

UCH-FC  
MAG-B  
M244  
C02

FRONTALIDAD Y LATERALIDAD  
EN LA CONDUCTA VISUAL DE AVES

Tesis  
Entregada a la  
Universidad de Chile  
en cumplimiento parcial de los requisitos  
para optar al grado de  
Magíster en Ciencias Biológicas con mención en Fisiología

FACULTAD DE CIENCIAS  
UNIVERSIDAD DE CHILE

por

PEDRO MALDONADO ARBOGAST

Noviembre, 1985



Profesores guía:

Dr. Francisco Varela G.  
Dr. Humberto Maturana R.

FACULTAD DE CIENCIAS  
UNIVERSIDAD DE CHILE

INFORME DE APROBACION  
TESIS DE MAGISTRATURA

Se informa a la Comisión de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Magistratura del candidato

Pedro Maldonado Arbogast

ha sido aprobada por la Comisión informante de Tesis como requisito de tesis para el Grado de Magister en Ciencias Biológicas con Mención en Fisiología, en el examen de defensa de Tesis rendido el día 14 de Noviembre de 1985.

Patrocinantes de Tesis

Dr. Francisco Varela

*Francisco Varela*  
*H. Maturana*

Dr. Humberto Maturana

Comisión informante de Tesis

Dr. Osvaldo Alvarez

*[Signature]*

Dra. Teresa Pinto

*Teresa Pinto*

Dr. Fernando Torrealba

*[Signature]*



A mi esposa  
y a mis padres.



## AGRADECIMIENTOS

Agradezco a mis maestros Humberto Maturana y Francisco Varela, con quienes aprendí algo más que a hacer ciencia.

A Maria de la Luz por su apoyo y a Jorge por su interés en este trabajo. También a Solano y a Pedro por su compañía y ayuda y por último a todos aquellos que ayudaron a mi formación.



## INDICE DE MATERIAS

LISTA DE TABLAS	v
LISTA DE FIGURAS	vi
RESUMEN	vii
ABSTRACT	x
1. INTRODUCCION	1
1.1. El problema	1
1.2. La retina de aves	5
1.2.1. Características anatómicas y fisiológicas	5
1.2.2. Antecedentes funcionales y conductuales	11
2. MATERIALES Y METODOS	17
2.1. Aves	17
2.2. Conducta visual	18
2.2.1. Observaciones de campo	18
2.2.2. Observaciones en el laboratorio	20
2.3. Conducta visual frente a barra de luz	20
2.4. Determinación de regiones retinianas-ángulo visual	26
3. RESULTADOS	29
3.1. Observaciones de campo	29
3.2. Observaciones de laboratorio	37
3.3. Conducta visual frente a barra de luz	41
3.4. Determinación de regiones retinianas-ángulo visual	52
4. DISCUSION	55
4.1. Sobre la conducta visual. Frontalidad y Lateralidad	55
4.2. Sobre la distribución filogenética de áreas y foveas	63
4.3. Sobre los sistemas visuales	65
4.4. Experimentos futuros	73
5. BIBLIOGRAFIA	75



## LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Distribución de áreas y fóveas	6
Tabla 2. Tipos de fijación visual en aves	36
Tabla 3. Valores de $\theta$ en experimentos con barra de luz	43
Tabla 4. Promedios y SD(n-1) de los valores de $\theta$	48
Tabla 5. Promedios de los valores de $\theta$	49
Tabla 6. Análisis de varianza para los promedios de $\theta$	50
Tabla 7. Caracterización de los tres sistemas visuales	71

## LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Corte horizontal de la cabeza de una golondrina	2
Figura 2. Sección diagramática de dos tipos de Fóvea	4
Figura 3. Diferentes arreglos retinianos	9
Figura 4. Set de montaje para la presentación de estímulos	22
Figura 5. Puntos de referencia en el hemisferio visual	24
Figura 6. Protocolo de tabulación de $\theta$	28
Figura 7. Conductas visuales representativas del pollo	30
Figura 8. Conductas visuales representativas de la paloma	31
Figura 9. Conductas visuales representativas de la gaviota	32
Figura 10. Conductas visuales representativas del pequén	34
Figura 11. Conductas visuales representativas del bailarín	35
Figura 12. Fase de aproximación y balística en pollo	38
Figura 13. Fase de aproximación y balística en paloma	39
Figura 14. Fase de aproximación y balística en gaviota	40
Figura 15. Ejemplos de determinación de $\theta$	42
Figura 16. Proyecciones de los valores de $\theta$	51
Figura 17. Curvas de determinación de mejor binocularidad	53
Figura 18. Lesiones en retina de paloma y pollo	54

## RESUMEN

Las aves presentan una gran diversidad de arreglos retinianos de densidades celulares. Se distinguen dos regiones de mayor densidad celular: una región central y una temporal. En cada una de estas regiones puede presentarse un Área y en algunos casos una Fóvea, lo que depende de la especie considerada. Algunas especies filogenéticamente cercanas poseen diferentes arreglos retinianos e inversamente, otras especies muy lejanas, presentan arreglos semejantes. Los estudios sobre el uso conductual de los campos de visión asociados a estas estructuras no han sido concluyentes debido a que se consideran ambas estructuras retinianas como idénticas en su dinámica funcional. Los estudios anatómicos indican que existe una segregación de la conectividad de estas regiones con otras zonas del sistema nervioso. También la caracterización fisiológica de estas dos vías visuales así como de los núcleos con los cuales se conectan es diferente en cada caso.

El objetivo de este trabajo es estudiar la conducta visual de aves de distintos grupos filogenéticos en términos del uso conductual de los campos visuales que poseen,



correspondiente con dos regiones de mayor densidad celular. Por otra parte, se persigue relacionar la conducta visual con la caracterización anatómica y fisiológica de su sistema visual, dando cuenta también de la diversidad estructural presente en la retina de éstos animales.

Se estudió la conducta visual de cinco especies de aves: pollo (*Gallus domesticus*), paloma (*Columba livia*), gaviota (*Larus dominicanus*), pequén (*Athene cunicularia*) y bailarín (*Elanus leucurus*). Se realizaron observaciones de campo de su conducta visual con respecto a diversas conductas típicas, y en el laboratorio se estudió la conducta visual de pollo y paloma frente a una barra de luz presentada en su campo visual con diferentes características de distancia, sentido y velocidad.

Los resultados de las observaciones de campo indican que todas las especies presentan dos modos de mirar contingente a las dos regiones de mayor densidad celular y a diferentes conductas tipo. Las observaciones de laboratorio muestran que el uso conductual de la región central se asocia a correlaciones sensomotoras involucradas en la discriminación de objetos en movimiento rápido con respecto al animal y la región temporal se asocia a correlaciones sensomotoras involucradas en la discriminación de objetos estáticos o en movimiento lento. El desarrollo particular que presentan las distintas especies consideradas tiene que ver

con, lo que como observadores distinguimos, como los requerimientos de discriminación en su mundo de interacciones con su medio. La segregación conductual es congruente con la segregación anatómica y fisiológica descrita en aves de tal manera que conforman dos sistemas visuales diferentes: un sistema tectal y un sistema talámico.

## SUMMARY

Birds present a great diversity of retinian cellular density patterns. Two regions of higher cellular density are distinguished: a central and a temporal region. In each of these regions one Area, and in some cases one Fovea, may be observed, which depends on the species to be considered. Phylogenetically related species possess different retinian patterns, and conversely distant related species present similar patterns. The studies on behavioural use of the visual fields associated to these structures have not been conclusive because both retinian structures are considered identical in terms of their functional dynamics. Anatomical studies indicate that there is a segregation of the connectivity of these regions and other areas of the nervous system. The physiological characteristics of these two visual pathways, as well as of the nuclei with which they connect are different in each case also.

The aim of this work is to study the visual behaviour of birds of different phylogenetic groups in terms of their behavioural use of their visual fields that correspond to the two regions of higher cellular density. On the other hand, this

work pursue to related the visual behaviour to anatomical and physiological characterization of their visual system, taking also into account the structural diversity present in the retina of these animals.

We have studied the visual behaviour of five avian species: chicken (*Gallus domesticus*), pigeon (*Columba livia*), seagull (*Larus dominicanus*), burrowing owl (*Athene cunicularia*) and white-tailed hawk (*Elanus leucurus*). Field observations of their visual behaviour with respect to different typical behaviours were carried out. In the laboratory, the visual behaviour of the chicken and the pigeon in front of a moving bar of light presented to their visual fields with different characteristics of distance, direction and speed were also studied.

The result of field observation indicates that all species present two ways of gazing, contingent to the two regions of higher cellular density and to the different typical behaviours. The laboratory observations show that the behavioural use of the central region is associated to sensomotor correlation involved in the discrimination of rapidly moving objects with respects to the animal, and the temporal region is associated to sensomotor correlations invloved in the discrimination of static or slowly moving objects. The peculiar development of the different species here considered is related to what we, as observers,

distinguish as requirements for the visual discrimination in their world of interactions with their environments. The behavioural segregation is congruent with the anatomical and physiological segregation described for birds in such a manner that they conform two different visual systems: one tectal system and one thalamic system.

## 1. INTRODUCCION

### 1.1. El problema.

Se sabe que los vertebrados presentan una gran diversidad de arreglos retinianos de densidades celulares, tanto de receptoras como de células ganglionares. Los mamíferos, anfibios y peces poseen sólo una región de mayor densidad celular, que se ubica generalmente en el centro geométrico de la retina (Polyak, 1941; 1957). Por otro lado la retina de las aves y los reptiles presenta más de una de estas regiones (Fite y Bradford, 1981; Walls, 1967). En las aves encontramos dos regiones de mayor densidad celular: una situada centralmente en la retina -la región central- y otra en posición dorsal o temporal -la región temporal- (Duke-Elder, 1958; Walls, 1967).

Podemos asociar un campo de visión a cada una de estas regiones, dada por las propiedades dióptricas del ojo: un campo de visión frontal asociado a la región temporal, y un campo de visión lateral asociado a la región central. En la Fig. 1 se observa la proyección de los ejes ópticos de dos regiones de la retina de una golondrina que, conforman el centro de cada uno de los dos campos visuales.

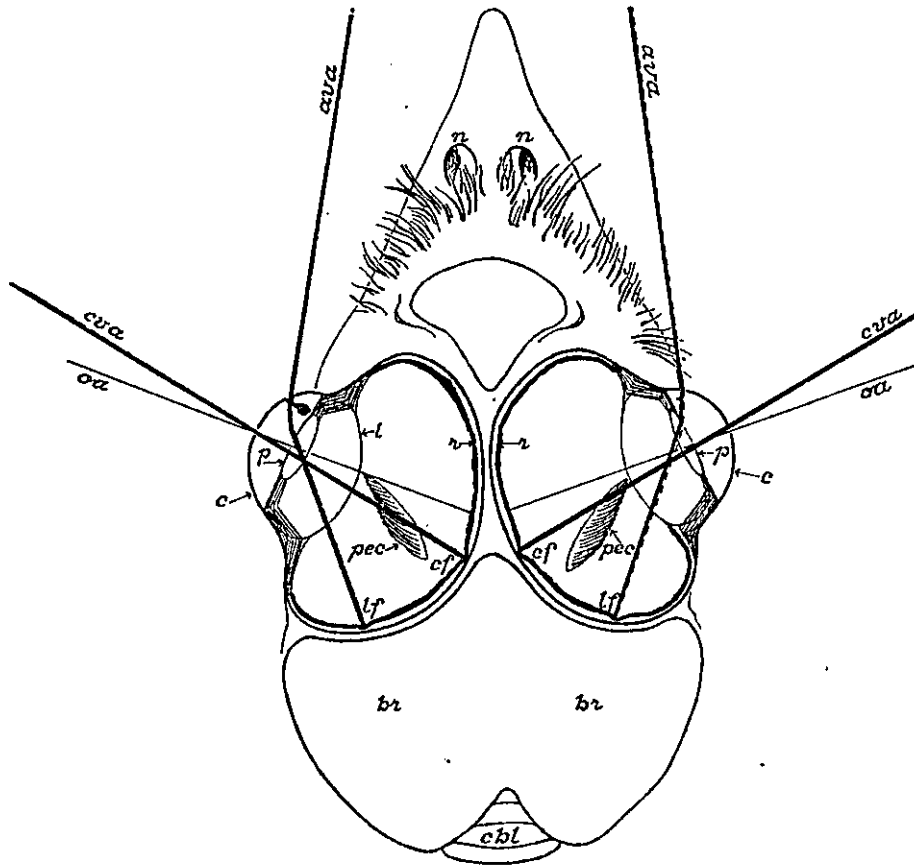


Fig.1 Corte horizontal de la cabeza de una golondrina en la que se muestra la ubicación de Áreas y Fóveas y las proyecciones de sus planos de visión . (ava) eje fóvea temporal, (cva) eje fóvea central, (oa) eje óptico, (c) córnea (p) pupila, (l) lente, (r) retina, (pec) pecten, (cf) fóvea central, (tf) fóvea temporal, (br) cerebro, (cbl) cerebelo (adaptado de Polyak,1957).

En cada región se puede distinguir un área en donde hay un aumento significativo de la densidad celular y en algunos casos una fovea, que consiste en una depresión de la retina hacia el exterior del ojo, y que según la curvatura de la depresión se caracteriza como convexa o cóncavaclivada. En la Fig. 2 se muestran ambos tipos de foveas. La densidad celular es mucho mayor en la región foveal que en cualquier otra región de la retina. Tanto las áreas como las foveas se han asociado a conductas discriminativas espaciales, pero esto no ha sido determinado con claridad en aves.

El objetivo de este trabajo es estudiar la conducta visual de las aves de distintos grupos filogenéticos en términos del uso conductual de los campos de visión que poseen, correspondiente con dos regiones de mayor densidad celular. Por otra parte, se persigue relacionar la conducta visual con la caracterización anatómica y fisiológica de su sistema visual, dando cuenta también de la diversidad estructural presente en la retina de estos animales.

(El texto continúa después de la Fig. 2)



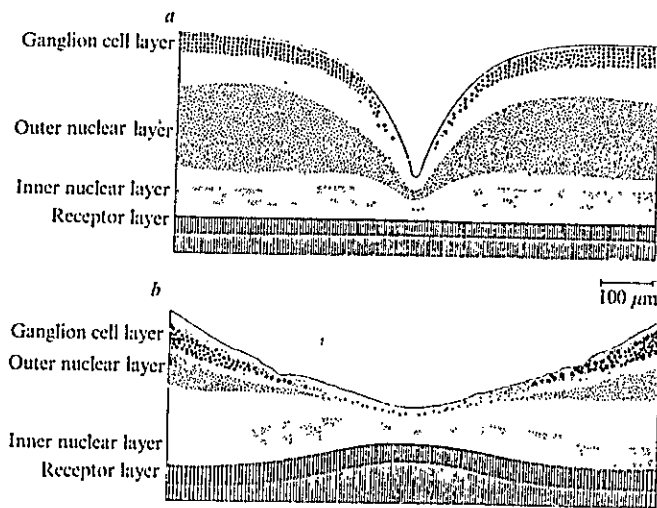


Fig.2 Sección diagramática de dos tipos de Fóvea presente en vertebrados según la curvatura que presenta la depresión. a) Fóvea convexaclinada presente en reptiles, aves y algunos peces. b) Fóvea concavaclinada que se presenta en algunos primates y en aves. (adaptado de Polyak, 1957)

## 1.2 La retina de aves.

### 1.2.1 Características anatómicas y fisiológicas.

En las aves distinguimos dos aspectos anatómicos principales. Por un lado, la caracterización de los arreglos retinianos en diferentes grupos filogenéticos, y por el otro, la conectividad de la retina con regiones del encéfalo.

En la Tabla 1 se muestra la caracterización de áreas y foveas en especies o grupos de especies.

Cuando se intenta asociar la presencia de las áreas y las foveas de una manera filogenética, se presenta el problema que existen especies muy cercanas que poseen arreglos retinianos muy diferentes. Por ejemplo el bailarín (*Elanus leucurus*) posee una fovea en cada región y el tuique (*Milvago chimango*) posee una sola en la región central. Inversamente, especies de aves filogenéticamente muy alejadas entre sí presentan arreglos retinianos de la misma clase, como es el caso del bailarín y una golondrina (*Hirundo rustica*).

Muchos trabajos han determinado la densidad celular de diferentes regiones de la retina. Sin embargo cabe destacar, que existen sólo cuatro estudios de densidad celular realizados en la totalidad de la retina (Bingelli y Paule, 1969; Bravo y Petigrew, 1981; Budnik et al., 1984 y Ehrlich, 1981) por lo cual no es posible hacer una comparación más acuciosa.

TABLA 1. DISTRIBUCION DE AREAS Y FOVEAS

AVE	REGION CENTRAL		REGION TEMPORAL	
	AREA	FOVEA	AREA	FOVEA
Pollos, pavos (spp. domésticas)	ovalada, pobremente definida	---	---	---
Codornices	redonda, ligeramente definida	---	redonda, definida	---
Palomas, (comestibles o picadoras de tierra de pequeño tamaño)	redonda, definida	circular, superficial	redonda, definida	---
Tiuque	redonda o circular definida	circular, media	redonda, definida	---
Avestruces, Kiwi, patos, pingüinos, (nadadores, buceadores, picadores de mayor tamaño)	lineal, en banda horizontal, organizada para agudeza	circular, media	redonda, definida	---
Cóndor, buitres, jotes, (aves de rapiña)	redonda, bien definida	circular, media a profunda	redonda, definida	---

TABLA 1 (Continuación)

	banda horizontal a veces con inclinación, obliqua	lineal, en el centro, zanja	como banda tal	parte de horizonte	---
Gaviotas, flamings, pelícano, albatros, (aves de pantano, marinas voladoras)	---	---	redonda, definida	redonda, definida	circular, media a profunda
Buhos, lechuzas, (aves nocturnas de presa con visión frontal)	---	---	---	---	---
Martín pescador, picaflores, golondrinas, (spp. paserinas, cazadoras aéreas)	redonda, definida	circular, profunda	redonda, definida	redonda, definida	circular, media a superficial
Aguilas, bailarines, cernícalos, (aves rapaces)	circular, definida conectada con temporal por banda horizontal	circular, profunda	redonda, definida conectada con central	redonda, definida	circular, media a profunda

DATOS : Bingelli y Paule (1969); Bravo y Petigrew (1981); Budnik et al. (1983); Duijm (1958); Fite y Rosenfield-Vessels (1975); Franz (1934); Marshall (1961); Morris (1982); Polyak (1957); Pumphrey (1961); Rochon-Duvigneaud (1943); Walls (1967); Welty (1975).

