en distintas posiciones del campo visual.**

Se realizó este estudio siguiendo el procedimiento descrito en 2.3.3, con un grupo de cuatro animales: Amarillo, Verde, Verde .S y Rojo.S.

Para las palomas Amarillo y Verde, S1 correspondía al color azul; para la paloma Amarillo S2 era el color rojo, y para la paloma Verde S2 era amarillo. Para la paloma Verde.S, S1 correspondía a la combinación verde/amarillo, y S2 a la combinación verde/rojo; para la paloma Rojo.S, S1 correspondía a la combinación rojo/verde, y S2 a la combinación rojo/azul. En cambio S3 y S4 correspondían a gradaciones del color positivo en cada caso ( ver tabla 4).

TABLA 4

Configuración de estímulos cromáticos para las palomas experimentales.

PALOMAS	S+	S1	S2	S3	S4
Amarillo	amarillo	azul	rojo	GRADACIONES DEL COLOR POSITIVO	
Verde	verde	azul	amarillo		
Verde.S	verde/verde	verde/amarillo	verde/rojo		
Rojo.S	rojo/rojo	rojo/verde	rojo/azul		

Se presentarán estos resultados bajo la forma de series de gráficos de barras, una por cada posición estudiada. En cada serie, la altura de una barra representa el número de sesiones necesarias para alcanzar el criterio de aprendizaje en una prueba particular. Los arteriscos en las figuras representan tareas no logradas aún después de diez sesiones.

En las figuras 16 y 17, se observa que en la posición frontal (0°) la paloma Amarillo emplea un promedio de cuatro sesiones, y la Verde de dos sesiones, en alcanzar el criterio. Amarillo alcanza el criterio en todas las pruebas, en tanto que Verde no lo hace en S4 (la prueba más difícil). En la posición fronto-lateral (40°), el promedio en alcanzar el criterio fue de dos sesiones para la paloma Amarillo, y un promedio de una sesión para la paloma Verde, no logrando nuevamente el criterio en la prueba S4. En la posición lateral (80°), los resultados son similares a los observados en la posición frontal, pero el promedio de sesiones hasta alcanzar el criterio en las tareas baja a una sesión, situación que se puede deber a la transferencia del aprendizaje. En cambio, en la posición posterior (110°) sólo la paloma Verde alcanza el criterio en la prueba S2; mientras que la paloma Amarillo no logra dicho criterio en ninguna de las tareas. Ello indica que la

agudeza de la discriminación cromática, bajo estas condiciones, cae abruptamente en esta posición.

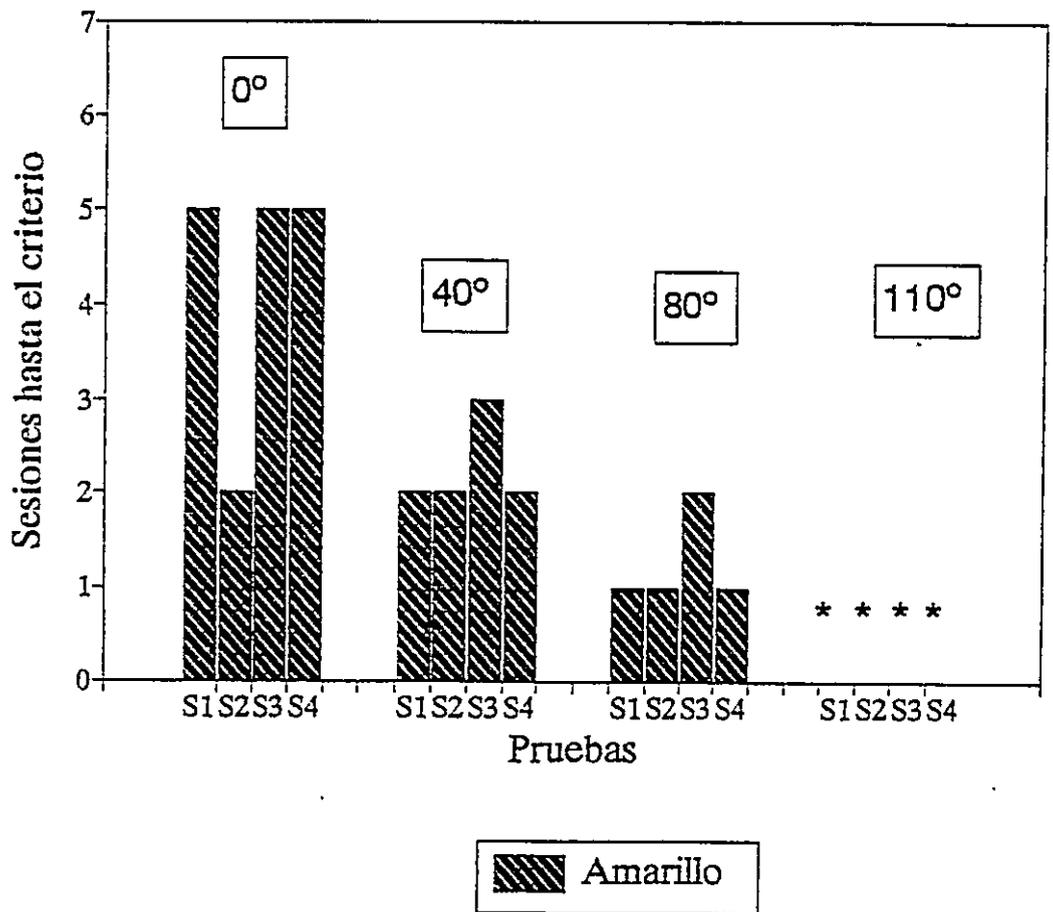


Fig.16. Rendimiento comparativo en distintas posiciones del campo visual. Este gráfico corresponde al resultado de una paloma entrenada, secuencialmente, al color amarillo, con un estímulo de 2 grados, y enfrentada a cuatro pruebas (S1, azul; S2, rojo; S3 y S4, gradaciones del positivo) en distintas posiciones del campo visual, indicadas en recuadros en el gráfico (0°, 40°, 80° y 110°). Los asteriscos indican que la paloma no logró el criterio aún después de 10 sesiones.

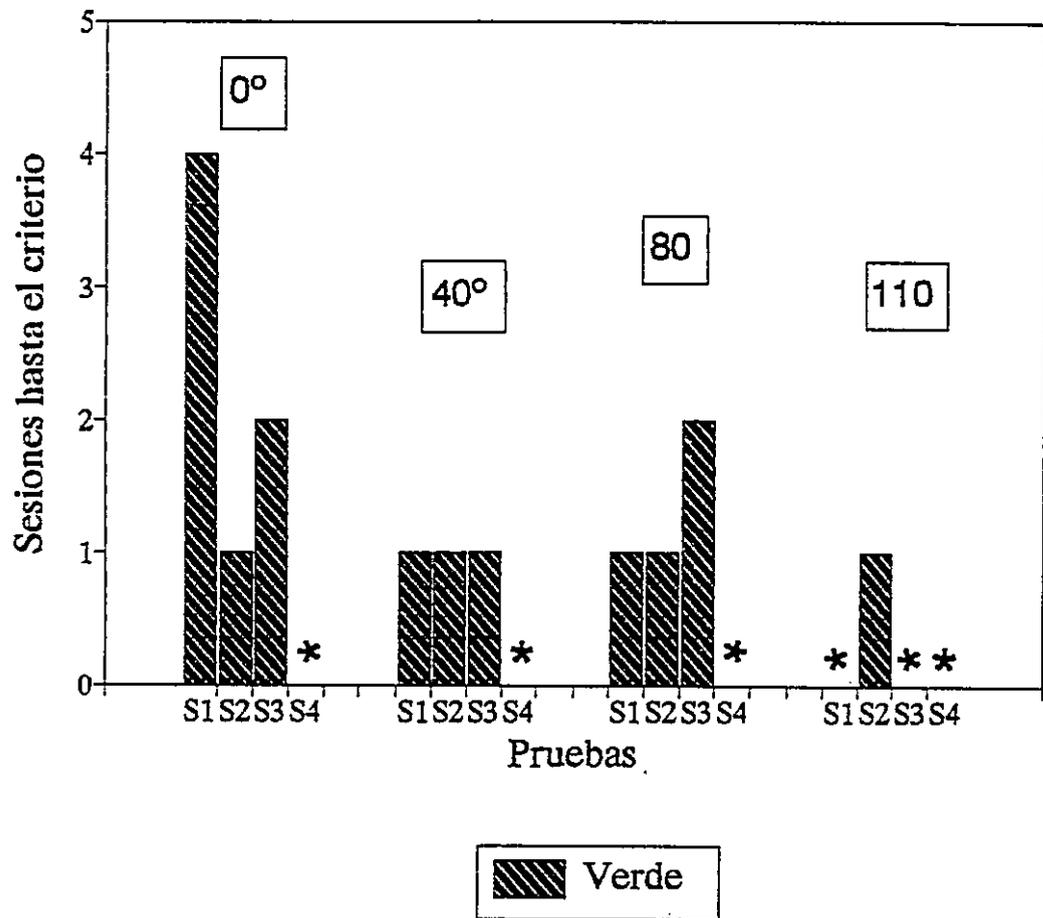


Fig.17. Rendimiento comparativo en distintas posiciones del campo visual. Este gráfico corresponde a los resultados de una paloma entrenada, secuencialmente, al color verde con un estímulo de 2°, y enfrentada a cuatro pruebas (S1, azul; S2, amarillo; S3 y S4, gradaciones del positivo) en distintas posiciones del campo visual, indicadas en recuadros en el gráfico (0°, 40°, 80° y 110°). Los asteriscos indican que la paloma no logró el criterio aún después de 10 sesiones.

Las figuras 18 y 19 corresponden a palomas Verde y Rojo, entrenadas simultáneamente. Debido a la particularidad de la paloma Rojo el análisis de los gráficos se hizo de manera independiente.

En la figura 18 se observa que en la posición frontal ( $0^{\circ}$ ) la paloma emplea un promedio de una sesión en alcanzar el criterio, sin lograrlo en la prueba S3, que corresponde a la presentación de la gradación más difícil del positivo. En la posición fronto-lateral ( $40^{\circ}$ ), el promedio hasta lograr el criterio es de dos sesiones, sin lograrlo nuevamente en la prueba S3. En la posición lateral ( $80^{\circ}$ ), tampoco logra el criterio en S3, y el promedio empleado en lograrlo en las otras pruebas fue de dos sesiones. En cambio, en la posición posterior ( $110^{\circ}$ ), sólo lo logra en S1, y se demoró dos sesiones en alcanzar el criterio.

En la figura 19, que representa a la paloma entrenada en la modalidad simultánea al color rojo, se encontró una situación especial. Dicha paloma logra el criterio sólo cuando los estímulos son presentados en la posición frontal ( $0^{\circ}$ ), demorándose un promedio de seis sesiones en alcanzar el criterio. Después de completar la serie en las posiciones, se vuelve a  $0^{\circ}$ , y la paloma, en la prueba S2, logra el criterio en tres sesiones; en esta ocasión se probó también la posición de  $80^{\circ}$ , sin éxito. Esta segunda oportunidad se realizó con la intención de averiguar si el fracaso en posiciones más laterales interfiere con lo aprendido en la posición frontal, situación que no ocurre. En esta segunda vez sólo se sometió a la paloma a realizar la prueba S2 (rojo / azul). Lo que podría estar indicando que existe una variabilidad individual o que dicha paloma no tiene movimiento ocular de una magnitud comparable a las otras palomas.

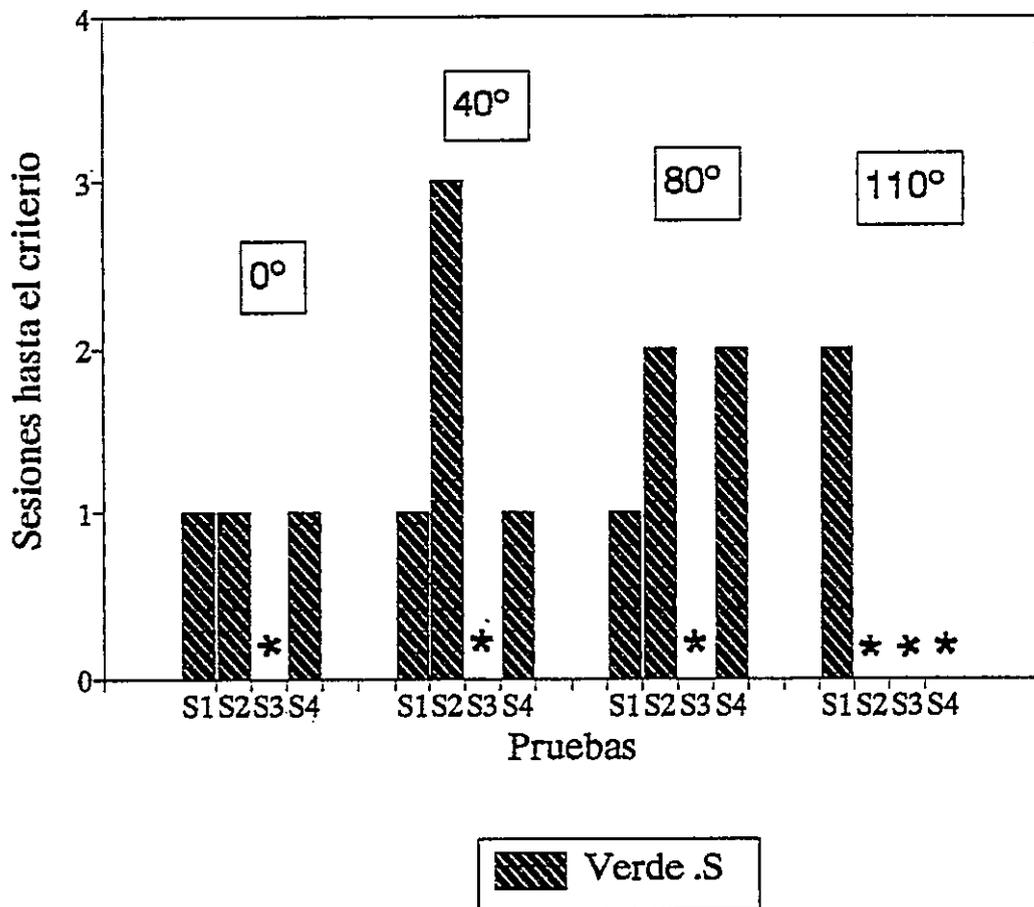


Fig.18. Rendimiento comparativo en distintas posiciones del campo visual. Este gráfico corresponde a los resultados de una paloma entrenada, simultáneamente, al color verde con un estímulo de 2°, y enfrentada a resolver cuatro pruebas (S1, verde/amarillo; S2, verde/rojo; S3 y S4, gradaciones del positivo) en distintas posiciones del campo visual, indicados en recuadros en el gráfico (0°, 40°, 80° y 110°). Los asteriscos indican que el criterio no fue logrado aún después de 10 sesiones.

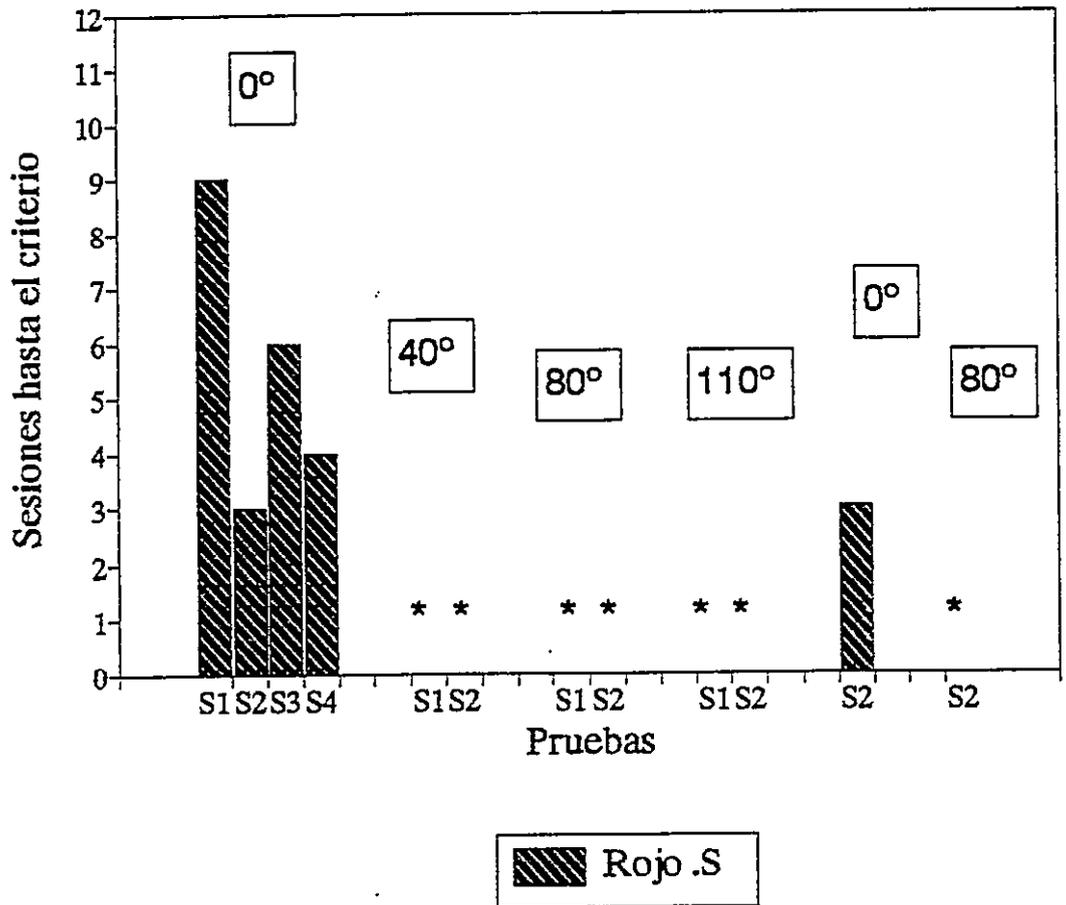


Fig. 19. Rendimiento comparativo en distintas posiciones del campo visual. Este gráfico corresponde a los resultados de una paloma entrenada, simultáneamente, al color rojo con un estímulo de 2°, y enfrentada a cuatro pruebas (S1, rojo/verde; S2, rojo/azul; S3 y S4, gradaciones del positivo) en 0°, dos pruebas (S1 y S2) en 40°, 80° y 110°, y nuevamente una prueba (S2) en 0° y 80° (segunda oportunidad). Los asteriscos indican que el criterio no fue logrado aún después de 10 sesiones.

Como consecuencia de los resultados mostrados en la figura 19, se procedió a realizar con la misma paloma (Rojo.S) dos pruebas, S1 y S2, en la posición de 40°, pero con un estímulo más grande (4,3°), con la finalidad de determinar si el aumento de tamaño del estímulo facilitaba o no el logro del criterio. A pesar de estar bajo estas condiciones experimentales, esta paloma no logra el criterio en ninguna de las dos pruebas presentadas (Tabla 5).

**TABLA 5**  
Rendimiento Comparativo en 40°

PALOMA	POSICION	TAMAÑO DEL ESTIMULO	PRUEBAS	RENDIMIENTO
Rojo.S	40°	4,3° c/u	S1 y S2*	No Logrado

\* S1: rojo/verde; S2: rojo/azul

La tabla 6, muestra los resultados de tres palomas enfrentadas a dos pruebas, S1 y S2, en una posición de 130°; dos de estas palomas fueron entrenadas secuencialmente (Verde y Amarillo), y la tercera entrenada simultáneamente (Verde.S), con estímulos de 7° y 4,3° respectivamente. En la tabla se observa que ninguno de estos animales logra el criterio en las pruebas a que fueron sometidas.