La caracterización de áreas y fóveas en especies o grupos de especies en donde la distinción área corresponde a una caracterización basada en observaciones hechas con microscopía óptica. Las distinciones de profundidad foveal correspondientes, hacen referencia al porcentaje del espesor de la retina que tiene la depresión. Superficial corresponde a un porcentaje menor que 33%; Media a valores entre 33 y 66% y, Profunda a valores sobre 66%.

En la Fig. 3 se muestra dos retinas en donde se han dibujado las líneas de isodensidad de ganglionares y que representan dos tipos diferentes de arreglos retinianos.

En cuanto a la proyección de los axones de las células ganglionares, se sabe que se proyectan principalmente a dos regiones encefálicas -tálamo y tectum- configurando dos vías visuales paralelas; al menos esto aparece claro para aves falconiformes y strigiformes. Bravo y Petigrew (1981) han caracterizado esta segregación de vías en la lechuza utilizando técnicas de transporte retrógrado de peroxidasa de rábano (HRP), Bravo e Inzunza (1983) han hecho lo propio en algunos falconiformes y también por Karten et al. (1973) y Benowitz y Karten (1976) en la paloma. Además Campaña y Suboro (1981) han demostrado que en la paloma los axones de las ganglionares de la región central se agrupan anatómicamente en una región del tracto óptico, coincidiendo con otros estudios de Bravo e Inzunza (1984).

Es posible distinguir también, una tercera vía visual de menor volumen anatómico que las otras, formada por los axones de las células ganglionares "desplazadas", es decir aquellas que se ubican en una lámina más externa y que se distribuyen mayoritariamente en la periferia de la retina con excepción de la región temporal. Esta vía, así como el núcleo hacia el cual se proyecta (núcleo óptico accesorio) se conoce como el Sistema Óptico Accesorio (SOA). El núcleo óptico

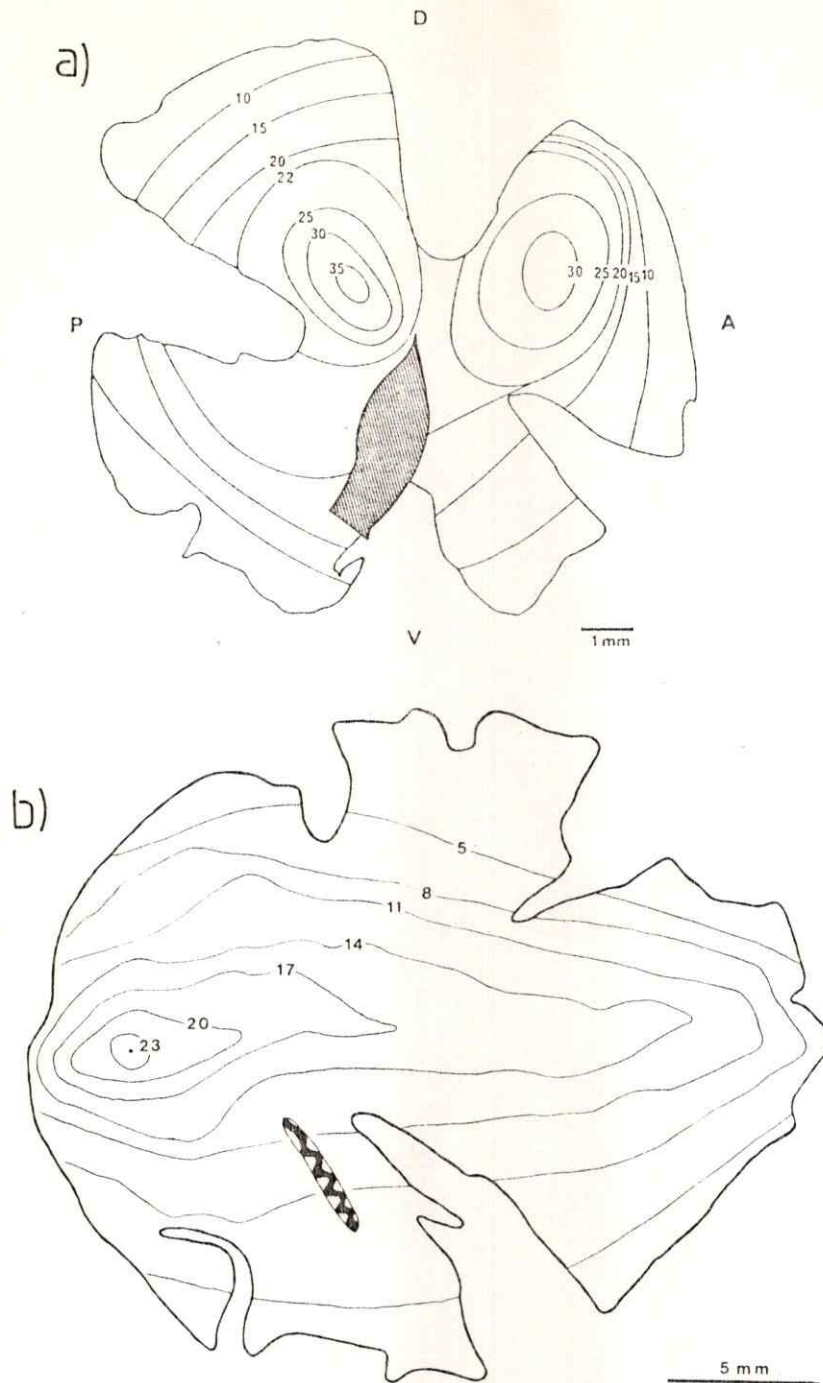


Fig.3 Diferentes arreglos retinianos. Comparación de isodensidades de ganglionares en dos especies de aves: a) *Coturnix coturnix* (Budnik et al., 1984) y b) *Speotyto cunicularia* (Bravo y Petigrew, 1981).

accesorio está conectado con varias zonas del sistema nervioso, entre ellos el tálamo, el tectum óptico y el núcleo vestibular. De todas las aferencias a este núcleo, la proveniente de la retina es minoritaria. Este sistema tiene que ver con conductas de orientación, estabilización de la imagen en la retina y reflejo optocinético (Simpson, 1984).

Resumiendo, la región central se proyecta preponderantemente al tectum óptico, formando parte de la vía retino-tecto-fugal. Por otro lado la región temporal se proyecta preponderantemente sobre el tálamo y principalmente sobre el núcleo dorsolateral anterior (DLA), formando otra vía denominada retino-tálamo-fugal (Maxwell y Granda, 1979). Por último las células ganglionares desplazadas se proyectan al núcleo óptico accesorio (Simpson, 1984).

También es posible distinguir en éstas estructuras, diferentes características electrofisiológicas. El tectum óptico se caracteriza por presentar respuestas mayoritariamente de tipo fásico (Bilge, 1971; Gusel'nikov et al., 1971; Jassik-Gershenfield et al., 1970; Letelier, 1983) y el tálamo, presenta respuestas de tipo tónico (Maxwell y Granda, 1979; Maturana y Varela, 1982; Mpodozis, 1985; Varela et al., 1983).

En cuanto a la actividad electrofisiológica de las células ganglionares se ha caracterizado respuestas tónicas y fásicas (Marín, 1983; Varela et al., 1983), pero no está

claro que comprendan dos poblaciones distintas, ni que estén conectadas con diferentes zonas en la retina.

### 1.2.2 Antecedentes funcionales y conductuales.

El problema de la relación fisiología-conducta asociada a las áreas y las foveas en las aves debe separarse en dos aspectos. El primero es la dinámica funcional de las áreas y las foveas y el otro es la dinámica conductual asociada a los campos de visión correspondientes.

En cuanto al primer aspecto, se observa que clásicamente se ha asociado las áreas y las foveas con una mayor agudeza visual (Polyak, 1957; Rochon-Duvigneaud, 1943; Walls, 1967). Estudios recientes han aportado argumentos para sostener este punto de vista (Fite, 1973; Fite y Bradford, 1981; Green et al., 1980; Snyder, 1978). Otras caracterizaciones funcionales han surgido en relación a las foveas, asignándoles funciones de indicador de foco; es decir que la depresión foveal actúa como detector de foco fino análogamente al paralelismo de una cámara reflex (Harkness, 1978). En estos estudios, sin embargo, no se ha hecho distinciones respecto a las dos foveas y áreas, utilizándose como criterio de agudeza la discriminación de objetos o contornos espaciales estáticos. Esta discriminación es función de muchas variables como la luminosidad, contraste, tipo de estímulo, distancia y acomodación; aunque



principalmente tiene relación con la densidad celular (Blough, 1979). La agudeza visual estática se ha definido como la distancia mínima entre dos puntos del campo visual tal que éstos son discriminados. La cuantificación de esta agudeza visual se realiza en términos del ángulo sustentado entre los puntos y la retina. El ángulo que un sistema visual potencialmente puede resolver depende principalmente de la separación de los receptores. La agudeza también depende de la profundidad de foco, el tamaño del ojo y el tamaño de los receptores (Fein, 1982; Green et al., 1979).

La funcionalidad de la fovea ha sido objeto de controversia. Walls (1967) postulaba que en relación a la fovea, el clivaje foveal actuaba simplemente como amplificador de la imagen que cae sobre los receptores. Por otro lado, Pumphrey (1948) sostenía que el clivaje foveal profundo en aves podía estar altamente especializado para la detección de movimiento más que para la resolución fina de contornos espaciales estáticos.

En general, el estudio de las áreas y las foveas ha apuntado a caracterizar una sola funcionalidad a estas estructuras, pasando por alto que las dos áreas o foveas presentes en una misma retina puedan tener que ver con distintas dinámicas funcionales. Por ejemplo, se tiende a describir la utilización conductual de estas estructuras en función de su posición geométrica en el ojo, y las

características dióptricas de éste; de manera que la región central de la retina estaría especializada en la visión panorámica y de objetos a distancia, y la región temporal con visión binocular y de objetos cercanos (Gallifret, 1968; Marshall, 1973; Martinoya y Bloch, 1980; Walls, 1967; Welty, 1975). Sin embargo, la evidencia sobre la utilización conductual no ha sido concluyente (Lockhart, 1979).

Las habilidades de discriminación espacial de las aves se han determinado por estudios conductuales. En discriminación de blancos distantes se ha observado que las aves fijan la vista con la región central de la retina antes de responder (Blough, 1971), haciendo sospechar que la fóvea central de aves media la resolución espacial fina, al igual que en los primates. Sin embargo, los estudios de lesiones foveales en esta región indican que éstas producen un cambio muy pequeño en la resolución espacial fina (Yarczower, 1966). Otros trabajos más recientes de Bloch y Martinoya (1978; y Bloch et al., 1980), han demostrado que la agudeza visual para blancos estáticos es diferente en cada campo. En relación al campo de visión frontal es mayor que en el lateral, a distancias de 20 a 40 cm. y mayor, en el campo lateral a distancias mayores, concluyendo que el uso de uno u otro plano de visión, tiene que ver con la distancia.

Aunque ha pasado bastante tiempo desde que Pumphrey postuló que la fóvea estaba involucrada en la agudeza visual

asociada al movimiento, sólo recientemente se ha investigado con profundidad la agudeza dinámica o detección de movimiento, en aves. Hodós et al. (1976), determinaron un umbral de velocidad discriminativo en palomas, que resultó ser substancialmente más alto que en humanos y en otros primates. También Mulvany (1978) encontró que las palomas son menos sensibles que los humanos a los cambios de velocidad del estímulo, pero en ambos casos, la distancia de los blancos era muy pequeñas (4-6 cm.) y es probable que los blancos cayeran enfocados en la región dorsotemporal de la retina más que en la fovea central (Blough, 1973). Otro estudio psicofísico de Nye (1973) determinó que las palomas eran más sensibles al movimiento en el campo frontal que en el campo lateral. El mismo sugiere, sin embargo, que sus resultados pueden deberse a un artificio de su sistema de estimulación.

Recientemente, Bloch y Martinoya (Bloch et al., 1984; Bloch y Martinoya, 1982; Martinoya et al., 1983; 1984) han hecho estudios conductuales comparativos de los dos campos de visión, que son contribuciones importantes al problema. Ellos han demostrado que la discriminación espacial fina estática es significativamente mayor en el campo de visión frontal (Bloch y Martinoya, 1982), mientras que los umbrales de discriminación de movimiento son significativamente menor en el campo de visión lateral (Martinoya et al., 1983).

Concluyen que las palomas poseen dos modos de visión: (1) un modo frontal binocular, mediado por el área dorsalis del campo rojo correspondiente a la región temporal, especializado en la resolución fina de objetos estáticos cercanos y (2) un modo monocular lateral, mediado por la fovea central, especializada en la detección de objetos distantes en movimiento (Bloch y Martinoya, 1983; Bloch et al., 1984). Estos investigadores concluyen que se requiere hacer más estudios en los cuales se relacione las especializaciones retinianas con la conducta visual; y particularmente estudios donde se genere una repuesta voluntaria con estímulos dispuestos en diferentes partes de su campo visual. En una comunicación reciente señalan que las palomas fijan la vista preponderantemente en forma frontal al discriminar formas estáticas, aún cuando se ocluye el campo frontal de uno de los ojos. En condiciones de oclusión frontal completa, la paloma disminuye el rendimiento de su discriminación, al utilizar sus campos de visión laterales (Bloch et al., 1984).

Resumiendo, podemos decir que existe una falta de claridad acerca de la relación entre la dinámica conductual y a las regiones de mayor densidad celular en la retina, asociada a dos campos de visión. Si bien algunos trabajos han dilucidado ciertas interrogantes en la paloma, no está claro si estas conductas descritas son compartidas por otras

especies de aves o si es posible configurar un modelo general de visión en aves con respecto a estos dos modos de mirar. El resolver estas interrogantes es el objetivo de esta tesis. Se estudiará por tanto la conducta visual de aves que tengan distintos arreglos retinianos. Este estudio se hará tanto en su hábitat natural como en condiciones de laboratorio. Se tratará de asociar las observaciones obtenidas con las dos regiones de mayor densidad y sus correspondientes campos y planos de visión. Por último se comparará los resultados obtenidos con otros estudios y modelos generales.

## 2. MATERIALES Y METODOS

### 2.1 Aves.

Para el estudio de la conducta visual se utilizó cinco especies de aves con diferentes arreglos retinianos. Estos arreglos son representativos de la diversidad que presenta esta clase de vertebrados.

a) Pollo: Orden Galliformes (*Gallus domesticus*).- Esta ave posee una retina con un área central definida, y en la región temporal no existe un área clara, sino que se presenta un aumento de la densidad como una extensión del área central (Ehrlich, 1981; Morris, 1982). Esta especie tiene un hábitat terrestre, es poco voladora y su alimentación consiste en semillas y gusanos.

b) Paloma: Orden Columbiformes (*Columba livia*).- Presenta en su retina dos áreas bien desarrolladas en ambas regiones y en la central presenta además un fovea superficial (Bingelli y Paule, 1969). Ave de hábitats terrestres, urbanos y rurales, es voladora y se alimenta de semillas.

c) Gaviota: Orden Charadriiformes (*Larus dominicanus*).- Posee también dos áreas bien definidas y una fovea en la región central, pero a diferencia de la paloma, su fovea no es

circular sino en forma de zanja (Duijm, 1958; Walls, 1967). Ave de hábitats marinos y costeros, es voladora y se alimenta principalmente de peces en el mar y de carroña en las playas.

d) Pequeñ: Orden Strigiformes (*Athene cunicularia*).- Presenta una sola área y en ella una fovea entre media y profunda en la región temporal, ligeramente desplazada hacia la región central (Bravo y Petigrew, 1981). Esta especie vive en hábitats rurales, es voladora, rapaz y diurna. Su alimentación consiste principalmente en roedores. Cabe destacar que esta especie posee los ojos ubicados mucho más frontalmente que el resto de las aves, casi en la misma posición que los primates, y una retina parecida a ellos.

e) Bailarín: Orden Falconiformes (*Elanus leucurus*).- Presenta dos áreas y en cada una de ellas, una fovea profunda (Marshall, 1961) También vive en hábitats rurales, es voladora, diurna, caza roedores, y ocasionalmente pequeñas aves.

## 2.2 Conducta visual.

### 2.2.1 Observaciones de campo.

Se estudió la conducta visual de cada una de las especies, en su correspondiente hábitat natural. Se estudió sus modos de mirar durante cuatro caracterizaciones conductuales tipo: el vuelo, el posamiento, la vigilancia o estado de alerta y la alimentación. En cada caso se tomó

fotografías de los animales mientras tenían las conductas respectivas y se tomó nota del tipo de fijación visual (frontal o lateral) con respecto al objeto de atención del animal. Se confeccionó dibujos que tipifican las conductas visuales para cada especie tomando, como modelos las fotografías.

Pollo: Las observaciones se realizaron en un gallinero particular durante el mes de Noviembre de 1983, por medio de observación directa.

Paloma: Las observaciones fueron efectuadas durante los meses de Noviembre y Diciembre de 1983 en los patios de la Facultad de Ciencias de la U. de Chile, también por observación directa.

Gaviota: Durante los meses de Abril a Agosto de 1984 se observó esta especie en la caleta San Pedro de Valparaíso y en la desembocadura del estero Marga-Marga de Viña del Mar utilizando anteojos binoculares y cámara fotográfica equipada con teleobjetivos.