TABLA 6

Rendimiento comparativo en 130°

PALOMA	POSICION	TAMAÑO DEL ESTIMULO	PRUEBAS	RENDIMIENTO
Verde①	130°	7°	S1 y S2	No logrado
Amarillo②	130°	7°	S1 y S2	No logrado
Verde.S③	130°	4,3° c/u	S1 y S2	No logrado

① S1= azul; S2= amarillo

② S1= azul; S2= rojo

③ S1= verde/azul; S2= verde/rojo

Estos resultados muestran que existen posiciones en el campo visual en las que las palomas no realizan discriminación cromática en las condiciones experimentales probadas.

### 3.3.2. Sensibilidad al tamaño del estímulo en 110°.

Considerando los resultados anteriores, se procedió a reestudiar en tres palomas (Amarillo, Verde, Verde.S) la discriminación cromática en la posición posterior (110°), aplicando los protocolos 1 y 2, y utilizando estímulos de diferentes tamaños angulares. Los resultados se graficaron en las figuras 20, 21 y 22.

En la figura 20, correspondiente a una paloma entrenada secuencialmente al color amarillo, se observa que en esta posición se logró el criterio en todas las pruebas, en un promedio de dos sesiones, cuando el estímulo tenía un tamaño de 7°. Se nota también una mayor facilidad para discriminar S1 y S2 (colores contrastantes), y una mayor dificultad para las pruebas S3 y S4 (gradaciones del positivo). En cambio cuando el

estímulo era de 3°, se logra el criterio en las pruebas de mayor facilidad (S1 y S2), y no siendo así con las gradaciones del positivo (S3 y S4). Finalmente, con un estímulo de 2° esta paloma no logra el criterio en ninguna de las pruebas de discriminación cromática.

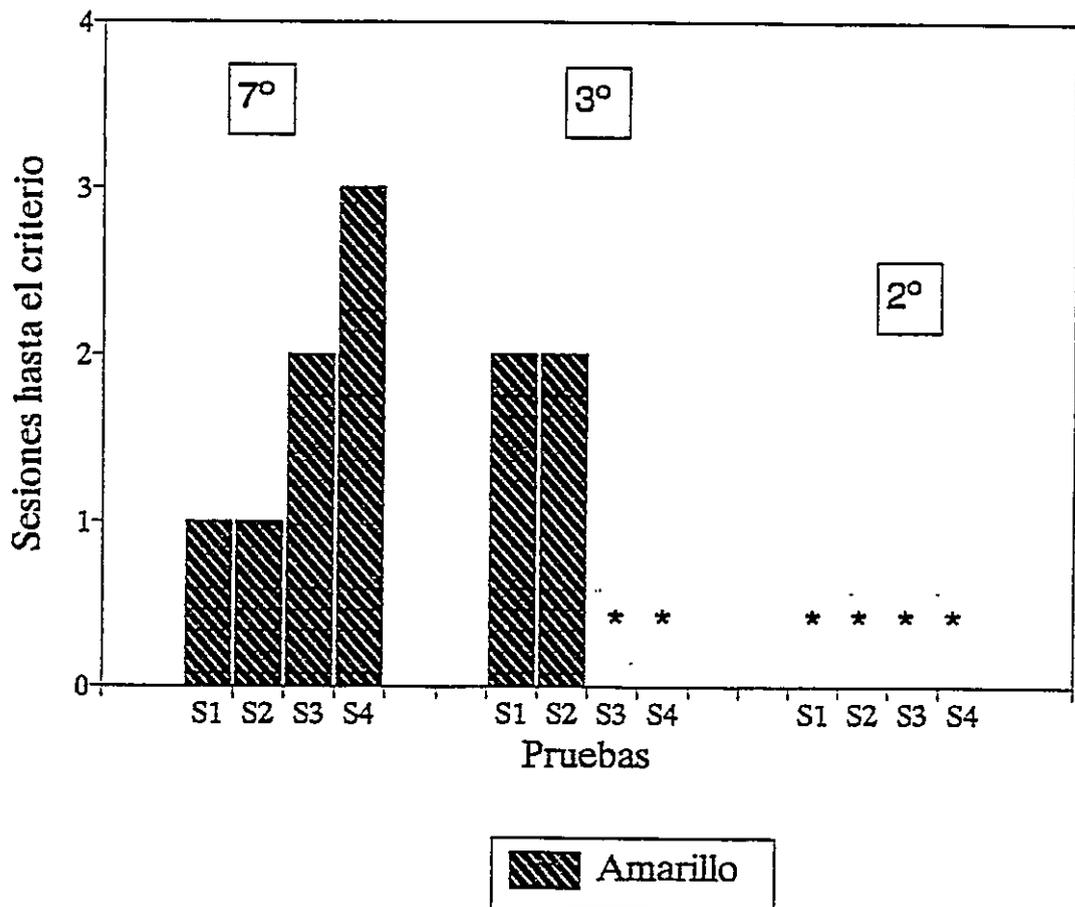


Fig.20. Sensibilidad al tamaño del estímulo en 110°.

Este gráfico corresponde a los resultados de una paloma entrenada, secuencialmente, al color amarillo, y enfrentada a cuatro pruebas (S1, azul; S2, rojo; S3 y S4, gradaciones del positivo) con diferentes tamaños del estímulo (7°, 3° y 2°), indicados en recuadros en el gráfico. Los arteriscos indican que no se logró el criterio aún después de 10 sesiones.

En la figura 21, que corresponde a una paloma entrenada al color verde, se observa que en 7<sup>o</sup> esta no logra el criterio en la prueba de mayor dificultad (S4), aún cuando su promedio para resolver las otras, es de una sesión. Con un estímulo de 3<sup>o</sup> sólo logra el criterio en las pruebas S1 y S2. Finalmente, con el estímulo de 2<sup>o</sup> esta paloma logra el criterio sólo en la primera prueba, S1.

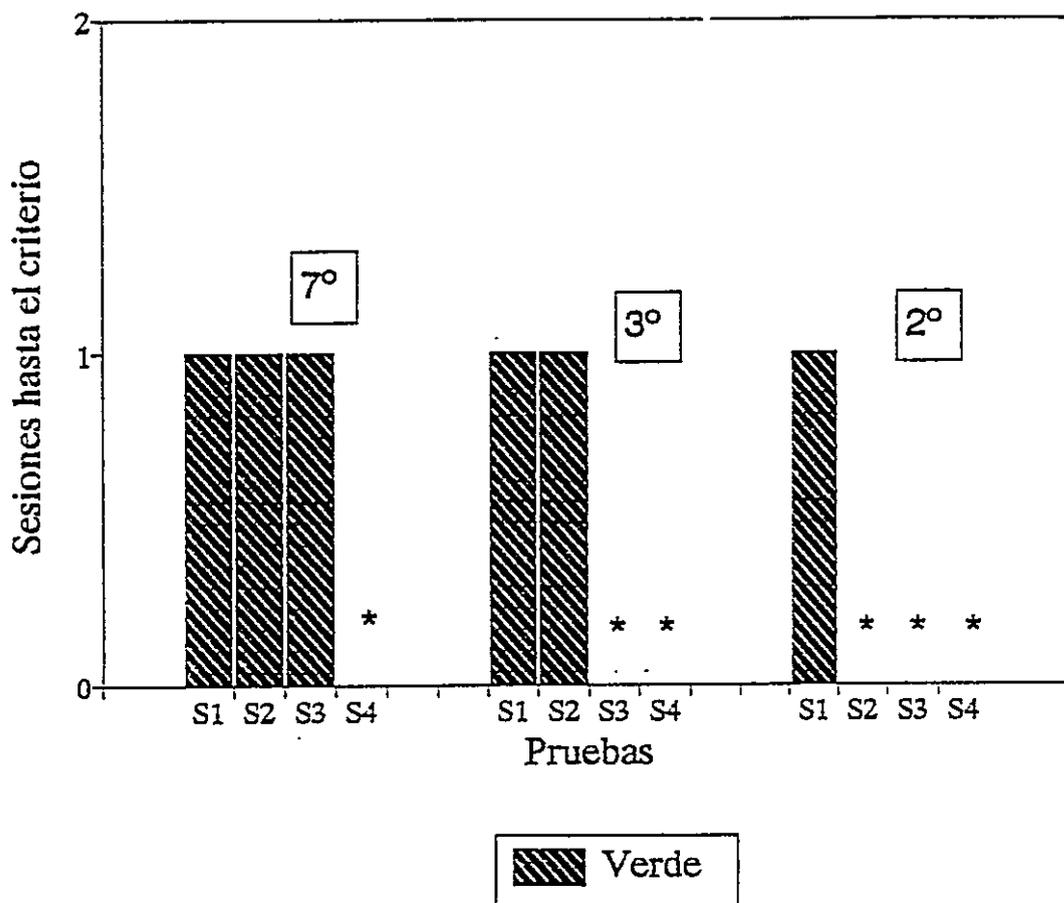


Fig.21. Sensibilidad al tamaño del estímulo en 110<sup>o</sup>.

Este gráfico corresponde a los resultados de una paloma entrenada, secuencialmente, al color verde, y enfrentada a cuatro pruebas (S1, amarillo; S2, azul; S3 y S4, gradaciones del positivo) con diferentes tamaños del estímulo (7<sup>o</sup>, 3<sup>o</sup> y 2<sup>o</sup>), indicados en recuadros en el gráfico. Los arteriscos indican que no se logró el criterio aún después de 10 sesiones.

Finalmente, la figura 22, que corresponde a una paloma entrenada al color verde.S, muestra que con un estímulo de 4,3° logra el criterio en las pruebas S1, S2 y S3 con un promedio de una sesión, sin lograr resolver S4. Con un estímulo de 3,6° logra el criterio en las pruebas S1 y S2 con una sesión, pero en las pruebas S3 y S4 nunca lo logra. Con el estímulo de 2°, sólo logra el criterio en S1 en una sesión.

Los resultados obtenidos con esta paloma coinciden con los que se obtuvieron con la paloma Verde entrenada secuencialmente.

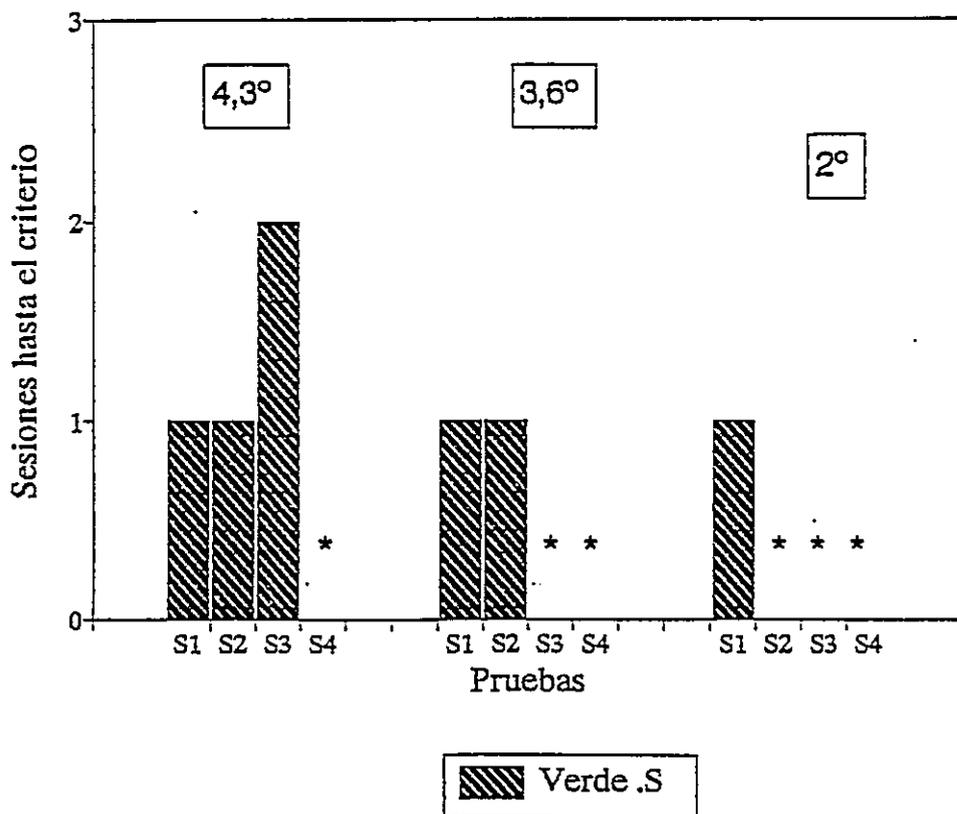


Fig.22. Sensibilidad al tamaño del estímulo en 110°.

Este gráfico corresponde a los resultados de una paloma entrenada, simultáneamente, al color verde, y enfrentada a cuatro pruebas (S1, verde / amarillo; S2, verde / rojo; S3 y S4, gradaciones del positivo) con estímulos de diferentes tamaños (4,3°, 3,6° y 2°), indicados en recuadros en el gráfico. Los asteriscos indican que la paloma no logró el criterio aún después de 10 sesiones.

### **3.4 Movimientos oculares.**

En el desarrollo de este trabajo se ha observado claramente, de un modo cualitativo, que los animales realizan movimientos oculares conjugados con la presentación de los estímulos cromáticos en el campo visual. Se han distinguido estos movimientos observando la posición de la pupila en el marco de la órbita ocular.

La presencia de movimientos oculares en las condiciones experimentales es de suma importancia, pues significa que no se podrá tener certeza respecto de la región retiniana que está siendo estimulada desde las distintas posiciones del estímulo en el campo visual si no se considera la magnitud y el sentido de tales movimientos. La medición de la magnitud de los movimientos oculares y la determinación de la zona de la retina donde cae la imagen es una tarea compleja que requiere el desarrollo de un procedimiento especial, el cual decidí dejar para un estudio posterior.

### **3.5. Modalidades de entrenamiento.**

En este estudio también se analizó si existía diferencia entre los protocolos utilizados en el entrenamiento de las palomas. Principalmente, se deseaba saber si había entre ellos alguna diferencia sustancial en las etapas de aprendizaje en las distintas situaciones experimentales. Es por ello que se graficó para cada paloma el número de sesiones hasta llegar al criterio (80%) versus los protocolos correspondientes. Se compararon dichos protocolos en la posición frontal ( $0^{\circ}$ ) con la posición lateral ( $80^{\circ}$ ).

La figura 23 muestra que no existe una diferencia en el aprendizaje al aplicar estos distintos protocolos, y reafirma que una vez que los animales han aprendido a realizar la

tarea en la posición frontal, ésta se facilita en la posición lateral.

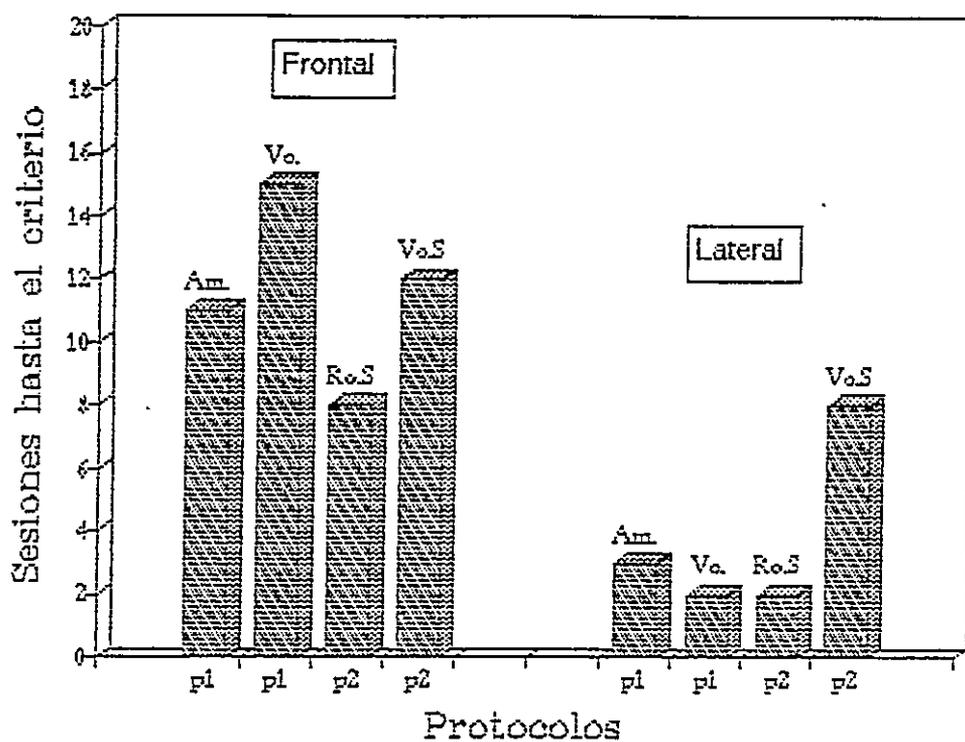


Fig.23. Comparación del aprendizaje entre protocolos.

Este gráfico corresponde al aprendizaje de las palomas en la posición frontal y lateral, en relación a los protocolos utilizados, siendo (p1), protocolo de tipo secuencial, y (p2), protocolo de tipo simultáneo. Las letras sobre las barras representan a cada paloma con su respectivo color de entrenamiento, siendo: Am. = amarillo; Ve. = verde; Ro.S = Rojo, protocolo simultáneo; y Ve.S = verde, protocolo simultáneo.

## 4. DISCUSION

### 4.1 Transferencia del aprendizaje.

El primer resultado a destacar en este trabajo se refiere a la existencia de una transferencia del aprendizaje, claramente direccional para la conducta que se ha estudiado. Esta transferencia ocurre solamente en el sentido frontal-lateral. El que la paloma pueda realizar la transferencia de la discriminación cromática desde la zona frontal a la lateral del campo visual, indica esta discriminación se realiza con independencia de las diferencias celulares que existen entre estas regiones retinianas.

El hecho de que exista direccionalidad en la transferencia del aprendizaje también tiene una importancia metodológica. En efecto, el no considerar esta direccionalidad al realizar estudios sobre conductas visuales, llevaría categóricamente a conclusiones equivocadas. Por ejemplo, si un estudio de aprendizaje comienza en el sentido contrario a aquel en el cual ocurre la transferencia, se podría concluir que no existe la capacidad de discriminación cromática asociada a estas regiones retinianas.

### 4.2. Agudeza comparativa de la discriminación cromática.

En cuanto a la discriminación cromática, se ha demostrado que hay disminución o pérdida de la sensibilidad cromática en posiciones posteriores del campo visual de la paloma, lo que podría indicar la existencia de asimetrías retinianas funcionales

congruentes con la regionalización anatómica con respecto a las clases y densidades celulares (Figs. 17, 18 y tabla 6). También se ha demostrado que existe una disminución en la discriminación cromática en relación a los tamaños de los estímulos en la zona retiniana que corresponde a la posición de  $110^{\circ}$  lateral. Estos resultados también muestran que se requiere de un estudio más completo para afinar la correlación entre las capacidades discriminatorias de la paloma y la regionalización de la retina, tanto porque hay variabilidad individual (como puede verse al comparar las respuestas de las palomas Verde, Verde.S, y Amarillo (Figs.20, 21 y 22) como porque hay que completar el estudio tomando en cuenta los movimientos oculares (ver sección siguiente).