Pequén y Bailarín: Estas especies fueron estudiadas durante los meses de Marzo a Septiembre de 1984 en la zona rural de Til-Til, con anteojos binoculares y cámara fotográfica equipada con teleobjetivos.

Se realizaron observaciones de algunas de estas especies y similares, en el Parque Zoológico de Santiago.



### 2.2.2 Observaciones en el laboratorio.

Para el estudio de las fases finales de la conducta de alimentación en Pollo, Paloma y Gaviota, se utilizó el análisis de fotos estroboscópicas. Para ello se confeccionó una caja de madera de 39x50x100 cm., cubierta por una de sus costados de 50x100 cm. por una malla metálica. Se introdujo un animal al cual previamente se le pintó el pico y las patas con t mpera brillante "Lumina Artel". En el otro extremo se coloc  un pote con comida (trigo o pescado). Para las fotograf as del acercamiento y picoteo, se utiliz  una c mara Pentax K-1000, con pel cula Kodak Tri-X (400 ASA) y un sistema y l mpara estrobosc pica "Drello" con una frecuencia de 5 destellos/seg .

Usando las fotograf as de las observaciones de campo y de laboratorio se confeccion  dibujos de las secuencias de movimiento, de las conductas de alimentaci n y, visual t pica para las otras caracterizaciones conductuales, de cada una de las especies.

### 2.3 Conducta visual frente a barra de luz.

Para determinar el uso conductual de los planos de visi n frente a un  nico objeto visible, se utiliz  dos de las especies de aves: Pollo y Paloma. Los experimentos consistieron en ubicarlos en una pieza en oscuridad y presentarles est mulos de luz en forma de barra.

Se ubicó a cada ave en una caja rectangular con un orificio de tal manera que el cuerpo quedaba inmovilizado y sólo el cuello y cabeza tenían posibilidad de movimiento (Fig. 4-a). La caja estaba fija a un trípode fotográfico, en cuyo soporte iba fijada una vara de madera de 1,6 mt de largo, que tenía posibilidad de movimiento en dos direcciones: vertical y horizontal. El trípode poseía un sistema de referencia angular que permitía determinar la posición de la barra de luz. El estimulador que generaba el estímulo en forma de barra luminosa consistía en una caja con una ampolleta de 2,8 V y 1,5 W. En el lado que daba al pájaro tenía una pantalla transparente de 2x8 cm. cubierta con celofán verde. Esta caja, montada por debajo de la vara podía ubicarse a diferentes distancias del ave.

Se colocó encima del trípode, a un metro de altura; una cámara fotográfica que permitía tomar fotografías de la situación espacial del ave y de la vara (Fig. 4-b). La cámara usada era Pentax K-1000, con película Kodak Tri-X (400 ASA) equipada con lámpara de destello.

(El texto continúa después de la Fig. 4)

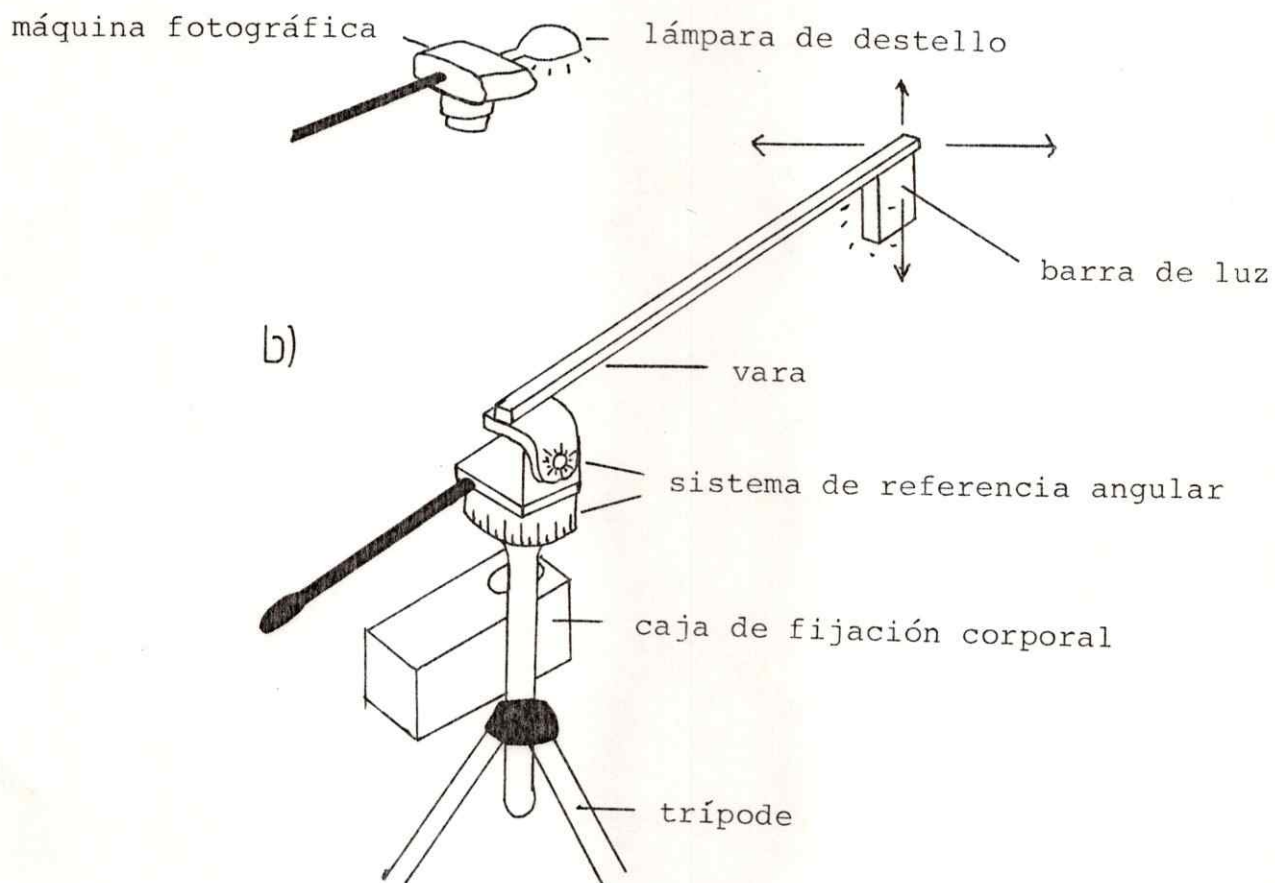
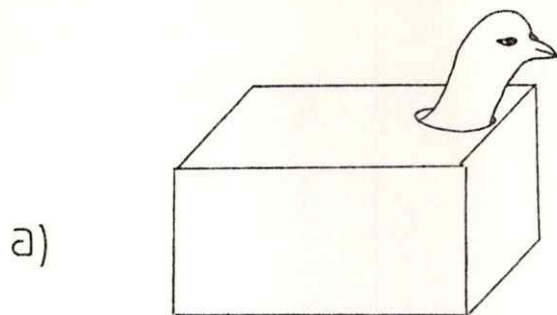


Fig. 4 Set de montaje para la presentación de estímulos luminosos en forma de barra. a) Fijación del animal b) Trípode y vara con barra de luz.

En el hemicampo visual izquierdo de cada ave se definió 9 puntos de referencia: En el plano horizontal tres puntos de 0 , 40 y 90 grados partiendo de la línea media del ave y ubicando el centro justo en el punto medio entre ambos ojos. En el plano vertical se fijó tres ángulos más, de 0, +30 y - 30 grados con respecto a la horizontal (Fig. 5).

Se utilizó tres clases de estímulos que se presentaban en una pieza oscurecida: barra de luz estática (Estático), barra de luz en movimiento lento (Mov.lento) (11 a 13 grados/seg) y barra de luz en movimiento rápido (Mov.rápido) (40 a 70 grados/seg). El movimiento de la vara fué ejecutado manualmente por el experimentador. Los estímulos estáticos se presentaron en cada uno de los 9 puntos descritos; los estímulos con movimiento consistían en el desplazamiento de la barra luminosa desde un punto de referencia a otro - conformando subgrupos- en ambas direcciones: horizontal y vertical; y en ambos sentidos: hacia la izquierda, hacia la derecha, hacia arriba y hacia abajo. Además para cada conjunto de estímulos se utilizaron cuatro distancias - conformando grupos- de 20,40,80 y 160 cm.

En cada sesión, se colocaba al ave en la caja y se le presentaban indistintamente los estímulos. En el caso en que este fuera estático se presentaba durante un segundo e inmediatamente finalizado el estímulo se tomaba una fotografía. En el caso de los estímulos de movimiento lento o

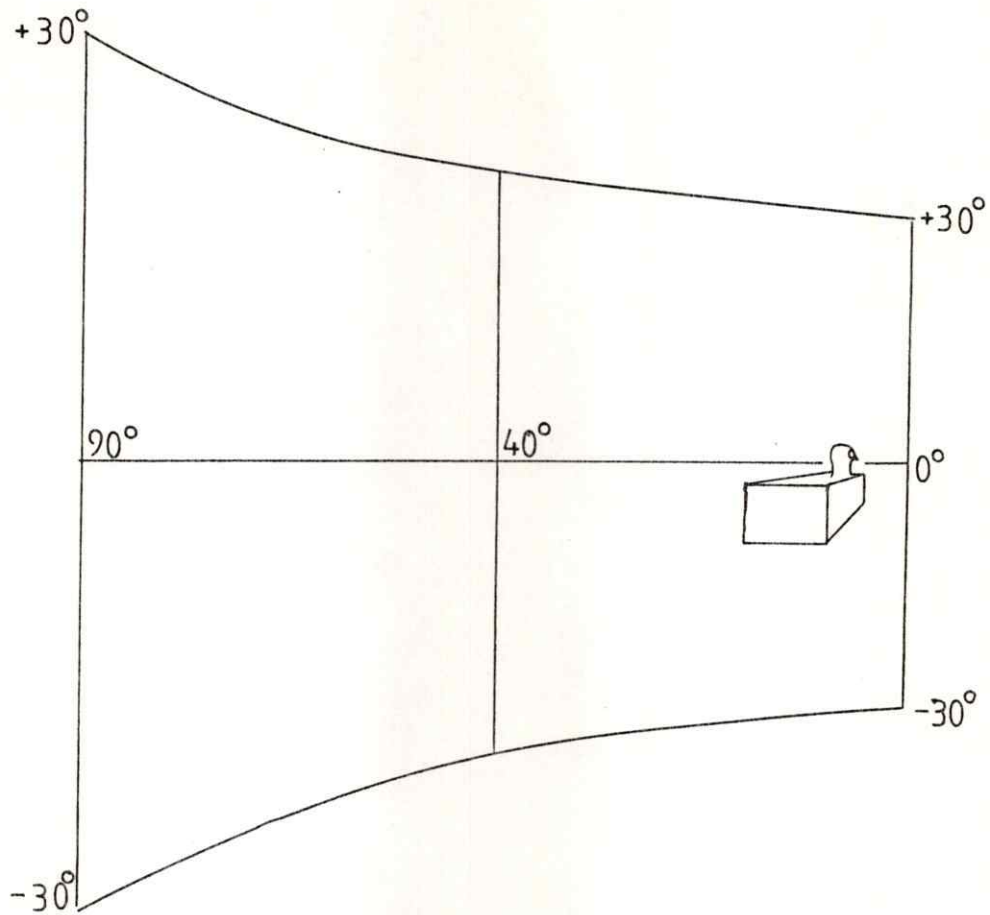


Fig. 5 Puntos de referencia en el hemicampo visual izquierdo de un ave para la presentación de estímulos luminosos. 0, +30 y -30 grados vertical; 0, 40 y 90 grados horizontal.

rápido, la fotografía se tomaba cuando finalizaba el movimiento desde un punto de referencia a otro. En las fotografías aparecía el ave en la caja, la posición de la cabeza y la dirección del estímulo dada por la dirección de la vara.

En cada fotografía se midió la diferencia angular entre la línea de la vara y la proyección de la línea media de la cabeza ( $\theta$ ). Esta medida indica la posición de frontalidad o lateralidad de la cabeza con respecto al estímulo. En cada grupo y subgrupos de datos se calcularon los promedios respectivos para cada dirección, sentido y distancia. En la Fig.6 se muestra el protocolo de tabulación de los datos obtenidos. Se realizó un análisis de varianza para los promedios de cada grupo, utilizando un test de F, para determinar el significado de la variación.

Debido a que la oscuridad atemoriza a estos animales se requirió un entrenamiento previo que consistió en privar de alimento a las aves manteniéndolas en el 80% de su peso normal y colocarlas en la caja con la habitación iluminada e inducirla a comer semillas de trigo que estaban en un tacho coloreado. Como segundo paso se ubicó el tacho justo por debajo de la barra de luz y se presentó indistintamente varios estímulos diferentes y se recompensó al animal cada vez que se observó en él una conducta de atención con respecto al estímulo. Una vez logrado un rendimiento de 90%

como criterio, se repitió la operación, pero se disminuyó la luminosidad ambiente gradualmente hasta obtener repuesta en completa oscuridad. Utilizando el mismo criterio de rendimiento en estas condiciones se procedió a presentarle los estímulos especificados.

#### 2.4 Determinación de regiones retinianas-ángulo visual.

En el campo visual de un ave se puede distinguir campos de visión asociados a alguna región de la retina. Cada campo de visión es caracterizable por el ángulo que sustenta desde la línea media de la cabeza en sentido horizontal, y desde la recta definida por la base del ojo y la punta del pico en el vertical (Martinoya et al., 1981). Para determinar la región de la retina correspondiente a los ángulos de fijación horizontal en los experimentos con barra de luz se fijó, basado en observaciones directas, el criterio que la fijación lateral se realiza perpendicular al estímulo, es decir que el ángulo vertical de fijación lateral es 0. En cuanto al ángulo vertical frontal usado como criterio, se sabe que las aves poseen un ángulo vertical frontal, en el cual su campo visual binocular es mayor, que se ha asociado a fijación frontal en varias conductas (Hughes, 1977). Este ángulo se puede determinar usando el método fotográfico de Martinoya et al. (1981) de "mejor binocularidad" el cual corresponde al ángulo descrito. Si se observa frontalmente

los ojos de una paloma se nota que la pupila de los ojos tienen una forma ovalada y la proyección del eje mayor de una pupila se corta con el eje del otro. Si el observador se desplaza a lo largo del campo vertical frontal este ángulo varía. El ángulo de "mejor binocularidad" se define como el ángulo vertical en el cual los dos ejes mayores son paralelos e indica el mayor tamaño del campo binocular frontal.

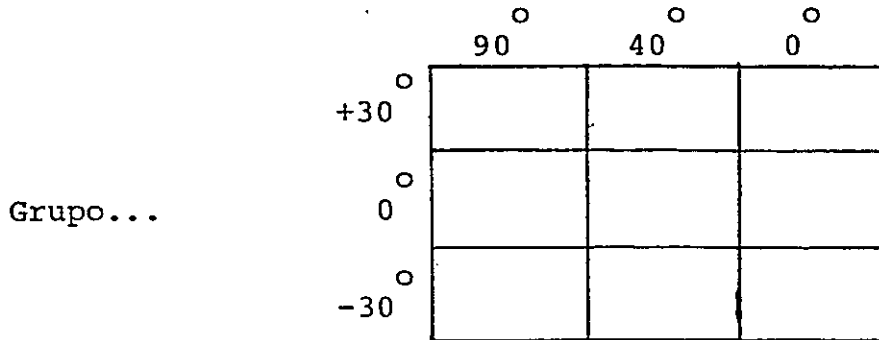
Para determinar la proyección del campo visual sobre la retina, se sacrificó a un ejemplar e inmediatamente se colocó en un aparato esterotáxico; utilizando un rayo laser (Spectra Physics. mod # 155) se proyectó el haz sobre el centro de la pupila utilizando coordenadas angulares como se han definido anteriormente. Se despejó de tejido la parte posterior del ojo y por iluminación transescleral se provocó una lesión en la proyección del rayo con una aguja caliente. Posteriormente se extrajo la retina quirúrgicamente y se montó sobre un portaobjeto y se fijó con formalina al 70% durante 8 horas. Luego se procedió a teñir la retina con el método de Cresil-violeta y mediante microscopía de luz se determinó la ubicación de la lesión. Esto se hizo proyectando por transparencia la retina sobre un dibujo de retina, donde se muestran las líneas de isodensidad de células ganglionares. Haciendo coincidir ambos pecten, se marcó en el dibujo la ubicación de la lesión.

Para disociar la retina de la capa pigmentaria se



mantuvo al espécimen durante tres horas en oscuridad completa previamente a la operación .

Estímulos estáticos:



Estímulos en movimiento lento y rápido:

Grupo....

Subgrupo:

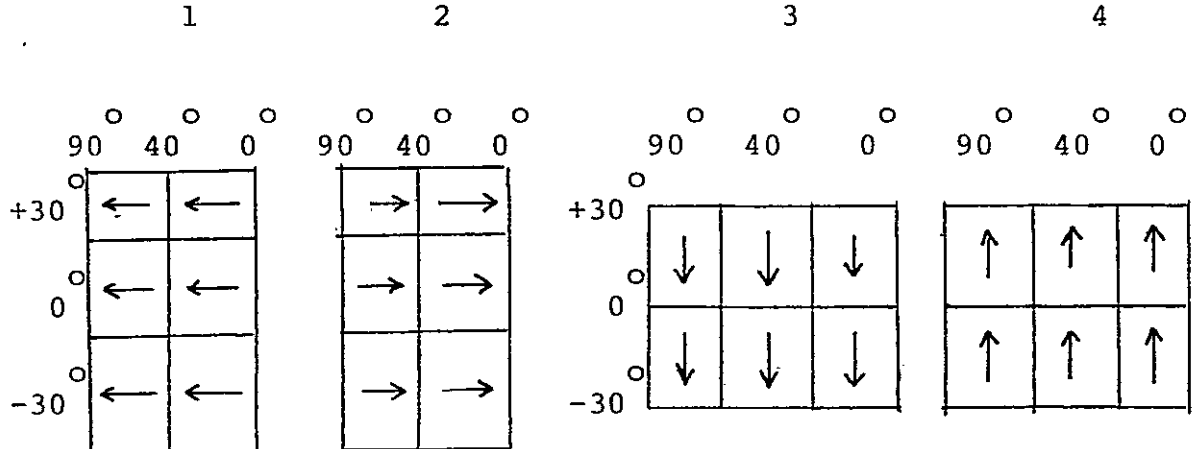


Fig.6 Protocolo de tabulación de valores de  $\theta$  para diferentes estímulos de luz. Las flechas indican dirección y sentido del movimiento.