#### **4.3 Movimientos oculares.**

Uno de los resultados de los experimentos realizados fue que no había diferencia entre las habilidades de discriminación cromática entre la región frontal y lateral del campo visual para algunas palomas. Esto se puede interpretar afirmando que estas dos regiones tienen habilidades discriminatorias cromáticas comparables. Sin embargo, hay que considerar además otro aspecto, que es, el que la paloma puede mover los ojos. En general en todos los trabajos que analizan el problema de la discriminación diferencial en la retina de la paloma, está la idea de que la paloma no mueve los ojos durante la tarea, ya sea porque hay una fijación conductual de la cabeza (Bloch y Maturana, 1971) o porque hay una fijación mecánica como en este trabajo.

Durante la realización de los experimentos de este estudio, se hizo evidente, sin embargo, que algunas palomas movían los ojos durante la tarea de discriminación. Como resultado de los movimientos oculares, uno podía esperar que no siempre coincidiera la

posición del estímulo en el campímetro, con la esperada posición de éste en el campo visual en la paloma; como sería el caso bajo la creencia que los animales no mueven los ojos durante el experimento. Aunque no se desarrolló durante el curso de este trabajo un procedimiento para determinar la magnitud del movimiento ocular, y realizar las correcciones correspondientes. Por observaciones visuales realizadas durante el curso de los experimentos, de la posición de la pupila, en relación a la graduación angular de la plataforma de soporte de la paloma, se estima que el error máximo puede haber sido del orden de los  $30^{\circ}$ . En estas circunstancias se piensa que en algunos casos, al menos, la posición del estímulo en el campímetro a  $130^{\circ}$  podría corresponder a  $100^{\circ}$  en el campo visual, posición de todos modos más bien posterior. Para el caso de la posición en el campímetro de  $110^{\circ}$ , la posición en el campo visual podría haber sido de  $80^{\circ}$ . Esta incertidumbre deberá ser resuelta en estudios posteriores para determinar con certeza la relación de la habilidad de discriminación cromática con la regionalización retiniana. Cabe destacar, sin embargo, que esta incertidumbre sobre la posición de la imagen del estímulo cromático sobre la retina no invalida los resultados de este trabajo en lo que se refiere a la direccionalidad de la transferencia del aprendizaje, a la disminución de la resolución espacial y la capacidad relativa de discriminación cromática en las regiones posteriores del campo visual de la paloma, y a la disminución de discriminación cromática relación al tamaño de los estímulos.

## 5. BIBLIOGRAFIA.

- Babul, C. (1990). Un estudio conductual de la constancia cromáticas en aves. Tesis de Magistratura, Fac. de Ciencias, U. de Chile.
- Bloch, S. y Martinoya, C. (1978) Comparison of frontal and lateral visual acuity of the pigeon under behavioral fixation. Proc. Physiol. Soc. J. Physiol. 278:49.
- Bloch, S. y Martinoya, C. (1982) Comparing frontal and lateral viewing in the pigeon. I Tachistoscopic visual acuity as a function of distance. Behav. Brain Res. 5:221-244.
- Bloch, S. y Martinoya, C. (1983) Specialization of visual function for the different retinal areas in the pigeon. En J.P. Ewert R.R Caparnica y D.J. Ingle (Eds.) Advances in Vertebrates Neuroethology. Plenum Press N.Y. pp 359-368.
- Bloch, S. & Maturana, H, R. (1971). Oil droplet distribution and colour discrimination in Pigeon. Nature New Biology, 234, 284-285
- Bloch, S; Rivaud, S. y Martinoya, C. (1984) Comparing frontal and lateral viewing in the pigeon. III Different patterns of eyes movements for binocular and monocular fixation. Behav. Brain Res. 13:173-182.
- Blough, P.M. (1972) Wavelength generalization and discrimination in the pigeon. Percept. Psychophys. 4: 342-348.
- Bowmaker, J.K. (1977). The visual pigments, oil droplets and spectral sensitivity of the pigeon. Vision Res. 17 : 1129- 1138.
- Bravo, H. y Petigrew, J.D (1981) The distribution of neurons projecting from the retina and Burrowing Owl, *Speotyto Cunicularia*. J. Comp. Neurol. 199:419-441.
- Bravo, H. e Insunza, O. (1983) Estudio anatómico de las vías visuales paralelas en falconiformes. Arch. Biol. Med. Exp. 16:283-289.
- Britto, L.R.G., Natal, C.L. y Marcondes. A.M. (1981) The accesory optic system in pigeon: receptive field properties of identified neurons. Brain Res. 206:149-154.

- Delius, J.D., Emmerton, J. (1979) Visual performance of pigeon. En Neural mechanisms of behavior in the pigeon. Edited by A. M. Granda and J.H. Maxwell, Plenum Press, New York and London. Cap.5, pp:51-69
- Delius, J.D.; E. Jahnke-Funk y A. Hawker (1981) Stimulus display and colour discrimination learning by pigeon. Current Physiol. Res. 1:203- 214.
- Emmerton, J. & Delius, J.D. (1980) Wavelength discrimination in the "visible" and ultraviolet spectrum by pigeon. J. Comp. Physiol. 141: 47-52.
- Emmerton, J. (1983) Funcional morphology of the visual system. En Physiology and behaviour of the pigeon. Edited by Michael Abs. Academic Press. London. pp:221-241.
- Fite, K.V., Reiner, A. y Hunt, S.P. (1979) Optokinetic Nystagmus and the accesory optic system in pigeon and turtle. Brain Behav. Evol. 16: 192-202.
- Goodwin, D. (1983) Behaviour. En Physiology and behaviour of the pigeon. Edited by Michael Abs. Academic Press. London. pp:286-308.
- Jassick-Gerschenfeld, D., J. Teulon y O. Hardy (1979) Spatial interactions in the visual receptive field of nucleus dorsolateralis anterior of the pigeon thalamus. En A.M. Granda y J.H. Maxwell (Eds). Neural mechanisms of behaviour in pigeons. Plenum Press . New york.
- Karten, H.J.; Fite, K.V., y Brecha, N. (1977). Specific projections of displaced retinal ganglion gells upon the accesory optic system in the pigeon (*Columba livia*). Proc. Nat. Acad. Sci. (wash). 74:1753-1756.
- Lennie, P. (1980) Paralel visual pathways: A review. Vis. Res. 20:561-594.
- Mackenna, O. y Wallman, J. (1985) Accesory Optic System and the Pretectum of Birds:Comparison whit other vertebrates. Brain Behav. Evol. 26:91-116.
- Maldonado, P.; Maturana, H.R. y Varela, F.J. (1988) Frontal and lateral visual system in birds. Brain Behav. Evol. 32:57-62.
- Maldonado, P. (1985) Frontalidad y Lateralidad en la conducta visual de aves. Tesis de Magistratura. Facultad de ciencias. U. de Chile.

- Martinoya, C. y Bloch, S. (1980) Depth perception in the pigeon: Looking for the participation of the binocular cues. Symposium of the perception. XXVIII International Congress Phisiologist Sci. Budapest.
- Martinoya, C.; Rey, J. y Bloch, S.(1981) Limits of the pigeon's binocular fields. *Vis. Res.* 20:827-835.
- Martinoya, C.; Rivaud, S. y Bloch, S. (1983) Comparing frontal and lateral viewing in the pigeon. II Velocity tresholds for movements discriminations. *Behav. Brain. Res.* 8: 375-385.
- Martinoya, C.; Le Houzec, J. y Bloch, S. (1984) Pigeon's eyes convergence during feeding evidence for frontal binocular fixation in a lateral eye bird. *Neuroscience Letters* 45:335-339.
- Maturana, H.R.(1964) Especificidad v/s ambigüedad en la retina de los vertebrados. *Biologica. fas.* XXXVI pp: 69-96.
- Mpodozis, J.(1991) Independencia operacional de los sistemas visuales en aves. Tesis para optar al grado de Doctor en Ciencias Biológicas, con Menciona en Fisiología Fac. Ciencias. U. de Chile.
- Polyak, S.(1957) The vertebrate visual system. University of Chicago Press.
- Shimizu, T and Karten, H.(1990) Central visual pathways in reptiles and birds: Evolution of the visual system. *Evolution of the eye and visual system.* Eds: J.R. Cronly-dillon and R.L. Gregory. Ed. Macmillan press, Scientific & Medical. Cap. 19 pp: 421-441. Vol.2 Vision and visual disfunctions.
- Thompson, E., Palacios, A. y Varela, F. (1992) Ways of coloring: Comparative color vision as a case study for cognitive science. *Behavioral and Brain Science* 15, 1-75.
- Varela, F.; Letelier, J.C.; Marín, G. y Maturana, H.R. (1983) The neurophysiology of avian color vision. *Arch. Biol. Med. Exp.* 16:291-303.
- Wallman, J.; Mackenna, O.; Burns, S.; Velez, J. y Weinstein, B.(1981) Relation of the accesory system and pretectum to optokinetics responses in chickens. in *Progress in Oculomotor Research*, A.F. Fuchs y W. Becker eds. *Dev. Neurosci.* 12:435-442. Amsterdam, N.Y. Oxford: Elsevier, North Holland.

Wright, A. (1979) Color vision psychophysics: a comparison of pigeon and humans. En A.M. Granda y J.H. Maxwell (eds). Neural mechanisms of behaviour in the pigeon Plenum press. New York.

## 6. ANEXOS.

### 6.1 Experimentos Futuros.

Se presentará con cierto detalle como anexo el procedimiento experimental a seguir tomando en cuenta los movimientos oculares, porque ya se han hecho algunos experimentos preliminares que no se presentan como tales porque están incompletos.