### 3. RESULTADOS

#### 3.1 Observaciones de campo.

Con respecto a la conducta visual de las aves estudiadas, se observó que generalmente todas tienen una conducta de fijación visual semejante frente a las conductas tipo. En todos los casos se observó que el modo de mirar es frontal en el posamiento, y también en todos los casos excepto en pequén, las conductas de vuelo y vigilancia se asocian con un modo de fijación lateral. En el pequén la mayor parte de fijación visual en estas conductas es frontal, si bien hay también componentes de fijación lateral. En las Figs. 7 a 10 se muestran las posturas en las conductas visuales representativas de cada especie.

En la conducta de alimentación se observa que en general el tipo de fijación es frontal en el pollo, la paloma, el pequén y el bailarín, mientras que en la gaviota se presentaba frontalmente en la captura de peces, y de ambos modos en tierra. En esta especie, se observó una conducta peculiar con respecto a su alimentación en tierra. Si bien esta especie captura peces en el mar, parte de su alimentación consiste en alimento depositado en las playas o

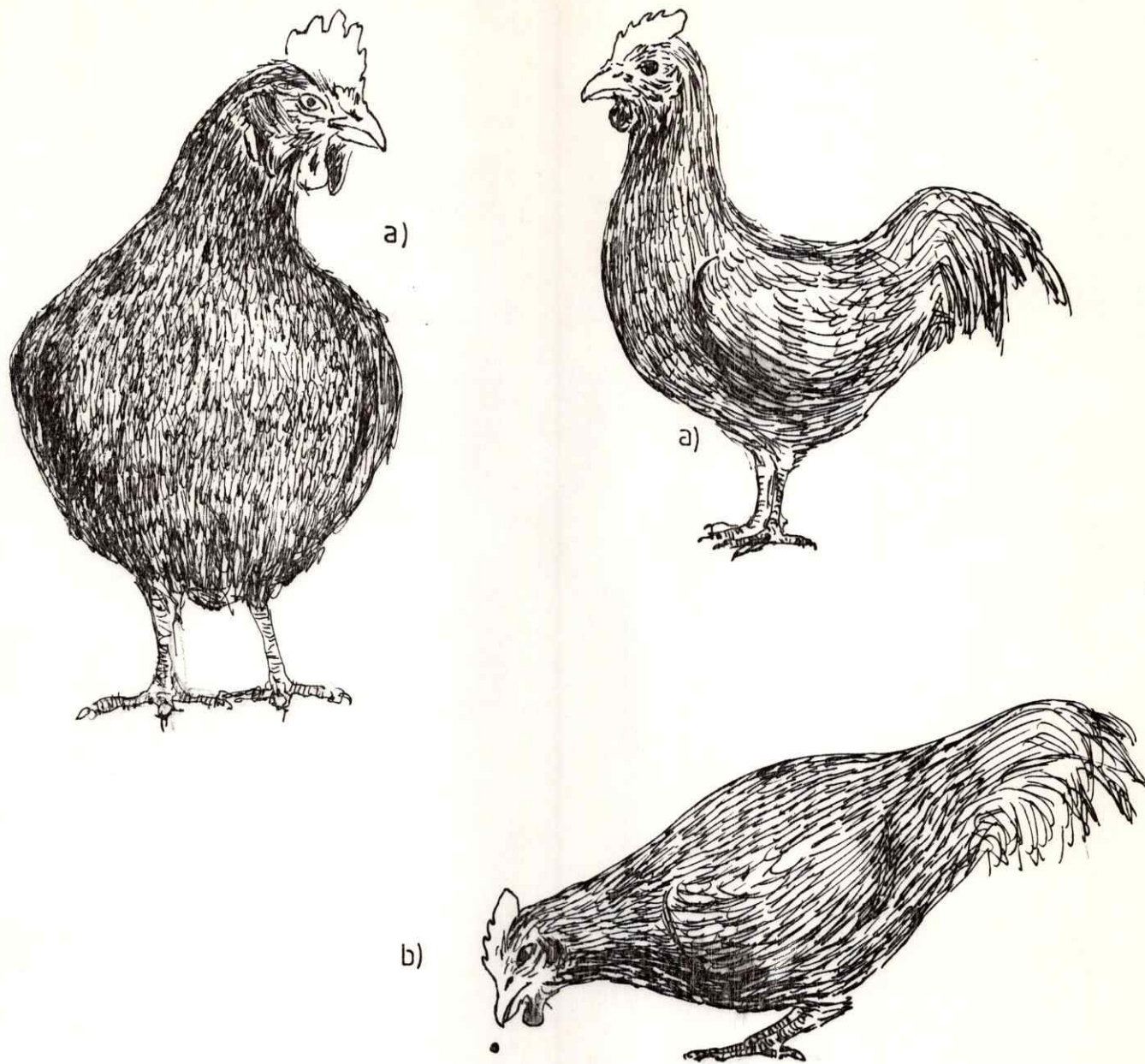


Fig. 7 Conductas visuales representativas del pollo (*Gallus domésticus*) a) vigilancia, b) alimentación.

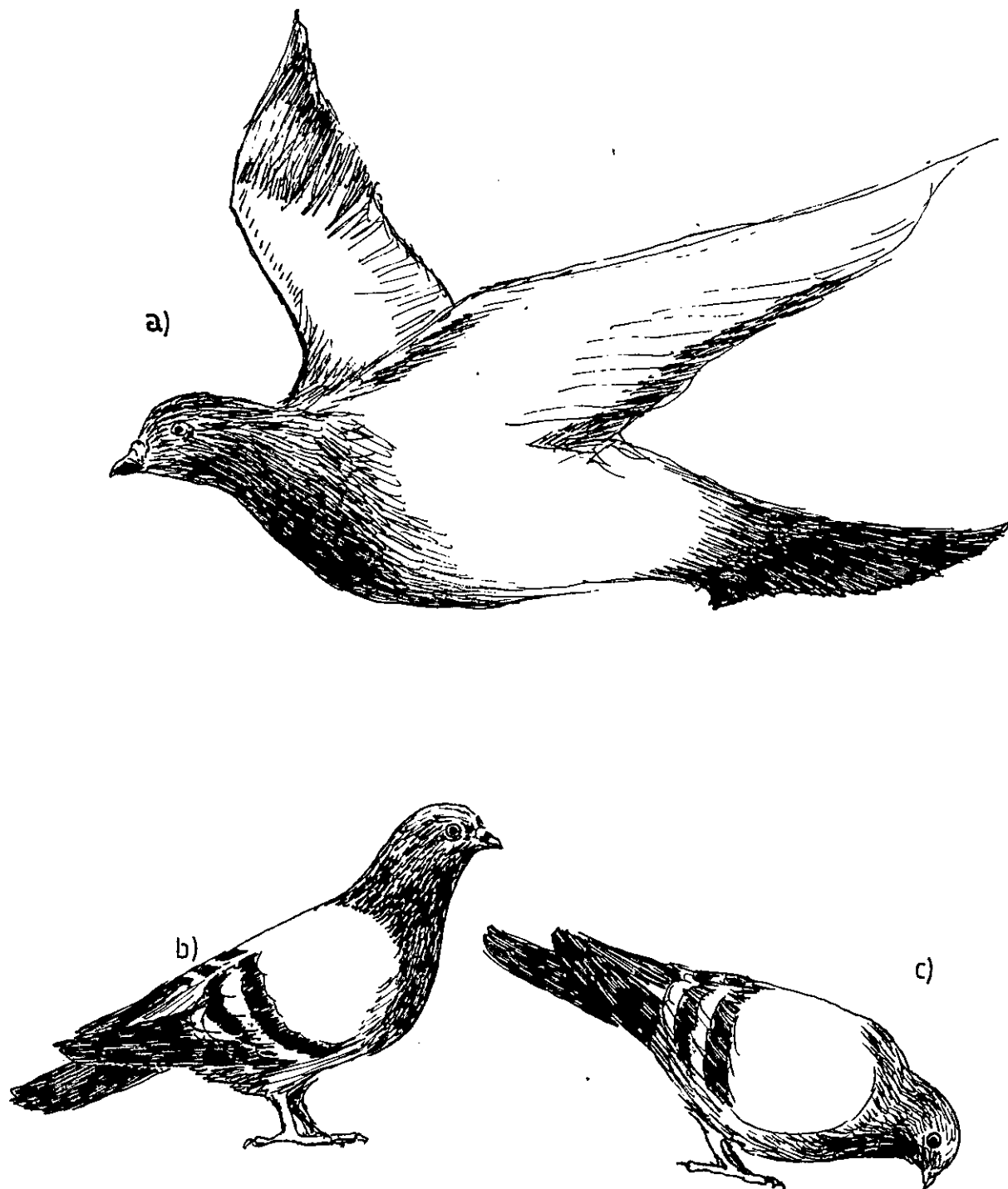


Fig. 8 Conductas visuales representativas de la paloma (*Columba livia*) a) vuelo, b) vigilancia y c) alimentación.



Fig. 9 Conductas visuales representativas de la gaviota (*Larus dominicanus*) a) vigilancia, b) vuelo c) alimentación.

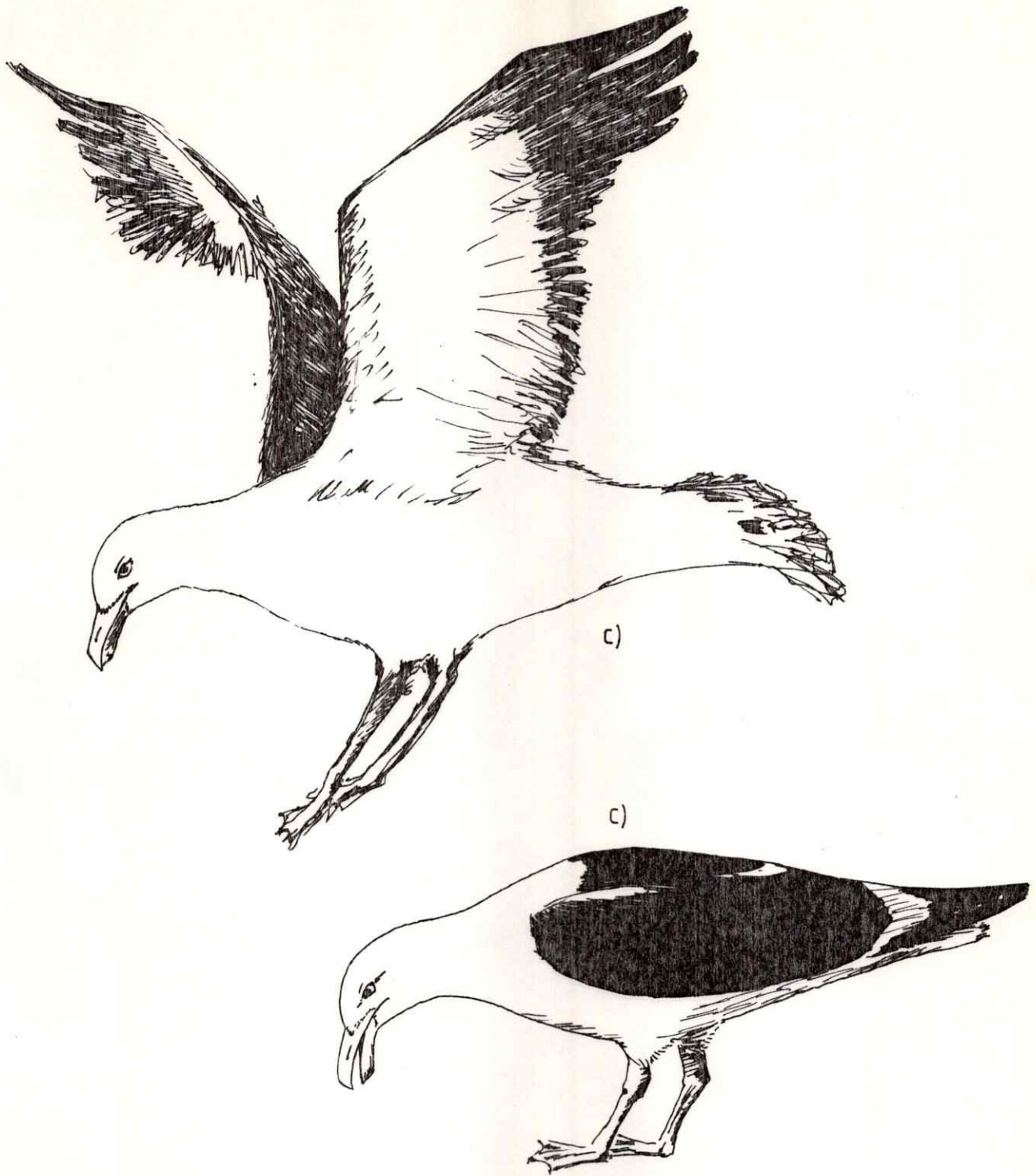


Fig.9 Continuación.

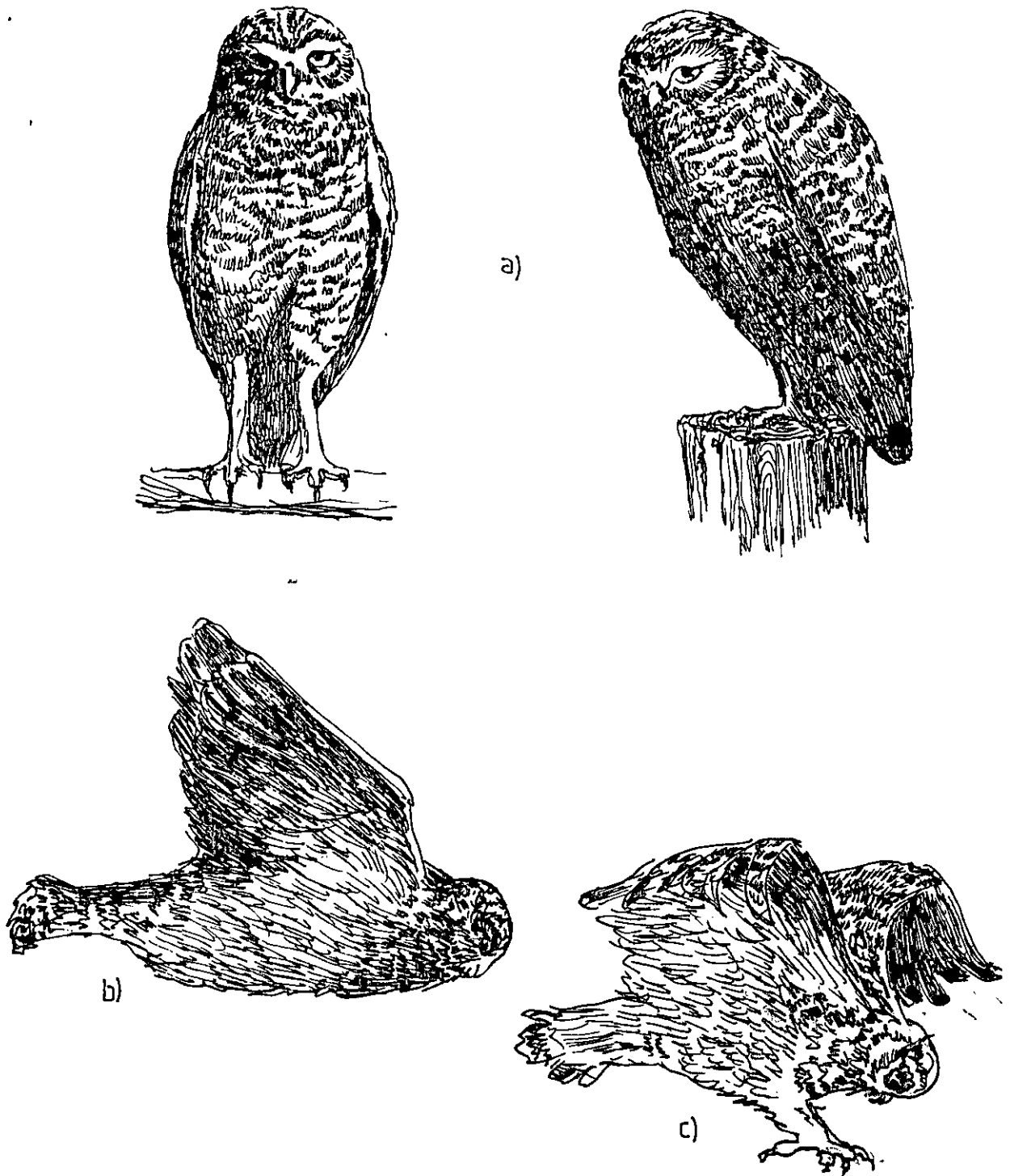


Fig. 10 Conductas visuales representativas del pequén (*Athene cunicularia*) a) vigilancia, b) vuelo, c) alimentación.