Para comprobar la hipótesis del movimiento ocular y definir si el movimiento de los ojos es un parámetro importante, se sugiere considerar la siguiente metodología experimental: Escoger una paloma especialmente entrenada para hacer discriminaciones entre el campo frontal y lateral, y medir en ella los movimientos oculares durante las sesiones de entrenamiento. La posición del ojo se podría medir a través de un método oculográfico, en el que se insertan dos electrodos de plata, uno en el canto anterior, y otro en el canto posterior de la órbita ocular, midiéndose la diferencia de potencial entre ambos. Como se sabe, el ojo es un dipolo eléctrico, por lo que en distintas posiciones del ojo el campo eléctrico entre estos dos electrodos cambiaría, y por lo tanto la señal eléctrica sería indirectamente una medida de la posición del ojo. No sería una medida estrictamente lineal, pero indicaría el grado de movimiento ocular. En tal experimento, se insertarían estos electrodos en el hueso de la órbita bajo anestesia profunda, haciendo perforaciones con microfresas en los cantos anteriormente descritos, y fijando los electrodos al hueso con acrílico dental. Con esta preparación, en teoría, es posible medir continuamente el oculograma por un periodo de meses. Además, con este procedimiento

se podría asociar el movimiento del ojo con la posición del estímulo en el campímetro, y determinar la posición de su imagen sobre la retina, cualquiera sea el estado de movimiento del estímulo y del ojo. Esto permitiría ver si durante los experimentos descritos hay inmovilidad de la retina respecto del mundo, y que resultados experimentales están de alguna manera contaminados por este movimiento. Por último, un modelo de movimiento ocular que surja de este procedimiento permitirá calcular la dirección del eje óptico ante distintas posiciones del ojo y evaluar la magnitud del cambio del ángulo del eje óptico ante diferentes posiciones del ojo.

## **6.2 Registros de Espectrofotometría.**

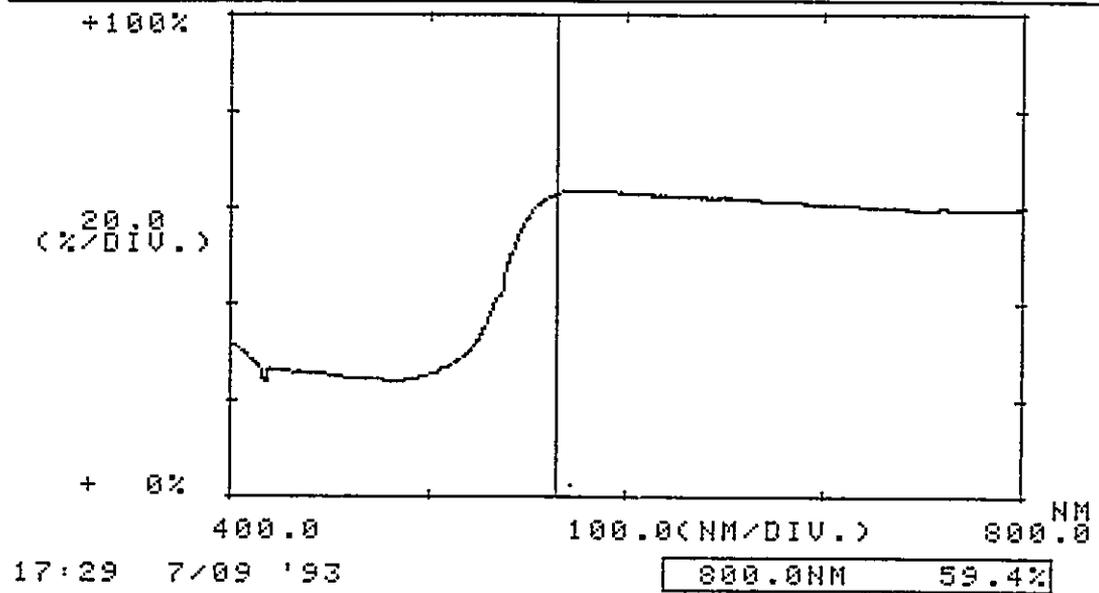
Los filtros de colores fueron medidos con un espectrofotómetro, UV - Visible Recording Spectrophotometer UV - 160, Shimadzu. Se presentarán a continuación, registros de transmitancia en distintas longitudes de onda para cada filtro de color utilizado. El nombre de los filtros aparece indicado en el extremo superior izquierdo de cada registro (SAMP). Estos registros muestran que no se usó filtros de banda estrecha.

Fig.24. Registros de espectrofotometría para la serie de filtros de color amarillo.

En estas figuras se muestran las curvas de transmitancia de cada filtro amarillo (Am-1, Am-2, Am-3, Am-4) entre 400 y 800 NM (eje X). El eje Y corresponde a los porcentajes de transmitancia. En el recuadro inferior derecho se indica el valor de la transmitancia en cada caso a los 800 NM. En el extremo superior derecho (REF), se indica el valor de transmitancia que caracteriza cada filtro, a nivel de la línea vertical que aparece en cada registro. Hacia la izquierda de esta línea el porcentaje de transmitancia generalmente decae.

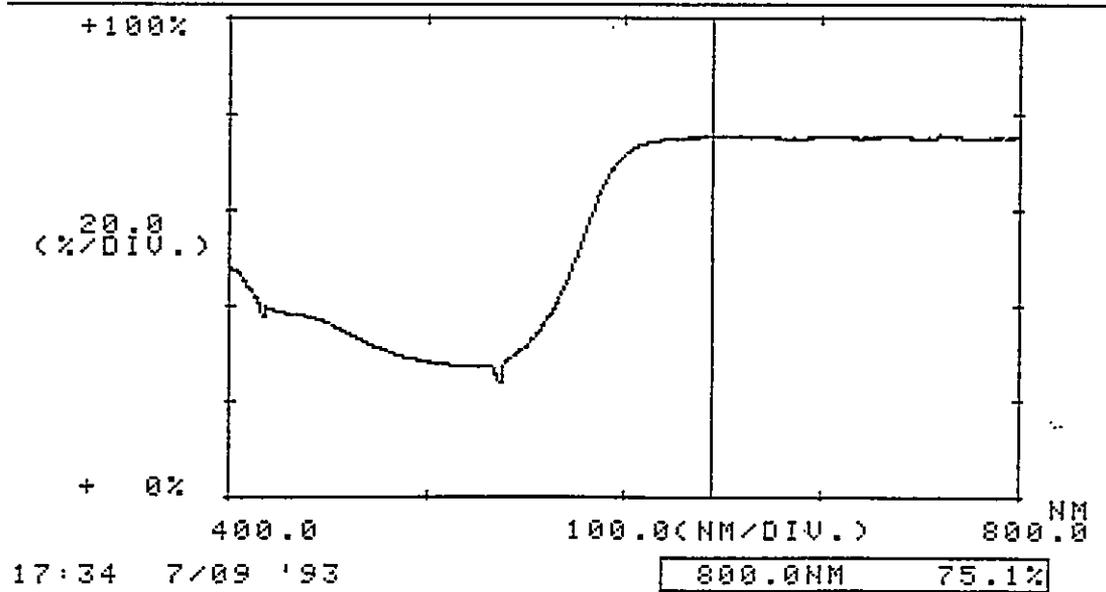
SAMP: Am-1

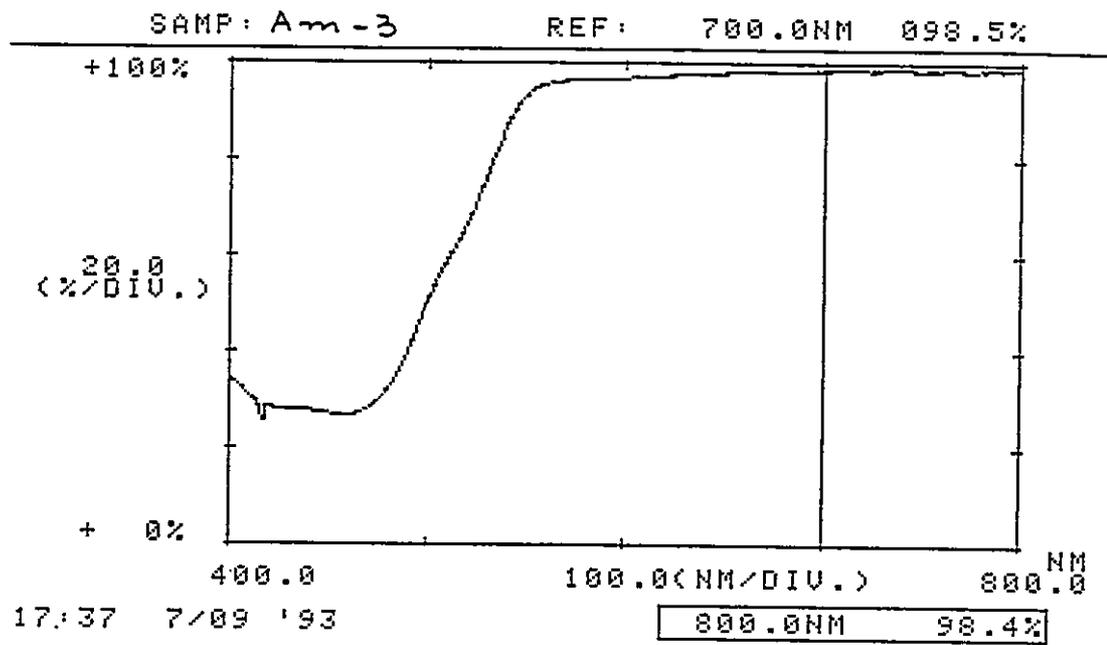
REF: 564.0NM 062.9%



SAMP: Am-2

REF: 643.5NM 075.3%





3

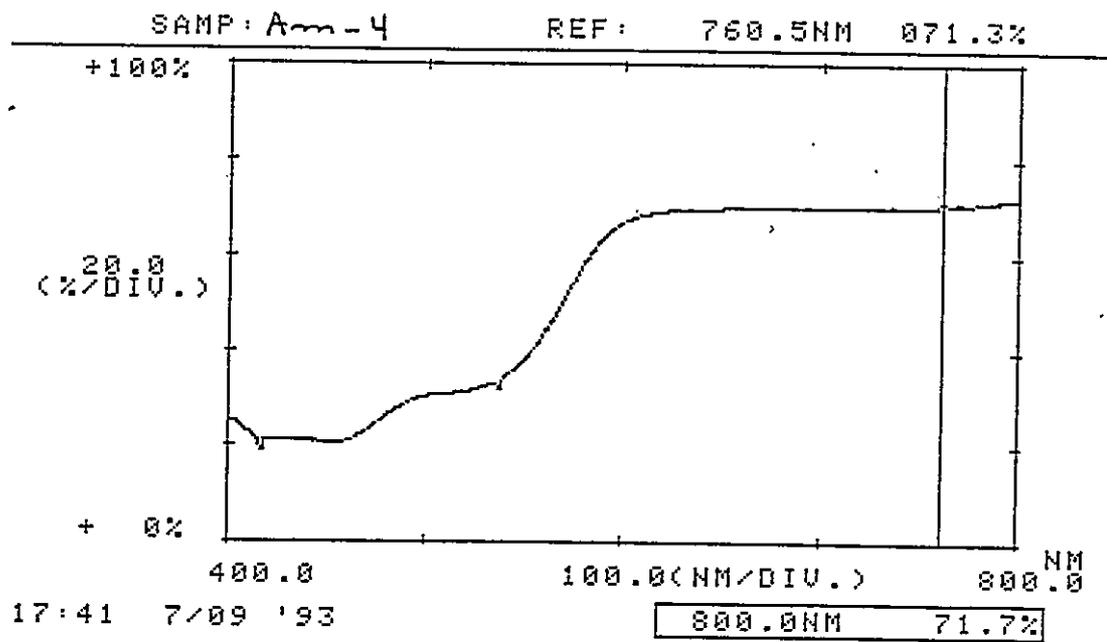
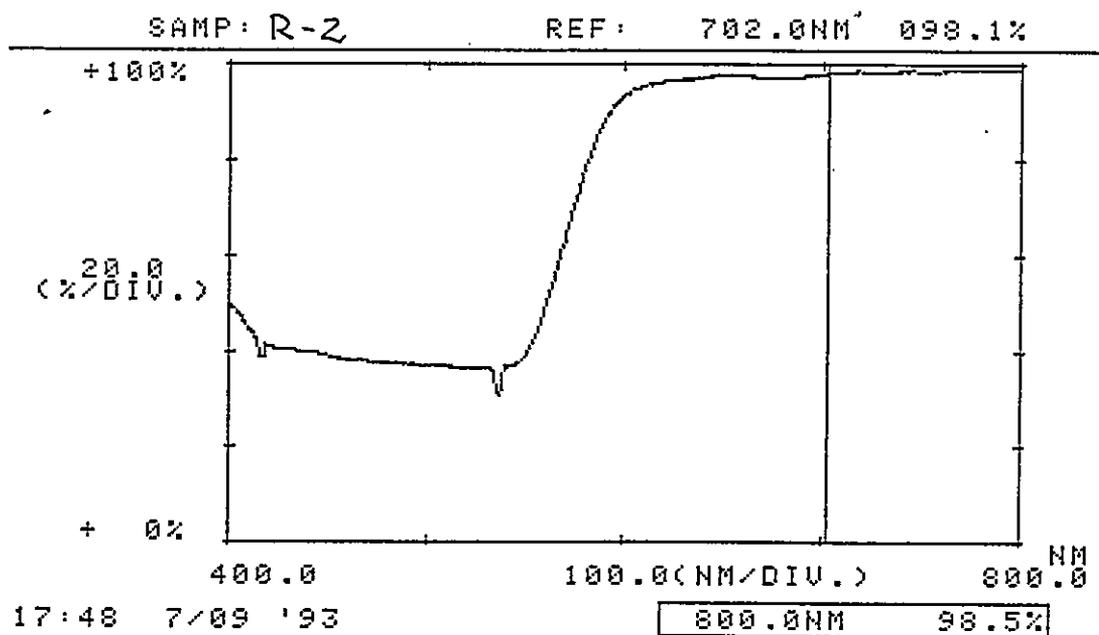
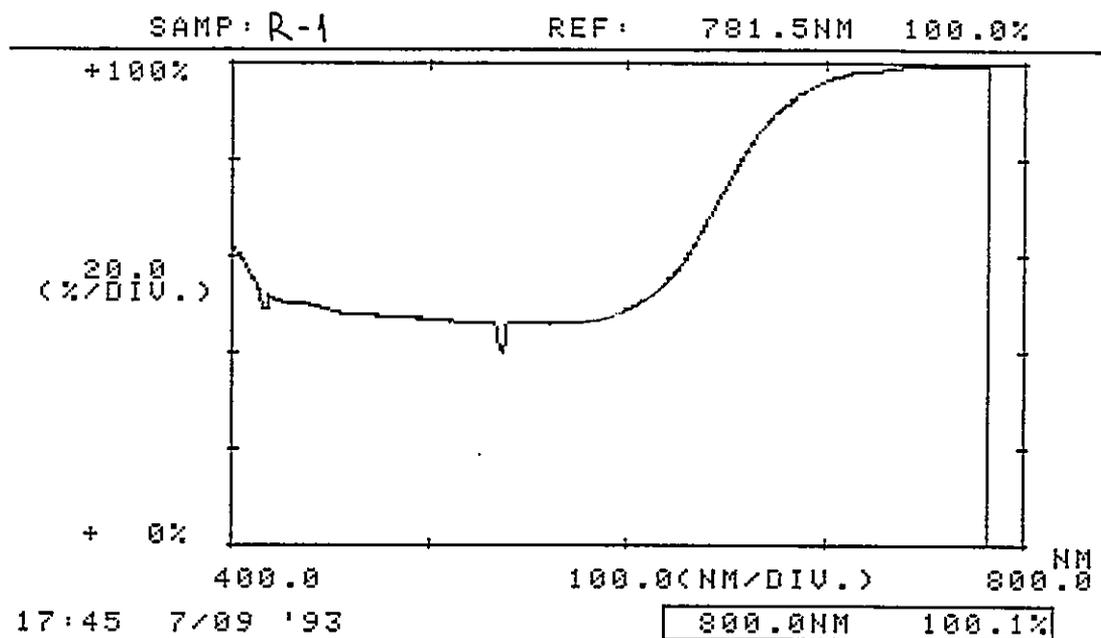


Fig.25. Registros de espectrofotometría para la serie de filtros de color rojo. En estas figuras se muestran las curvas de transmitancia de cada filtro rojo (R1, R2, R3) entre 400 y 800 NM (eje X). El eje Y corresponde a los porcentajes de transmitancia. En el recuadro inferior derecho se indica el valor de transmitancia en cada caso a los 800 NM. En el extremo superior derecho (REF), se indica el valor de transmitancia que caracteriza cada filtro a nivel de la línea vertical que aparece en cada registro. Hacia la izquierda de dicha línea el porcentaje de transmitancia generalmente decae.