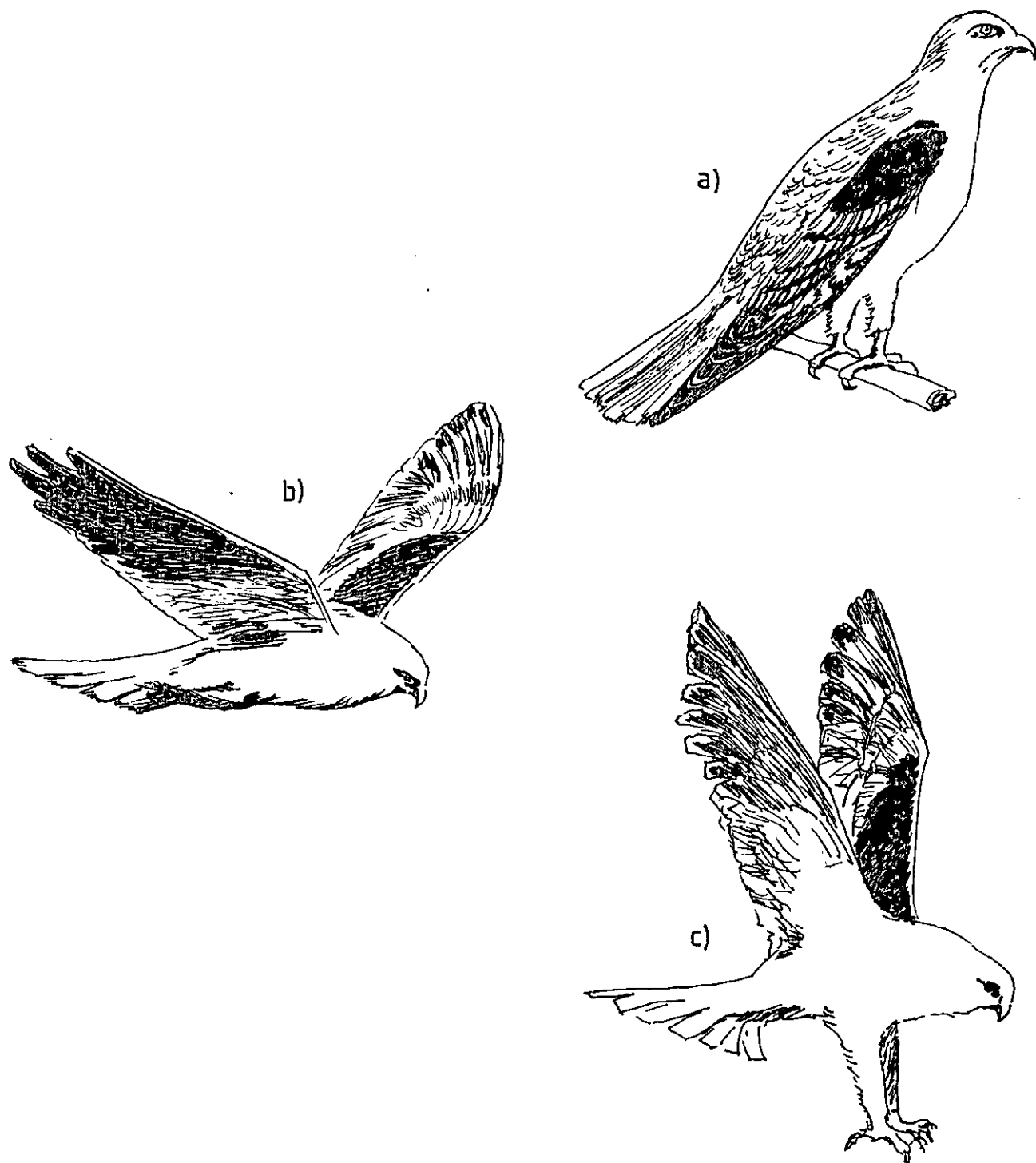


Fig. 11 Conductas representativas del bailarín (*Elanus leucurus*) a) vigilancia, b) vuelo, c) alimentación.



que circula por vertientes que desembocan en el mar. Cuando se alimentan en la playa cogiendo carroña, fijan frontalmente su visión, mientras que si se alimentan posadas dentro de los riachuelos y el alimento circula en él, el ave presenta fijación visual lateral previo a la fase balística.

---

TABLA 2. TIPOS DE FIJACION VISUAL ASOCIADOS A DIFERENTES CONDUCTAS TIPO PARA DIFERENTES ESPECIES DE AVES

AVE	*	Pollo	Paloma	Gaviota	Lechuza	Bailarín
-----		Gallus	Columba	Larus	Athene	Elanus
		domesticus	livia	dominicanus	cunicularia	leucurus
CONDUCTA						
Vuelo		LLF	LLL	LLL	LLF	LLL
Vigilancia		LLL	LLL	LLL	LLF	LLL
Posamiento		FFF	FFF	FFF	FFF	FFF
Alimentación		FFF	FFF	FFL	FFF	FFF

\* Las letras indican una proporción de frecuencia.

L = Fijación lateral

F = Fijación frontal

---

### 3.2 Observaciones de laboratorio.

Al determinar la secuencia de movimientos de las últimas fases de la conducta de alimentación, se observa en el acercamiento y la fase balística fijación frontal para las tres especies: pollo, paloma y gaviota. Se confeccionó los dibujos de estas fases que se muestran en las Figs. 11, 12 y 13, usando las fotos como modelo. Se observa que en todos los casos las fases finales de la conducta de alimentación se dan con fijación frontal.

(El texto continúa en la pagina 41)



Fig. 12 Fase de aproximación y balística en la conducta de alimentación del pollo (*Gallus domesticus*).



Fig. 13 Fase de aproximación y balística en la conducta de alimentación de la paloma (*Columba livia*).

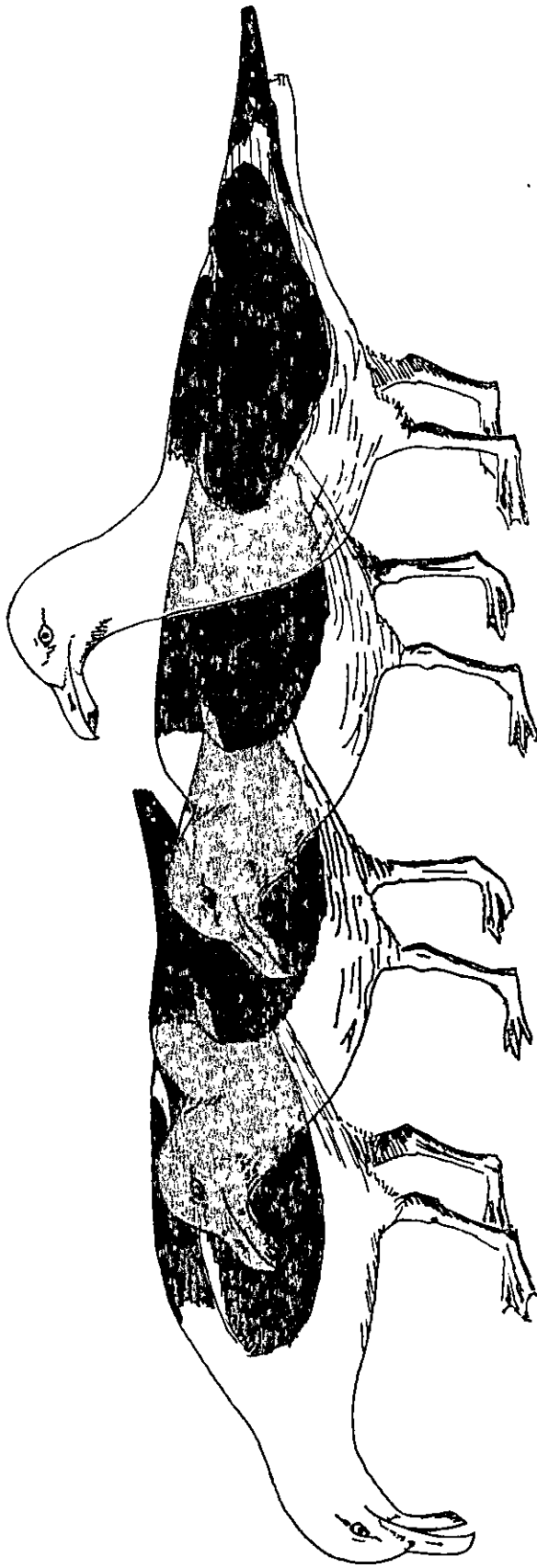


Fig. 14 Fase de aproximación y balística en la conducta de alimentación de la gaviota (*Larus dominicanus*).

### 3.3 Conducta visual frente a barra de luz.

En cada fotografía se realizó la medida de  $\theta$ , que corresponde al ángulo entre la posición de la cabeza y el estímulo, y que da la medida de la fijación visual horizontal. Dos ejemplos de medición de  $\theta$  se muestran en la Fig. 14. En la Tabla 3 se muestran los valores de  $\theta$  para cada clase de estímulo. Usaremos como criterio de fijación frontal valores de  $\theta$  entre 0 y 15 grados, y como criterio de fijación lateral valores de  $\theta$  entre 45 y 65 grados. Se observa que con respecto a los estímulos estáticos, tanto en el pollo como en la paloma los valores de  $\theta$  son homogéneos para todas las distancias. Por lo tanto hay fijación frontal en ambas especies con respecto a esta clase de estímulos.

Para las otras clases de estímulos se observa también una homogeneidad en los valores de  $\theta$ , tanto entre las distintas distancias, como para los diferentes sentidos y direcciones. Se observan diferencias entre los valores de  $\theta$  entre las dos clases de estímulos Mov.lento y Mov.rápido, para cada grupo y subgrupo homólogo, sugiriendo que la fijación frente a Mov.lento es de distinta clase que la de Mov.rápido. Por otra parte, las diferencias entre Estático y Mov.lento no son significativas, lo que implica que en estas dos clases se presenta una fijación visual de la misma clase.

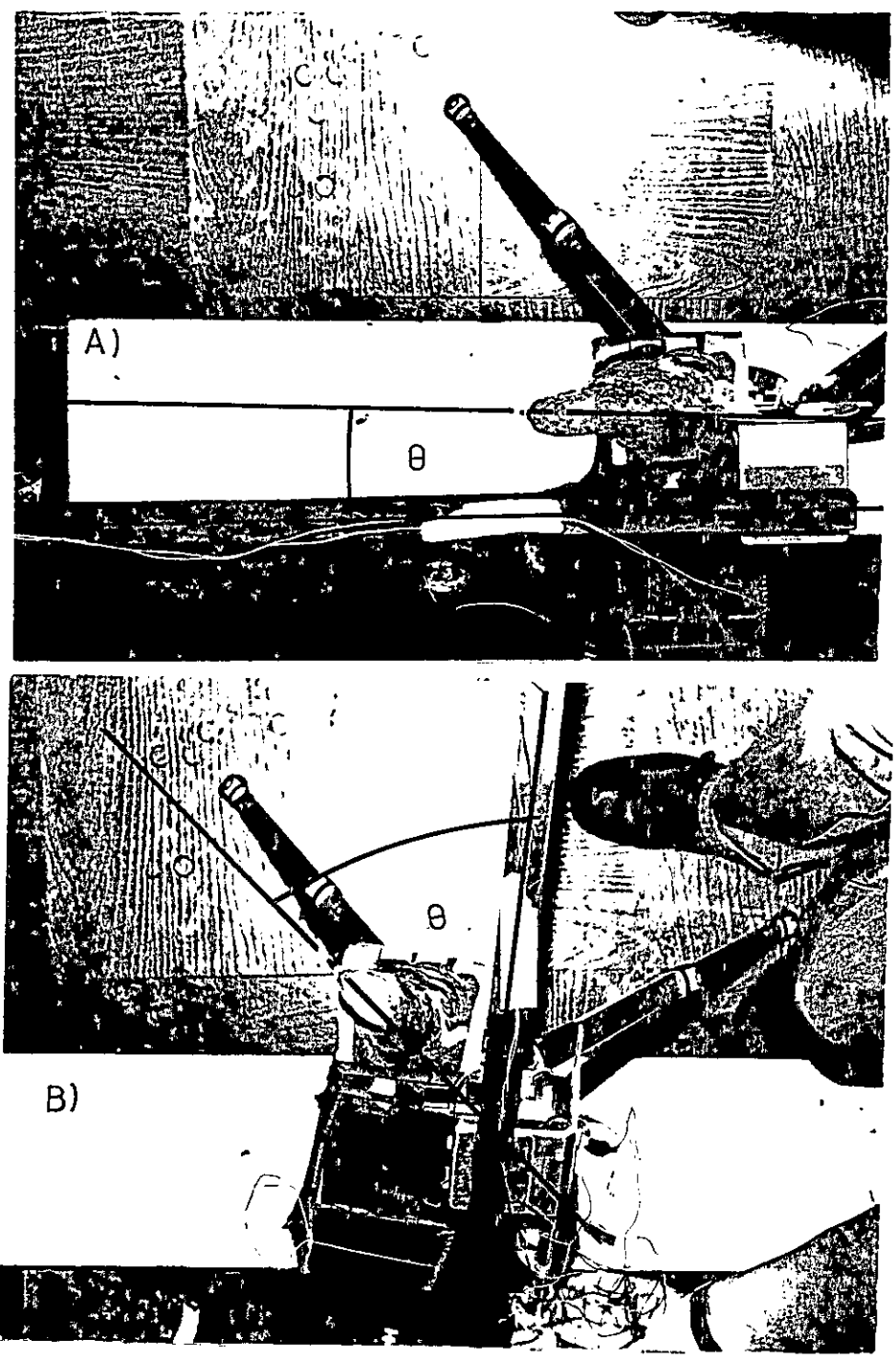


Fig. 15 Ejemplos de determinación del ángulo de fijación visual en fotografías tomadas posteriormente a presentación de estímulos luminosos . Frontal (a) y Lateral (b).

TABLA 3. VALORES DE  $\theta$  MEDIDOS EN FOTOGRAFÍAS OBTENIDAS EN EXPERIMENTOS CON BARRA DE LUZ.

POLLO																	
<b>Estático</b>																	
GRUPO	<table border="0"> <tr> <td>1</td> <td>2</td> <td>3</td> <td>4</td> </tr> <tr> <td>00 00 13</td> <td>01 00 12</td> <td>03 05 10</td> <td>25 00 08</td> </tr> <tr> <td>00 05 09</td> <td>05 00 05</td> <td>02 05 02</td> <td>38 10 00</td> </tr> <tr> <td>00 00 00</td> <td>07 11 05</td> <td>00 00 20</td> <td>00 00 00</td> </tr> </table>	1	2	3	4	00 00 13	01 00 12	03 05 10	25 00 08	00 05 09	05 00 05	02 05 02	38 10 00	00 00 00	07 11 05	00 00 20	00 00 00
1	2	3	4														
00 00 13	01 00 12	03 05 10	25 00 08														
00 05 09	05 00 05	02 05 02	38 10 00														
00 00 00	07 11 05	00 00 20	00 00 00														
<hr/>																	
<b>Movlento</b>																	
GRUPO	<table border="0"> <tr> <td>1</td> <td>2</td> </tr> <tr> <td>25 25</td> <td>00 13</td> </tr> <tr> <td>00 23</td> <td>00 10</td> </tr> <tr> <td>00 00</td> <td>12 00</td> </tr> </table>	1	2	25 25	00 13	00 23	00 10	00 00	12 00								
1	2																
25 25	00 13																
00 23	00 10																
00 00	12 00																
SUBGRUPO	<table border="0"> <tr> <td>1</td> <td>2</td> <td>3</td> <td>4</td> </tr> <tr> <td>00 00</td> <td>00 00</td> <td>14 00 00</td> <td>00 00 13</td> </tr> <tr> <td>00 00</td> <td>00 00</td> <td>00 27 00</td> <td>00 00 00</td> </tr> <tr> <td>05 10</td> <td>00 00</td> <td>00 00 00</td> <td>00 00 00</td> </tr> </table>	1	2	3	4	00 00	00 00	14 00 00	00 00 13	00 00	00 00	00 27 00	00 00 00	05 10	00 00	00 00 00	00 00 00
1	2	3	4														
00 00	00 00	14 00 00	00 00 13														
00 00	00 00	00 27 00	00 00 00														
05 10	00 00	00 00 00	00 00 00														
GRUPO	<table border="0"> <tr> <td>1</td> <td>2</td> </tr> <tr> <td>00 13</td> <td>17 26</td> </tr> <tr> <td>00 10</td> <td>00 00</td> </tr> <tr> <td>12 00</td> <td>00 12</td> </tr> </table>	1	2	00 13	17 26	00 10	00 00	12 00	00 12								
1	2																
00 13	17 26																
00 10	00 00																
12 00	00 12																
SUBGRUPO	<table border="0"> <tr> <td>1</td> <td>2</td> <td>3</td> <td>4</td> </tr> <tr> <td>00 13</td> <td>11 00 11</td> <td>11 00 11</td> <td>18 08 21</td> </tr> <tr> <td>00 10</td> <td>10 00 09</td> <td>10 00 09</td> <td>00 10 28</td> </tr> <tr> <td>12 00</td> <td>00 12</td> <td>00 12</td> <td></td> </tr> </table>	1	2	3	4	00 13	11 00 11	11 00 11	18 08 21	00 10	10 00 09	10 00 09	00 10 28	12 00	00 12	00 12	
1	2	3	4														
00 13	11 00 11	11 00 11	18 08 21														
00 10	10 00 09	10 00 09	00 10 28														
12 00	00 12	00 12															
GRUPO	<table border="0"> <tr> <td>3</td> <td>4</td> </tr> <tr> <td>20 00 00</td> <td>10 23</td> </tr> <tr> <td>20 20 00</td> <td>24 19</td> </tr> <tr> <td>27 23</td> <td>00 00</td> </tr> </table>	3	4	20 00 00	10 23	20 20 00	24 19	27 23	00 00								
3	4																
20 00 00	10 23																
20 20 00	24 19																
27 23	00 00																
SUBGRUPO	<table border="0"> <tr> <td>1</td> <td>2</td> <td>3</td> <td>4</td> </tr> <tr> <td>00 16</td> <td>11 00</td> <td>20 00 00</td> <td>00 00 20</td> </tr> <tr> <td>00 14</td> <td>16 25</td> <td>20 20 00</td> <td>00 00 00</td> </tr> <tr> <td>28 20</td> <td>27 23</td> <td>20 20 00</td> <td>00 00 00</td> </tr> </table>	1	2	3	4	00 16	11 00	20 00 00	00 00 20	00 14	16 25	20 20 00	00 00 00	28 20	27 23	20 20 00	00 00 00
1	2	3	4														
00 16	11 00	20 00 00	00 00 20														
00 14	16 25	20 20 00	00 00 00														
28 20	27 23	20 20 00	00 00 00														
GRUPO	<table border="0"> <tr> <td>1</td> <td>2</td> <td>3</td> <td>4</td> </tr> <tr> <td>10 23</td> <td>00 20</td> <td>10 00 00</td> <td>14 11 00</td> </tr> <tr> <td>24 19</td> <td>29 14</td> <td>13 00 00</td> <td>05 00 00</td> </tr> <tr> <td>00 00</td> <td>00 10</td> <td>00 10</td> <td></td> </tr> </table>	1	2	3	4	10 23	00 20	10 00 00	14 11 00	24 19	29 14	13 00 00	05 00 00	00 00	00 10	00 10	
1	2	3	4														
10 23	00 20	10 00 00	14 11 00														
24 19	29 14	13 00 00	05 00 00														
00 00	00 10	00 10															



TABLA 3 (Continuación)

POLLO

Movrápido

GRUPO	1				2			
	1	2	3	4	1	2	3	4
SUBGRUPO	50 51	48 41	36 35 34	39 41 48	56 59	74 39	45 71 61	61 84 78
	46 56	46 46	31 35 10	42 20 46	60 56	83 39	90 43 40	77 68 76
	60 49	42 50			80 43	86 60		

GRUPO	3				4			
	1	2	3	4	1	2	3	4
SUBGRUPO	45 49	39 38	20 40 40	50 60 29	68 90	82 65	51 34 72	88 42 69
	71 73	62 48	88 61 43	48 73 43	65 76	72 48	60 41 34	39 45 52
	38 50	41 41			54 81	55 69		

TABLA 3. (CONTINUACION)

**PALOMA**

**Estático**

GRUPO	1	2	3	4
	39 00 02	00 00 07	00 11 23	28 00 13
	23 00 05	10 00 11	13 00 32	00 27 00
	38 00 05	00 00 19	20 05 26	21 00 22

**Movlento**

GRUPO	1				2			
SUBGRUPO	1	2	3	4	1	2	3	4
	35 00	00 27	19 15 00	00 00 17	18 00	26 00	05 00 00	00 20 15
	08 00	00 00	00 00 00	17 00 14	05 00	00 00	00 27 00	00 14 27
	00 00	00 00			00 00	00 39		

**GRUPO**

SUBGRUPO	3				4			
	1	2	3	4	1	2	3	4
	15 20	00 22	00 00 23	19 20 08	30 00	00 19	00 00 00	00 00 00
	05 10	12 00	00 00 00	00 20 45	00 00	00 00	00 22 30	00 10 49
	07 00	18 11			00 00	20 00		

TABLA 3. (Continuación)

PALOMA

Movrápido

GRUPO	1				2			
	1	2	3	4	1	2	3	4
SUBGRUPO	98 54	45 56	52 23 64	35 24 30	39 46	72 58	20 71 90	92 33 78
	41 64	37 33	69 30 90	69 74 74	49 54	61 71	66 36 51	39 48 40
	46 26	35 43			75 83	77 42		

GRUPO	3				4			
	1	2	3	4	1	2	3	4
SUBGRUPO	48 55	48 63	35 58 53	45 32 65	28 30	87 64	69 27 58	54 38 36
	88 89	50 54	90 92 69	44 33 92	32 33	64 45	72 26 45	58 74 35
	32 53	20 64			44 62	78 51		

En la Tabla 4 se muestra los promedios para cada subgrupo, grupos y totales, y en la Tabla 5 se presenta tanto para pollo como para paloma los promedios de los grupos. Por último en la Tabla 6 se presenta los valores de  $F_s$  (.05) para los promedios de cada grupo. La prueba estadística muestra que las diferencias significativas aparecen sólo entre la clase Mov.rápido contra las restantes clases Estático y Mov.lento. No es significativa la diferencia entre Estático y Mov.lento. También se observa que no hay diferencias entre los valores de cada grupo y subgrupo dentro de cada clase. De estos datos se desprende que las diferencias en la fijación visual se dan sólo en términos del movimiento relativo del estímulo. Los estímulos de luz de movimiento lento o estáticos gatillan fijación frontal, mientras que los estímulos de luz de movimiento rápido gatillan fijación lateral. El ángulo de fijación frontal para el pollo fue de 5 grados (Estático) y 8.5 grados (Mov.lento) y para paloma 11 grados (Estático) y 8.16 (Mov.lento). El ángulo de fijación lateral tanto en pollo como en paloma fue de 54 grados.

En la Fig. 16 se presenta el hemisferio visual izquierdo de cada animal y se muestra las proyecciones de los valores de  $\theta$  para cada clase de estímulos.

(El texto continúa en la pag. 52)

TABLA 4. PROMEDIOS Y SD(n-1) DE LOS VALORES DE  $\theta$  PARA DIFERENTES CLASES DE ESTIMULOS

POLLO							
-----	Estático		Movlento		Movrápido		
	X	SD	X	SD	X	SD	
GRUPO 1	3.00	4.92	5.92	9.69	41.75	10.94	
SUBG.1			12.17	13.35	30.17	10.03	
" 2			2.50	4.18	39.33	10.03	
" 3			6.83	11.36	45.5	3.45	
" 4			2.17	5.31	52.00	5.10	
GRUPO 2	5.11	4.40	9.00	8.63	64.54	18.76	
SUBG.1			5.83	6.46	54.00	18.14	
" 2			9.17	11.00	63.50	21.02	
" 3			6.83	5.34	66.67	23.11	
" 4			14.17	10.09	74.00	8.17	
GRUPO 3	5.22	6.34	10.83	10.79	49.58	11.53	
SUBG.1			13.00	11.15	54.33	14.33	
" 2			17.00	10.26	44.83	9.11	
" 3			10.00	10.95	48.67	23.25	
" 4			3.33	8.16	50.50	14.98	
GRUPO 4	9.00	13.71	8.42	9.36	60.50	16.78	
SUBG.1			3.83	6.01	72.33	12.72	
" 2			5.00	6.20	65.17	12.19	
" 3			12.67	10.98	48.67	15.28	
" 4			12.17	11.39	55.83	19.05	
TOTAL	5.58	8.07	8.54	9.61	54.09	17.86	
PALOMA							
-----							
GRUPO 1	11.11	12.29	6.33	10.25	50.17	20.20	
SUBG.1			7.17	14.01	53.50	21.96	
" 2			4.50	8.87	41.50	8.48	
" 3			5.67	8.87	54.67	25.14	
" 4			8.00	8.83	51.00	23.70	
GRUPO 2	5.22	6.94	8.17	11.89	57.96	19.46	
SUBG.1			3.83	7.22	57.67	17.41	
" 2			10.83	17.28	63.50	12.72	
" 3			5.33	10.80	55.67	25.30	
" 4			12.67	10.84	55.00	24.13	
GRUPO 3	14.44	11.54	10.63	11.31	57.17	20.92	
SUBG.1			9.50	7.18	60.83	22.90	
" 2			10.50	9.07	49.83	16.03	
" 3			3.83	9.39	66.17	22.16	
" 4			18.67	15.23	51.83	22.99	
GRUPO 4	12.33	12.44	7.50	13.51	50.42	18.06	
SUBG.1			5.00	12.25	38.17	12.94	
" 2			6.50	10.07	64.83	15.82	
" 3			8.67	13.66	49.50	20.19	
" 4			9.83	19.60	49.17	15.60	
TOTAL	11.11	12.12	8.16	11.65	53.93	19.61	

TABLA 5. PROMEDIOS DE LOS VALORES DE  $\theta$  (EN GRADOS) PARA DIFERENTES CLASES DE ESTIMULOS EXTRAIDOS DE LA TABLA 5 (EN NEGRITA).

## POLLO

Distancia (cm.)	20	40	80	160	Total
-----					
Estímulo					
Estático	3.00	5.11	5.22	9.00	5.08
Movlento	5.92	9.00	10.83	8.42	8.54
Movrápido	41.75	64.54	49.58	60.50	54.09

## PALOMA

Distancia (cm.)	20	40	80	160	Total
-----					
Estímulo					
Estático	12.44	5.22	14.44	12.33	11.11
Movlento	6.33	8.17	10.63	7.50	8.16
Movrápido	50.17	57.17	57.96	50.42	53.93

---

TABLA 6. ANALISIS DE VARIANZA PARA LOS PROMEDIOS DE CADA GRUPO. PRUEBA DE F. VALORES DE  $F_s$  ENTRE CLASES

---

	$F_s$	
	POLLO	PALOMA
ESTATICO X MOVLENTO	(*) 3.38	(*) 1.44
ESTATICO X MOVRAPIDO	82.66	223.42
MOVLENTO X MOVRAPIDO	74.26	398.50

---

(\*) Diferencia no significativa.  $F_s < 0.05$

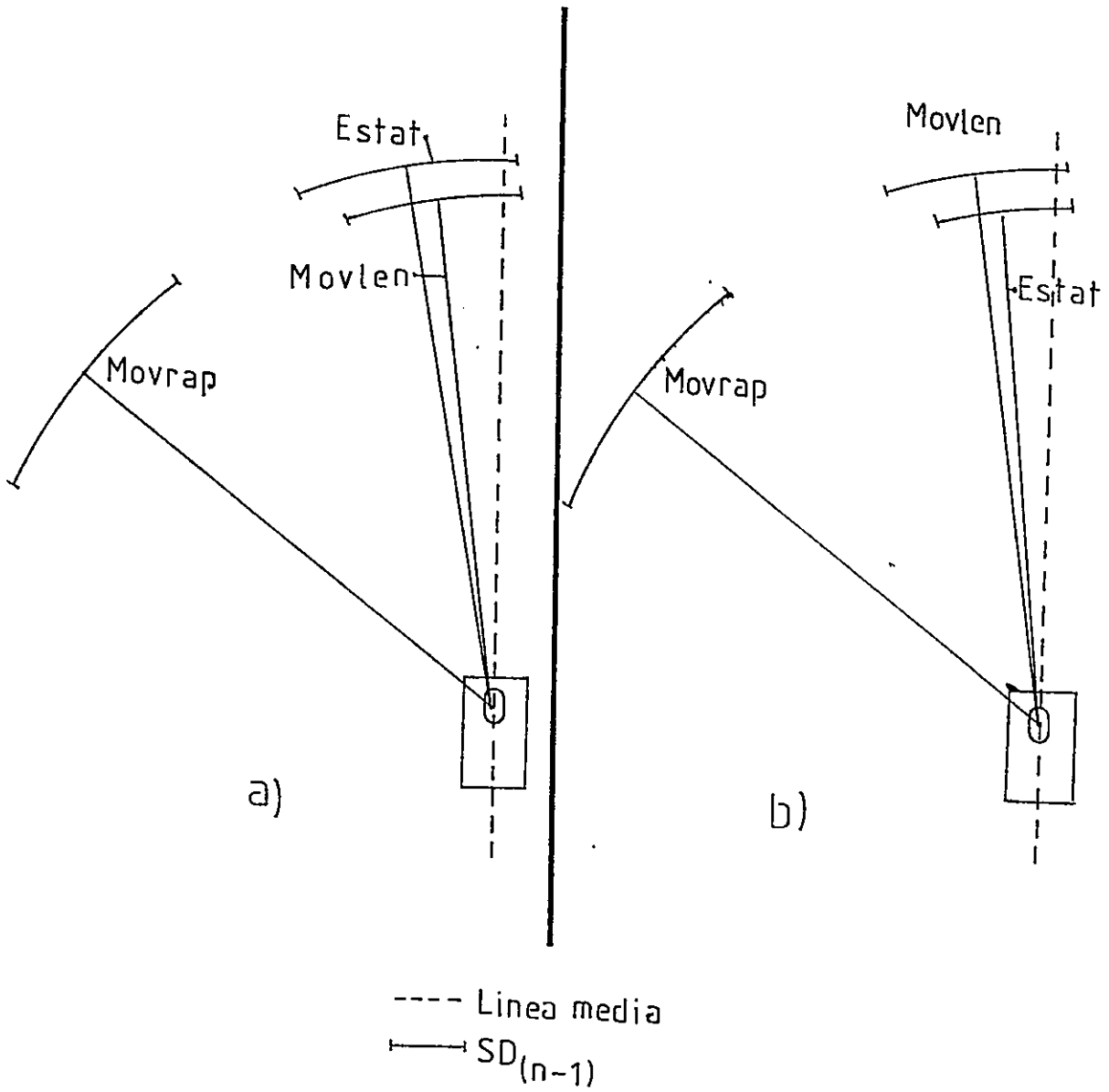


Fig. 16 Proyecciones de los valores de  $\theta$ , medidos para cada clase de estímulos en Paloma a) y en Pollo b). Estat: Luz estática, Movlen: Luz en movimiento lento y Movrap: Luz en movimiento rápido.



### 3.4 Determinación de región retiniana-ángulo visual.

El ángulo de mejor binocularidad, que hace referencia al ángulo vertical de fijación frontal, se determinó que para la paloma tiene un valor de -23 grados y para el pollo - 17,5 grados. Las curvas de la determinación se muestran en la Fig. 17.

Considerando el promedio de las fijaciones frontales de pollo y paloma y, los valores de los ángulos de la fijación lateral, se encontró que la proyección de un rayo de luz, coincide muy bien con las dos regiones de mayor densidad celular. En la Fig. 18 se muestran retinas de pollo y paloma en donde aparecen las lesiones realizadas, sobrepuestas a las líneas de isodensidad de ganglionares.

Las lesiones presentes en la región temporal de la retina de ambos animales corresponden a la proyección de ángulos de fijación visual frontal, mientras que las lesiones presentes en la región central se corresponden con las proyecciones de los ángulos de fijación visual lateral.

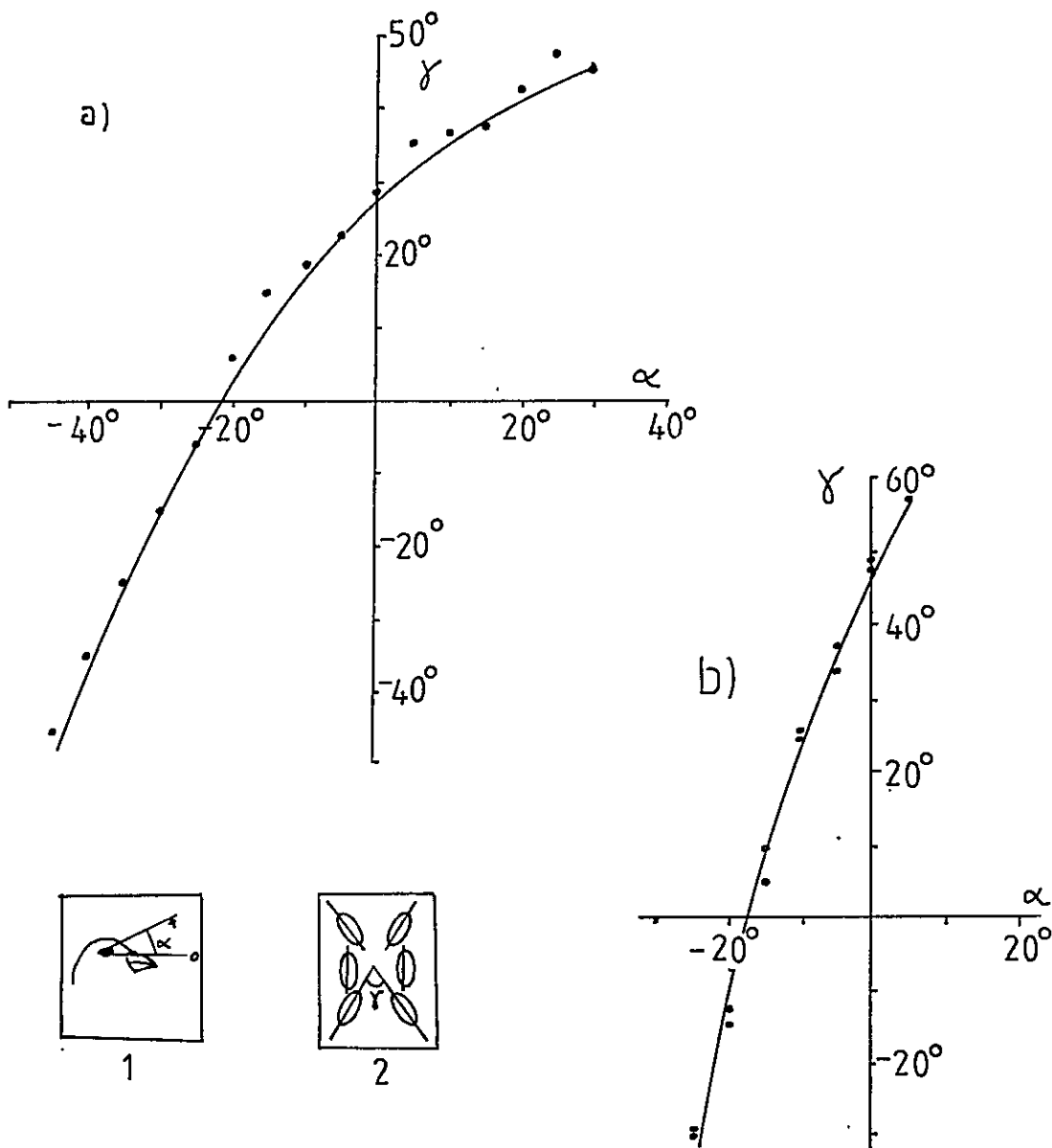


Fig. 17 Curvas de determinación de "mejor binocularidad" (Martinoya et al., 1981) a) Paloma:  $-23$  grad., b) Pollo:  $-17,5$  grad.- El inserto 1) muestra el valor de  $\alpha$ , la inclinación de la máquina fotográfica y el inserto 2) muestra esquemáticamente el valor de  $\gamma$  y la forma y orientación de las pupilas como son vistas en las fotografías para diferentes inclinaciones .