SAMP: R-3

REF: 699.0NM 074.9%

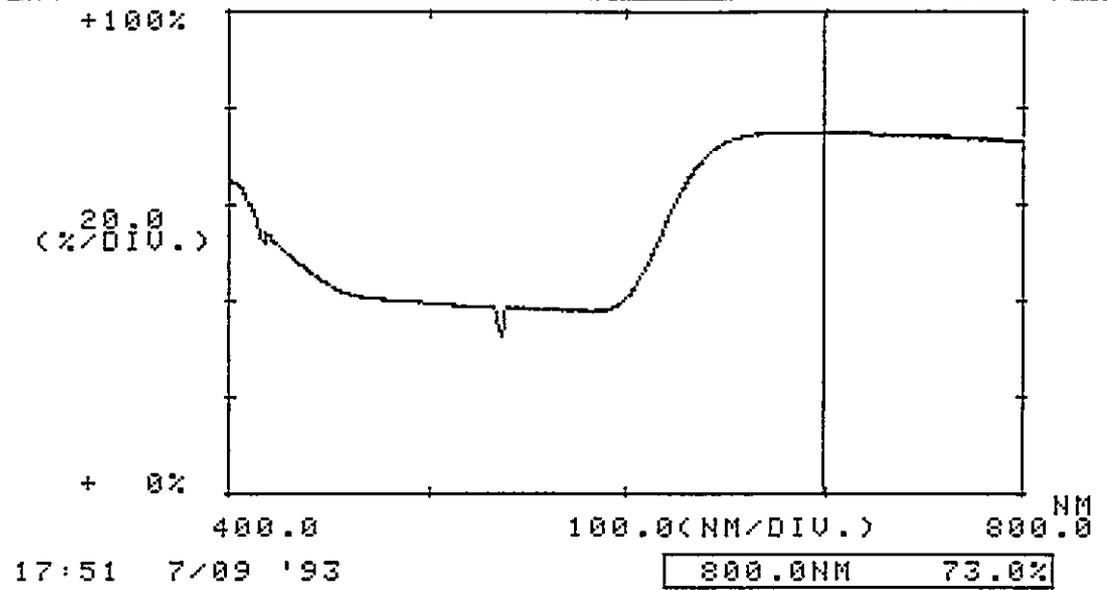
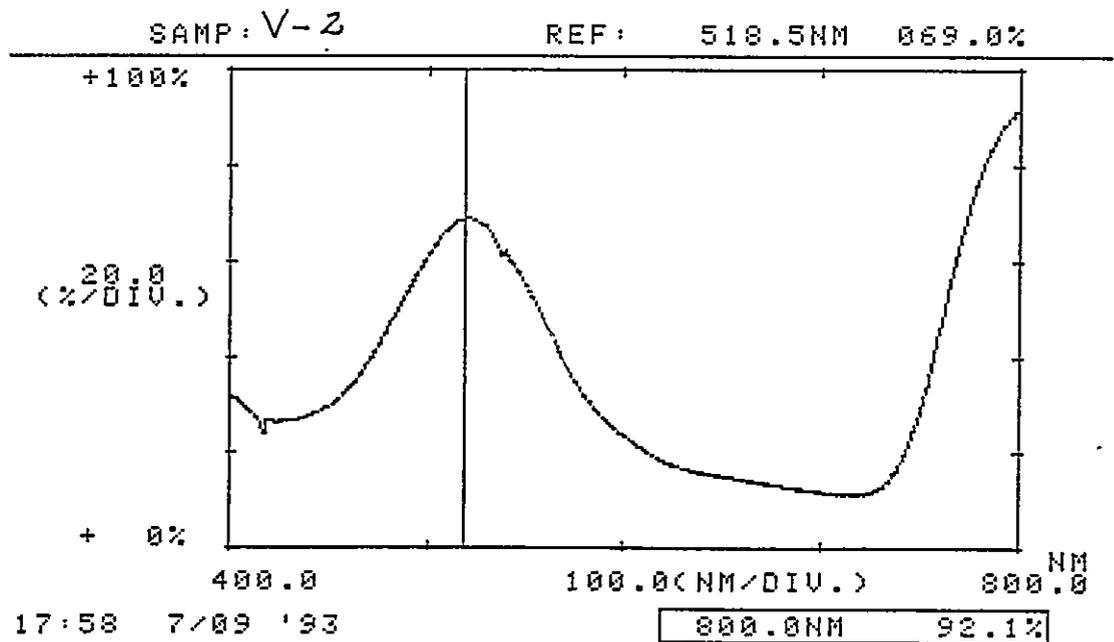
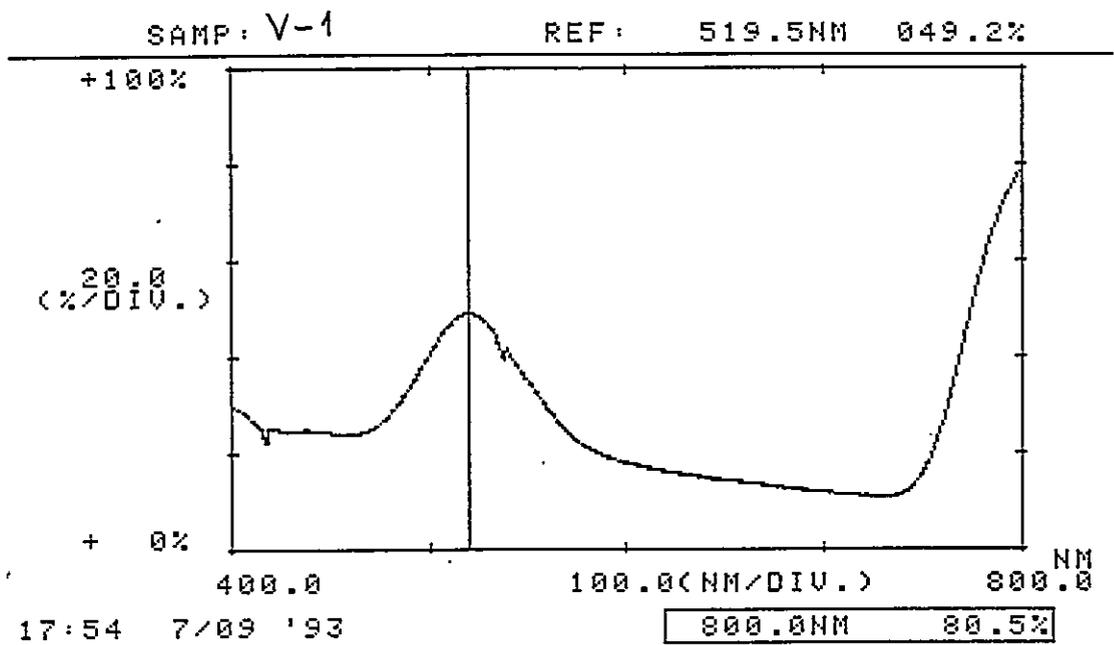


Fig.26. Registros de espectrofotometría para la serie de filtros de color verde. En estas figuras se muestran las curvas de transmitancia de cada filtro verde (V1, V2, V3, V4) entre 400 y 800 NM (eje X). El eje Y corresponde a los porcentajes de transmitancia. En el recuadro inferior derecho se indica el valor de la transmitancia de los filtros a los 800 NM. En el extremo superior derecho (REF), se indica el valor de la transmitancia que caracteriza cada filtro, a nivel de la línea vertical que aparece en cada registro. Hacia la izquierda de dicha línea el porcentaje de transmitancia generalmente decae.



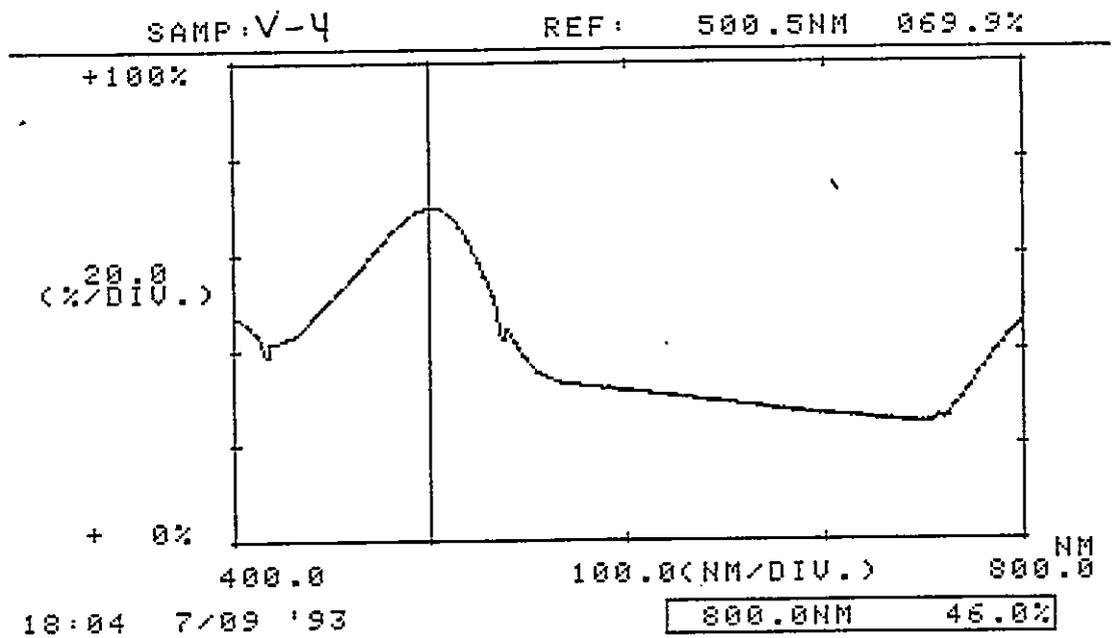
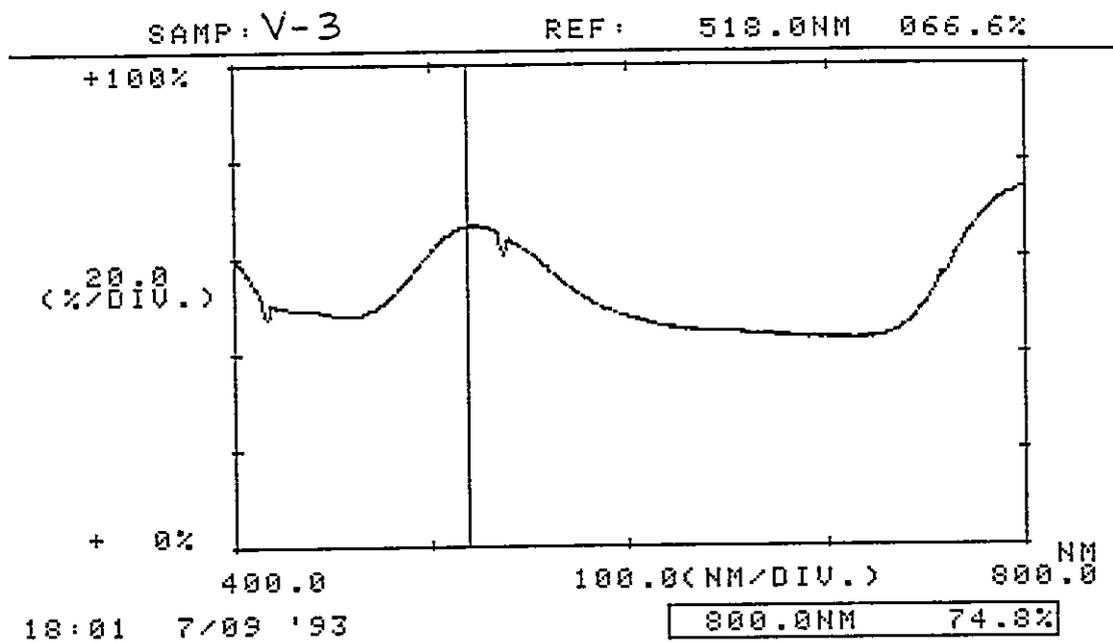


Fig.27. Registros de espectrofotometría para la serie de filtros de color azul.

En estas figuras se muestran las curvas de transmitancia de cada filtro azul (A1, A2, A3, A4) entre 200 y 800 NM (eje X). El eje Y corresponde a los porcentajes de transmitancia. En el recuadro superior derecho (REF) se indica el valor de transmitancia que caracteriza cada filtro a nivel de la línea vertical que aparece en cada registro. Hacia la izquierda de la línea vertical en los registros A1 y A2 se observa un artefacto producto del cambio automático de ampolleta que realiza el instrumento. El porcentaje de transmitancia de los cuatro filtros aumenta hacia el ultravioleta hasta alcanzar el 100%.

En esta serie, los máximos relativos en el azul son: para A1, 84,8% en 456 NM; para A2, 75% en 448 NM; para A3 89,3% en 461 NM; y para A4, 99,4% en 480 NM.