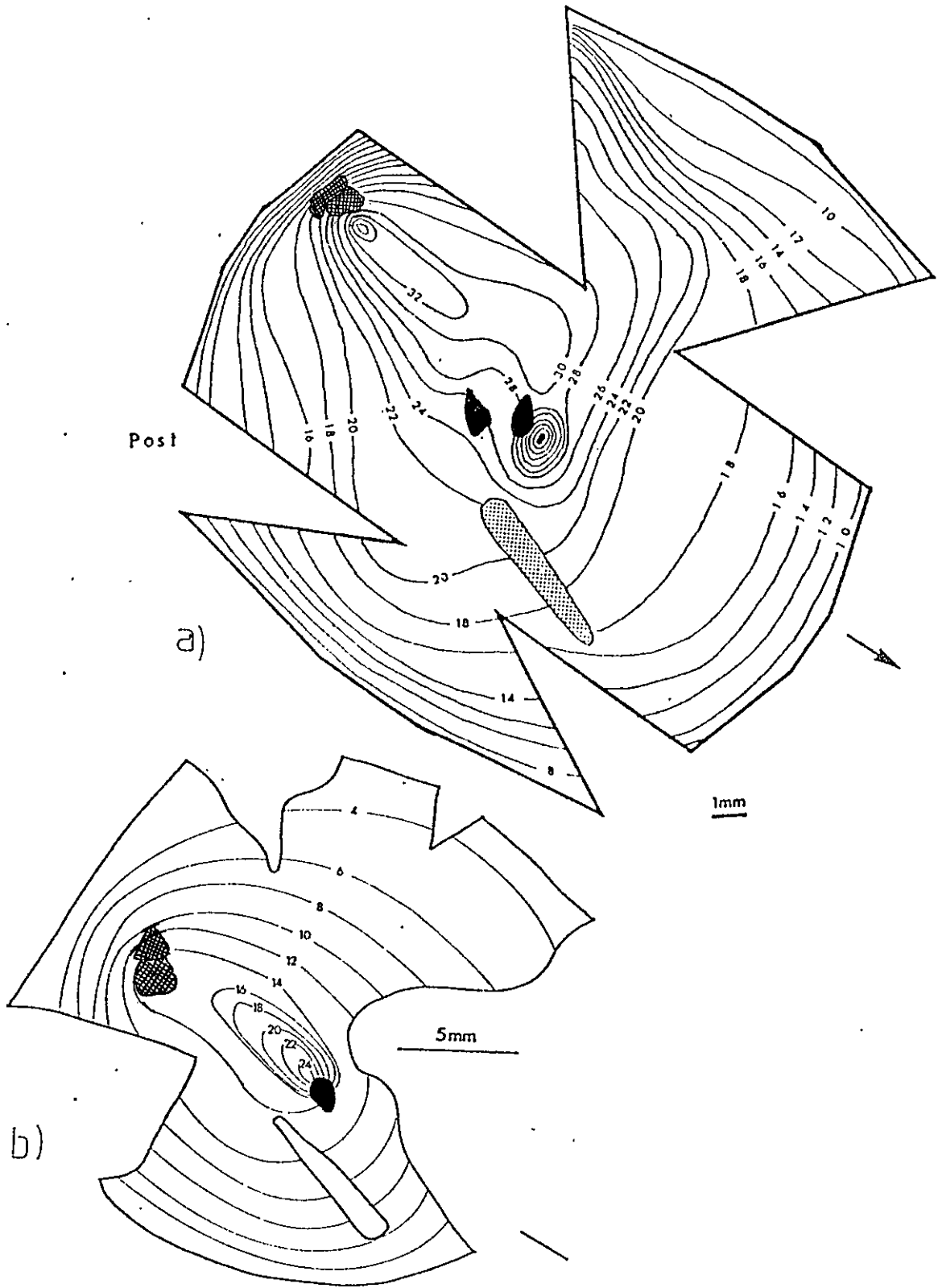


Fig. 18 Lesiones en retina de paloma (a) y pollo (b) realizadas con iluminación transescleral de un rayo laser. ■ frontal, ■ lateral (ver texto).

## 4. DISCUSION

### 4.1. Sobre la conducta visual. Frontalidad y Lateralidad.

Al estudiar la conducta de fijación visual de las aves, se puede apreciar una congruencia general sobre el modo de mirar y ciertas conductas. Una primera conclusión que es posible hacer sobre las observaciones de campo es que siempre se presentan al menos dos modos de mirar: uno frontal y otro lateral.

Cada uno de estos modos de mirar se asocian a conductas diferentes; en general las aves presentan un modo de mirar (o fijación visual) frontal, frente a conductas de posamiento y alimentación, y un modo de mirar (o fijación visual) lateral, frente a conductas de alerta o vigilancia y vuelo. Sin embargo esto no es estricto en todos los casos. Es así como no es la conducta-tipo la que determina el modo de fijación. La alimentación de la gaviota en la playa, muestra una situación en la cual ambos modos de mirar se hallan presentes, y en que la presencia de uno u otro modo tiene que ver con que el objeto de atención se halle o no en movimiento. Si el objeto de atención está en movimiento, el ave presenta un modo de fijación lateral, mientras que, si

está estático, el ave presenta un modo de fijación frontal.

Si se examina desde este punto de vista las conductas estudiadas, aparece un patrón de fijación visual no asociada a tipos de conductas, sino que al movimiento relativo al pájaro de los objetos de atención. Es así como en la conducta de vuelo, del ave, en todos los casos, los objetos de atención están en movimiento con respecto al ave. Si se observa a un pájaro en vuelo se percibe un constante movimiento de la cabeza, fijando la vista lateralmente hacia abajo. Así también, en la conducta de alerta o vigilancia, el objeto de interés se halla en movimiento con respecto a él. Si una persona se acerca a un ave, observará que la posición de la cabeza del pájaro es lateral con respecto a ella.

En la conducta de posamiento, el lugar donde se posará el ave permanece estático aunque se agranda en tamaño a medida que esta se acerca. Lo mismo ocurre en la conducta de alimentación del pollo y la paloma. La gaviota presenta ambos modos de fijación en la alimentación, concordantemente con el movimiento relativo de la presa o alimento. En el pequén y bailarín el alimento permanece estático; ambos cazan roedores y los movimientos de la presa son muy pequeños dentro del campo visual de aquellos. El pequén posado en una percha, fija frontalmente su presa y se lanza hacia ella. El bailarín vuela permaneciendo estático (hovering o baile) y cuando localiza su presa se deja caer, siempre fijando frontalmente

la vista.

Los experimentos con fotografías estroboscópicas confirman, en tres de las especies, la aseveración que el acercamiento y fase balística del picoteo es realizada con fijación frontal frente al alimento estático.

Las observaciones de campo, y también los experimentos con fotos estroboscópicas, presentan una objeción obvia: el observador no puede estar absolutamente seguro de cuál es el objeto de atención del animal. Un ave está todo el tiempo mirando con todo el ojo, por ende con ambos campos de visión y la actitud atencional que implica la fijación visual es imposible de especificar con seguridad, aún cuando se presentan patrones como los descritos anteriormente. Luego, es siempre conveniente llevar la situación a un estado en que se manifieste esta dualidad en la fijación de una manera inequívoca y cuantificable. Por esta razón se diseñó los experimentos donde se determina la posición de la cabeza, que implica la fijación de un campo de visión u otro, frente a un único objeto posible de atención en la totalidad de su campo visual. Los experimentos de barra de luz permiten realizar esta discriminación sobre la fijación visual con bastante seguridad acerca del objeto de atención del animal. Para estos experimentos se utilizó dos animales solamente considerando la existencia de una correspondencia en la conducta visual con las otras especies.

Dado que las observaciones de campo y los trabajos de Pumphrey (1948) sugieren fuertemente que el aspecto movimiento estaba involucrada en la conducta visual, y los antecedentes fisiológicos de respuestas asociadas a movimientos (Bilge, 1971; Gusel'nikov et al., 1971; Hodos et al., 1976; Letelier, 1983), la elección de estímulos estáticos y en movimiento era la mas adecuada. La inclusión de una clase más, de estímulos de movimiento lento, hace referencia por un lado, a que en las observaciones de campo y en el contacto con los animales en el laboratorio, se observa en ocasiones un seguimiento visual que no era claro con que estaba relacionado; y por otro lado, a situar una posición intermedia entre algo estático y algo en movimiento rápido.

Los estudios ópticos de ojos de aves hacen referencia a limitantes dióptricas en la agudeza visual (Green et al., 1980; Martin, 1982; Marshall, 1973) y por lo tanto los estímulos se presentaron a cuatro distancias diferentes. De la misma manera, estudios fisiológicos de respuestas selectivas a orientación (Jasik-Gershenfield et al., 1970; Letelier, 1983; Maxwell y Granda, 1979; Petigrew y Konishi, 1976) hizo que se escogiera presentar los estímulos en movimiento en dos direcciones y en ambos sentidos.

Los resultados de estos experimentos demuestran que efectivamente, como sugerian las observaciones de campo, las diferencias de fijación visual se dan en

relación al movimiento. El análisis de varianza muestra que las diferencias son significativas únicamente entre la clase Mov.rápido y las otras dos (Estático y Mov.lento) en ambas especies. Nótese que si bien no hay diferencias significativas entre Estático y Movlento, la dispersión angular es mayor en Movlento. Esto se desprende de la conducta de fijación frontal particular que muestran los sujetos frente a los estímulos en movimiento lento. Los animales presentaban una conducta de seguimiento visual a medida que se desplazaba la barra de luz, que consistía en una secuencia de giros discretos de la cabeza, y dependiendo de la posición de la cabeza en el instante de tomar la fotografía, el ángulo medido variaba en cada caso. Aún así el uso de valores de  $\theta$  entre cero y quince grados como criterio de fijación visual frontal muestra con suficiente claridad la similitud conductual de fijación visual entre Estático y Mov.lento.

Con respecto a la dirección y sentido de los estímulos en movimiento, no se encontró diferencias significativas para los valores de  $\theta$  dentro de cada clase. Los valores de  $\theta$  alejados del criterio particular de fijación visual, se presentan en forma aleatoria. Por ello se concluye que corresponden a una situación de desatención del pájaro. Los experimentos no permiten concluir nada más al respecto. Es posible que en animales que presentan una organización



retiniana con áreas y fóveas con geometría de banda en posición horizontal u oblicua, sea posible determinar diferencias significativas en este respecto como sugiere Duijm (1948).

En cuanto a las distancias utilizadas, se concluye que el intervalo de ellas no da cuenta de las limitaciones ópticas como debiera esperarse de las diferentes propiedades dióptricas del ojo de las aves. Los ojos de estas aves presentan propiedades ópticas diferentes en sus distintos campos, siendo hipermetrope con respecto al campo lateral y miope con respecto al frontal (Marshall, 1973). Sin embargo los resultados obtenidos no muestran diferencias entre las respuestas a diferentes distancias. Probablemente, como se ha demostrado en otros estudios (Green et al., 1980; Marshall, 1973) la distancia sea un parámetro importante a valores menores y mayores a las utilizadas. Al menos frente a estímulos estáticos, Bloch y Martinoya (1983) muestran que la agudeza visual decae con la distancia en el plano de visión frontal y aumenta con la distancia en el lateral.

Las experiencias realizadas con la proyección del rayo laser, en relación a los ángulos promedios determinados para cada caso, demuestran que son las dos regiones de mayor densidad celular de la retina las involucradas en la fijación frontal o lateral. Es así como la región central que tiene relación con el campo de visión lateral media conductas

visuales de objetos en movimiento relativamente rápidos, mientras que la región temporal, asociada al campo de visión frontal, media conductas visuales de objetos estáticos o de movimientos relativamente lentos (con seguimiento). De esta manera podemos decir que en su conducta visual la aves frontalmente fijan la imagen en la retina, o Frontalidad, y lateralmente fijan el campo en el cuál se desplaza el objeto o Lateralidad.

Este estudio permite aclarar lo poco conclusivo de muchos experimentos realizados para determinar el rol conductual de las áreas y las foveas en aves. La controversia sobre el rol de las áreas y las foveas debe apuntar a caracterizarlas independientemente con respecto a cada región. Los experimentos conductuales de Blough (1971) sobre la discriminación de blancos distantes en palomas, hacían sospechar que la región central mediaba la resolución espacial fina al fijar la vista lateralmente antes de responder; pero como se mencionó anteriormente, la distancia es una limitante dióptrica en la agudeza. Además los estudios de lesiones foveales en ésta región central, producen un cambio muy pequeño en la resolución espacial fina como lo mostrara Yarczower (1966).

Otros experimentos conductuales descritos anteriormente (Hodos et al., 1976 y Mulvany, 1979), mostraban que los umbrales de discriminación de movimiento en paloma, eran mas

altos que en humanos y otros primates. Blough (1973) menciona que en estos experimentos, los blancos estaban muy cercanos y probablemente se proyectaban sobre la región dorsotemporal. Estos resultados son razonables si se piensa que la región dorsotemporal no es la que media la discriminación de movimiento, sino la resolución espacial estática.

Por último, las conclusiones obtenidas hasta ahora coinciden con los resultados de los experimentos conductuales de Bloch y Martinoya realizados en paloma, que demuestran que los umbrales de discriminación espacial estática son menores cuando la fijación es frontal y los umbrales de discriminación de movimiento son menores cuando la fijación es lateral (Martinoya et al., 1983).

Resumiendo: que la presencia de dos regiones retinianas de mayor densidad celular es congruente a una segregación conductual en relación al uso de los dos planos de visión asociados a estas regiones. La segregación conductual se da en términos de la fijación visual frontal y lateral de objetos que se hallan en movimiento relativo al animal. La región central tiene relación con una discriminación de objetos en movimiento respecto al animal, y la región temporal tiene relación con una discriminación de objetos o contornos espaciales estáticos con respecto a él.

#### 4.2 Sobre la distribución de las Areas y las Fóveas en distintas especies.

Se ha distinguido en la sección anterior una segregación conductual en relación a las dos regiones de mayor densidad retiniana presentes en aves. En todas ellas esta segregación se asocia a la fijación visual contingente al movimiento relativo de los objetos de atención. Con qué se asocia entonces la presencia de cada región en una especie particular?. Los estudios conductuales de las áreas y las fóveas apuntan a que una mayor densidad celular tiene que ver con una mayor discriminación espacial. Entonces cada región de mayor densidad celular determina una mayor discriminación espacial de distinta clase: en la región central una mayor discriminación espacial de movimiento o agudeza dinámica, y la región temporal a una discriminación espacial fina de objetos o contornos espaciales estáticos o de movimiento lento.

El desarrollo de una región retiniana en una especie dada, tiene que ver con lo que un observador describe como los requerimientos de discriminación en las interacciones con su medio. Es así como en general, las aves voladoras cuyo medio se presenta recurrentemente en movimiento, presentan un gran desarrollo de la región central, mientras que las aves no voladoras por el contrario, no presentan un gran desarrollo de esta región. Esta situación se presenta por

ejemplo en el pollo y la codorniz; esta última especie si bien es filogenéticamente más cercana a la paloma, su retina se parece mas a la de un pollo. Esto es congruente con el hecho de que el mundo de visual que aparece del pollo y la codorniz son más parecidos.

Del mismo modo el desarrollo de la región temporal tiene que ver con lo que describimos como requerimientos de discriminación espacial fina de objetos estáticos, como ocurre por ejemplo con los hábitos de alimentación. Sería esperable entonces que aquellas aves que tengan una forma parecida de obtener el alimento, tendrán a un desarrollo de la región temporal semejante. En el ejemplo mencionado en la introducción acerca de dos falconiformes, el bailarín y el tiuque, observamos que el primero tiene un gran desarrollo de la región temporal (área y fovea) y sus hábitos de alimentación corresponden a caza de animales pequeños ubicados a gran distancia, al igual como ocurre en el caso de las lechuzas, golondrinas o martín pescador, los cuales presentan también un gran desarrollo retinal en la región temporal. En el caso del tiuque observamos un menor desarrollo de la región temporal (sólo área) y sus hábitos de alimentación corresponden a los de un picador de tierra y comedor de semillas. Otros animales que presentan hábitos semejantes como las palomas y algunos paseriformes, tienen concordantemente, una retina semejante al tiuque.

La relación entre el desarrollo de una región de la retina y la resolución espacial no se puede considerar en términos absolutos, sino en relación a las distinciones que puede realizar en su medio. Como observadores decimos que un animal distingue configuraciones en su mundo visual (Maturana et al.1960) , no un conjunto de puntos que constituyen una imagen en su cerebro. Como la noción de agudeza visual absoluta (medida en grados de arco) no es útil en este caso, podemos decir que todas las especies en el presente de su existencia poseen la agudeza visual que requieren para discriminar los objetos de su medio, conservando así su adaptación.

De esta manera observamos que el análisis de la historia natural de las aves revela que sus conductas se corresponden con un cierto arreglo retiniano, presentándose una gran diversidad de éstos según los distintos modos de vida, sin que se requiera una homogeneidad dentro de los grupos filogenéticos.

#### 4.3. Sobre los sistemas visuales.

La segregación conductual asociada a los dos campos de visión definida por las regiones de mayor densidad celular en aves, se relaciona con otras segregaciones presentes en esta clase de vertebrados. Como se ha mencionado en la introducción, la retina se proyecta hacia otras zonas del

sistema nervioso a través de dos vías anatómicas principales que se hallan segregadas, así como la fisiología característica de estas dos vías y zonas. Esta segregación eto-anatómo-fisiológica hace referencia a la caracterización de dos sistemas visuales en aves.

H.R. Maturana en 1964 discute la segregación de vías y fisiologías segregadas en el sistema visual de vertebrados. La caracterización de dos sistemas visuales fué introducida por G.E. Schneider (1969) para describir la segregación de mecanismos visuales cerebrales. Trabajando con hamster observó la conducta visual que presentaban estos animales al lesionar distintas zonas del sistema nervioso. Cuando lesionó la corteza visual (área 17 y 18) observó una pérdida de la discriminación de patrones visuales, manteniéndose la capacidad de ubicar objetos en su campo visual. Por otro lado al lesionar el colículo superior, la discriminación de patrones visuales se mantenía intacta a menos que se requiriera orientación visual. Schneider postuló que los mecanismos para la localización y discriminación están segregados y quedan revelados por lesiones corticales o tectales.

Estos dos sistemas visuales comprenden también vías visuales paralelas. La proyección y tipo de células ganglionares de la retina que se proyecta a estas zonas está también segregada (Lennie, 1980; Van Essen y Maunsell, 1983).

En gato, las células X (en su mayor parte) e Y de la retina conforman la vía retino-tálamo fugal y las células Y (exclusivamente) la vía retino-tecto fugal. Estas células presentan tanto una morfología como una fisiología diferente (tónica y fásica respectivamente).

Esta caracterización ha sido descrita también en anfibios por Ingle (1973) en la que muestra que el tectum y el tálamo presentan una segregación de la misma clase presente en mamíferos. Ingle observó la conducta de una rana frente a un obstáculo estático y en movimiento. En un animal normal, al estimular nociceptivamente la región dorsoposterior, se observó una conducta adecuada de escape frente a un obstáculo que se hallaba estático o en movimiento. Cuando se realizaba una ablación del tectum, el animal continuó con una conducta adecuada frente al obstáculo estático, pero no así frente al mismo obstáculo, cuando se halla en movimiento. Ingle postuló que los mecanismos visuales talámicos y tectales pueden operar independientemente como dos sistemas visuales diferentes como ocurre en mamíferos.

En aves, usando el mismo criterio de segregación anatómica y fisiológica se han caracterizado también estos dos sistemas visuales (Karten et al., 1973) conformado por un lado por el tectum óptico y la vía retino-tecto fugal y por el otro, por el tálamo y la vía retino-tálamo fugal. H. Bravo



(1983) ha aportado evidencia anatómica de la segregación retinal y Bloch y Martinoya (1982, 1984) han mostrado evidencia de segregación conductual.

Los resultados de este trabajo concuerdan con la caracterización de dos sistemas visuales en aves, demostrando una segregación conductual asociada a las dos regiones de mayor densidad celular en la retina. De esta manera el sistema visual tectal estaría asociado a correlaciones sensomotoras involucradas en la discriminación espacial dinámica o de movimiento, y el sistema talámico estaría asociado análogamente, a correlaciones sensomotoras involucradas en la discriminación de objetos o contornos espaciales estáticos.

La segregación conductual de estos dos sistemas no se halla sólo asociada, al parecer, con la discriminación espacial. Hay demostraciones de que una segregación conductual se presenta asociada al color. En cada uno de estos sistemas visuales se presentarían conductas de distinta clase asociadas al color. Fisiológicamente es posible discriminar con respecto al tectum, una respuesta a bordes cromáticos, congruente con una fisiología fásica (Letelier, 1983; Varela et al, 1983). En relación al tálamo, Mpodozis (1985) ha demostrado que lesiones en este núcleo producen una deficiencia en la discriminación fina de categorías cromáticas, donde hay repuestas cromáticas tónicas (Maturana

y Varela, 1982).

Otra evidencia con respecto al color, de una segregación conductual referida a los dos campos de visión, ha sido mostrada por Delius et al. (1981). Delius sometió a palomas a una situación de discriminación cromática ante dos óvalos de color parecido. Si se situaban los óvalos en el campo anterior al mismo tiempo, ubicado uno a cierta distancia encima uno del otro, el rendimiento era mucho mayor que cuando se situaban los óvalos a la misma distancia pero uno al lado de otro. En esta situación no caen ambos en el campo frontal, sino que uno sólo de ellos lo hace cayendo el otro en el campo lateral.

Se puede postular, en base a esta evidencia, que en términos de la segregación conductual, la región temporal tendría que ver con la discriminación de categorías cromáticas asociada al sistema visual talámico y por otra parte la región central, asociada al sistema visual tectal tendría que ver con la discriminación de bordes cromáticos.

La distinción de sistemas visuales descritas hasta aquí, basada en la segregación anatómica, fisiológica y conductual se corresponde con la descripción del sistema óptico accesorio (SOA) configurando un tercer sistema visual. En este tercer sistema podemos distinguir también una anatomía segregada conformada en este caso por las células ganglionares desplazadas de la retina, las cuales se

proyectan exclusivamente sobre el núcleo óptico accesorio (NOA). Estas células, vía y núcleo presentan una fisiología particular y se corresponden con una conducta de orientación, estabilización de imagen en la retina y reflejo optocinético (Simpson, 1984). Este tercer sistema, así como los otros dos, se han descrito en todas las clases de vertebrados.

En resumen, podemos distinguir en aves así como en todos los demás vertebrados, tres sistemas visuales: el Sistema Talámico, el Sistema Tectal y el Sistema Optico Accesorio; caracterizados por una segregación de componentes anatómicos, una fisiología característica en estos componentes y conductas distintas contingentes.

En la Tabla 6 se muestra la caracterización de estos tres sistemas visuales en aves. La misma caracterización puede hacerse para las restantes clases de vertebrados.

	SISTEMA TECTAL	SISTEMA TALAMICO	SISTEMA OPTICO ACCESORIO
ANATOMIA	-ganglionares región central -vía retino- tectó fugal -tectum (1) y (3)	-ganglionares región temporal -vía retino- tálamo fugal -OPT, GLV (1) y (3)	-Ganglionares desplazadas -tracto óptico accesorio -núcleo óptico accesorio (2) (3) (4) (5) y (6)
FISIOLOGIA	-principalmente fásica -bordes cromáticos (3) (7) y (8)	-principalmente tónica -color-oponencia (3) (8) (9) y (10)	-fásica sensible a orientación (11) y (12)

Fig. 19 Caracterización de tres sistemas visuales en aves. Los números indican la referencia que aparece a continuación.

CONDUCTA	-discriminación de movimiento -bordes cromáticos (2) (13) y (14)	-discriminación de contornos espaciales estáticos y categorías cromáticas? (9) (13) y (14)	-estabilización de imagen en la retina reflejo opto-kinético (6)(12) y (15)
1.-Bravo e Inzunza, 1983 2. Fite et al., 1981 3.-Maxwell y Granda, 1970 4.-Karten et al., 1977 5.-Reiner, 1979 6.-Simpson, 1984 7.-Letelier, 1983 8.-Varela et al., 1983			
		9.-Mpodozis, 1985 10.-Maturana y Varela, 1982 11.-Morgan y Frost, 1981 12.-Burns y Wallman, 1981 13.-Bloch et al., 1984 14.-Este estudio 15.-Wallman et al., 1981	

Fig. 19 (Continuación)

#### 4.4 Experimentos futuros.

Los experimentos que se proponen realizar tienen que ver con la caracterización fina de estos sistemas visuales en aves, y general en otras clases de vertebrados. El campo de investigación al respecto es muy amplio y se reseñarán solo algunos experimentos relevantes a la hipótesis planteada aquí.

En primer lugar, sería interesante demostrar en aves que la mayoría de las células ganglionares de cada región se corresponden fisiológicamente con los núcleos con los cuales se conectan. Es decir, que la gran mayoría de las células ganglionares de la región central, tienen una fisiología fásica, son sensibles a movimiento y tienen una respuesta asociada a bordes cromáticos; análogamente, la mayoría de las células ganglionares de la región temporal tienen una fisiología mantenida y características cromáticas correspondientes.

En segundo lugar podría experimentarse con lesiones retinales en las dos regiones de mayor densidad celular y observar la eventual alteración de las conductas visuales frente a una barra de luz. Una lesión en la región central debería producir una deficiencia en la discriminación de movimiento y una lesión en la región temporal, una deficiencia en la discriminación espacial estática. Asimismo, lesiones en el tectum y en el tálamo debieran producir

correspondientemente, deficiencias de la misma clase.

Por último, una caracterización de la actividad metabólica frente diferentes clases de estímulos como los presentados en este trabajo, deben mostrar una actividad diferencial de las células de las dos regiones de mayor densidad celular presente en aves.

#### 4. BIBLIOGRAFIA

- Benowitz, L.I.; y Karten, H.J. (1976) Organization of the tectofugal pathways of the pigeon: a retrograde transport study. *J.Comp.Neurol.* 167:503-520
- Bilge, M. (1971) Electrophysiological investigation on the pigeon's optic tectum. *Q.J.Exp.Physiol.* 58:242-249
- Bingelli, R.J. y W.J. Paule (1969) The pigeon retina: Quantitative aspects of the nerve and ganglion cell layer. *J.Comp.Neurol.* 137:1-18
- Bloch, S. y C. Martinoya (1978) Comparision of frontal and lateral visual acuity of the pigeon under behavioural fixation. *Proc.Physiol.Soc. J.Physiol.* 278:49
- Bloch, S. y C. Martinoya (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 C. Martinoya (1983) Specialization of visual functions for the different retinal areas in the pigeon. En J.P. Ewert; R.R. Capranica y D.J. Ingle (Eds.) *Advances in vertebrate Neuroethology.* Plenum Press N.Y. pp. 359-368
- Bloch, S.; J. Rey y C. Martinoya (1980) Visual acuity as a function of distance for frontal and lateral viewing in the pigeon. *Symposium in Depth Perception. XXVIII International Congress Physiol. Sci. Budapest* (in press)
- Bloch, S.; S. Rivaud y C. Martinoya (1984) Comparing frontal and lateral viewing in the pigeon. III Different patterns of eye movements for binocular and monocular fixation. *Behav. Brain Res.* 13:173-182
- Blough, P. (1971) Visual acuity for the pigeon for distance target. *J.Exp.Anal.Behav.* 15:57-61



- Blough, P. (1973) Visual acuity in the pigeon. II Effect of target distance and retinal lesions. *J. Exp. Anal. Behav.* 20:333-343
- Blough, P. (1979) Functional implications of the pigeon's peculiar retinal structure. In *Neural Mechanism of Behavior in the Pigeon*. A.M. Granda y J.H. Maxwell Eds. Plenum Press N.Y.
- Bravo, H. y J.D. Petigrew (1981) The distribution of neurons projecting from the retina and visual cortex to the thalamus and tectum opticum in the Barn Owl, *Tyto alba* and the Burrowing Owl, *Speotyto cunicularia* *J. Comp. Neurol.* 199:419-441
- Bravo, H. y O. Inzunza (1983) Estudio anatómico en las vías visuales paralelas en falconiformes. *Arch. Biol. Med. Exp.* 16:283-289
- Bravo, H. y O. Inzunza (1984) Retinotopía en el nervio óptico de falconiformes de las áreas temporal y nasal. *Arch. Biol. Med. Exp.* 17:R120
- Budnik, V.; J. Mpodozis; F. Varela y H. Maturana (1984) Regional specialization of the quail retina: ganglion cell density and oil droplet distribution. *Neuroscience letters* 51:145-150
- Burns, S. y J. Wallman (1981) Relation of single unit properties to the oculomotor function of the nucleus of the basal optic root (accessory optic system) in chickens. *Exp. Brain Res.* 42:171-180
- Campaña, H. y A. Suboro (1981) The periphery of the avian retina: Specializations of the layer of ganglion cells and their axons. (in press)
- Delius, J.D.; E. Jahnke-Funk y A. Hawker (1981) Stimulus display geometry and colour discrimination learning by pigeons. *Current Physiol. Res.* 1:203-214
- Duijm, M. (1948) On the position of a ribbon-like central area in the eye of some birds. *Arch. Neerl. Zool.* 13:128-145
- Duke-Elder, S. (1958) *System of Ophthalmology*. Vol I. The Eye in The Evolution. C.V. Mosby Company
- Ehrlich, D. (1981) Regional specialization of the chick retina as revealed by the size and density of neurons in the ganglion cell layer. *J. Comp. Neurol.* 195:643-657

- Fein, A. y E. Scuts (1982) Photoreceptors. Their role in vision. Cambridge U. Press
- Fite, K.V. (1973) Anatomical and behavioural correlated of visual acuity in the Great Horned Owl. *Vis.Res.* 19:219-230
- Fite, K.V. y S. Rosenfield-Vessels (1975) A comparative study of deep avian foveas. *Brain Behav. Evol.* 19:144-154
- Fite, K.V.; N. Brecha; H. Karten; y S. Hunt (1981) Displaced ganglion cells and the accessory optic system of pigeon. *J. Comp. Neurol.* 195:279-288
- Franz, V. (1934) Höhere Sinnesorgane (Auge). In *Handbuch der Vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere.* (L. Bolk, E. Göppart, E. Kallius und W. Lubosch Eds.). Vol 2. Pt. pp 989-1292. Urban und Schwarzenberg, Berlin und Vienna
- Galifret, Y. (1968) Les diverses aires fonctionnelles de la rétine du pigeon. *Z. Zellforschung. Mikrosk. Anat.* 86:535-545
- Green, D.G.; M.K. Powers y M.S. Banks (1980) Depth of focus, eye size and visual acuity. *Vis.Res.* 20:827-835
- Gusel'nikov, V.I.; E.P. Morenkov y I.P. Gutsu (1971) Responses of neurons in the pigeon's optic tectum to visual stimuli. *Neurophysiology* 3:78-83
- Harkness, L. (1978) The deep fovea as a focus indicator. *Nature* 272:814-816
- Hodos, W.; L. Smith y J.C. Bonbright (1976) Detection of velocity of movements of visual stimuli by pigeons. *J. Exp. Anal. Behav.* 25:143-156
- Hughes, A. (1977) The topography of vision in mammals of contrasting life styles: comparative optics and retinal organization. In *Handbook of Sensory Physiology, Vol. VII/5 The visual System In Vertebrates* (edited by Cresticelli F.), PP 614-642. Springer, Berlin
- Ingle, D. (1973) Two visual system in the frog. *Science* 181:1053-1055
- Jassik-Gershenfield, D.; F. Minois y F. Conde-Courtine (1970) Receptive fields proprieties of directionally selective units in the pigeon's optic tectum. *Brain Res.* 24:407-421

- Karten, H.; W. Hodos; W. J. Nauta y A. M. Revzin (1973) Neural connections of the "visual wulst" of the avian telencephalon. Experimental studies in the pigeon (*Columba livia*) and owl (*Speotyto cunicularia*). *J. Comp. Neurol.* 150:253-278
- Karten, H.; K. Fite y N. Brecha (1977) Specific projection of displaced retinal ganglion cell upon the accessory optic system in the pigeon (*Columba livia*). *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 74:1753-1756
- Lennie, P. (1980) Parallel visual pathways: a review. *Vis. Res.* 20:561-594
- Letelier, J. C. (1983) Respuestas cromáticas en el tectum de la paloma. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. U. de Chile Santiago, Chile
- Lockhart, M. (1979) Quantitative morphological investigation of retinal cells in the pigeons. A golgi, light microscopy study. In *Neural Mechanism of Behavior in the Pigeon*. A. M. Granda y J. H. Maxwell Eds. Plenum Press N.Y.
- Marín, G. (1983) Respuestas cromáticas en el tracto óptico de la codorniz. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. U. de Chile Santiago, Chile
- Marshall, J. (1961) *Biology and Comparative Physiology of Birds*. Vol II. Academic Press. London
- Marshall, J. (1973) A schematic eye of the pigeon. *Vis. Res.* 13:2449-2453
- Maturana, H. (1964) Especificidad versus ambigüedad en la retina de los vertebrados. *Biologica*. Fascículo XXXVI pp: 69-96
- Maturana, H.; J. Y. Lettvin; W. S. McCulloch y W. H. Pitts (1960) Anatomy and physiology of vision in the frog (*Rana pipiens*). *J. Gen. Physiol.* 43:129-175
- Maturana, H. y F. Varela (1982) Color-opponent response in the avian lateral geniculate: A study in the Quail (*Coturnix coturnix japonica*). *Brain Res.* 247 227-241
- Martinoya, C. y S. Bloch (1980) Depth perception in the pigeon: looking for the participation of the binocular cues. *Symposium of Depth Perception*. XXVIII International Congress Physiology Sci. Budapest (in press)

- Martinoya, C.; S. Rivaud y S. Bloch (1983) Comparing frontal and lateral viewing in the pigeon. II Velocity thresholds for movements discrimination. Behav. Brain Res. 8:375-385
- Martinoya, C.; J. Rey y S. Bloch (1981) Limits of the pigeon's binocular field. Vis Res. 20:827-835
- Martinoya, C.; J. Le Houzec y S. Bloch (1984) Pigeon's eyes convergence during feeding: evidence for frontal binocular fixation in a lateral-eyed bird. Neuroscience letters. 45:335-339
- Maxwell, J.H. y A.M. Granda (1979) Receptive fields of movement sensitive cells in the pigeon thalamus. In Neural Mechanism of Behavior in the Pigeon. A.M. Granda y J.H. Maxwell Eds. Plenum Press N.Y.
- Morgan, B. y B. Frost (1981) Visual response characteristics of the neurons in nucleus of basal optic root of pigeons. Exp. Brain Res. 42:181-188
- Morris, V.B. (1982) An avofoveate area centralis in the chick retina. J. Comp. Neurol. 210:198-203
- Mpodozis, J. (1985) Participación del núcleo GLV en la visión cromática de la paloma. Tesis de Magistratura. Facultad de Ciencias. U. de Chile Santiago, Chile (en preparación).
- Mulvany, P. (1978) Velocity discrimination by pigeons. Vis. Res. 18:531-536
- Mulvany, P. (1979) Discrimination of line orientation by pigeons after lesions of thalamus vision nucleus. In Neural Mechanism of Behavior in the Pigeon. A.M. Granda y J.H. Maxwell Eds. Plenum Press N.Y.
- Nye, P.W. (1973) On the functional differences between frontal and lateral visual fields of the pigeon. Vis. Res. 13:559-574
- Petigrew, J.D. y M. Konishi (1976) Neurons selective for orientation and binocular disparity in the visual wulst of Barn Owl *Tyto alba*. Science 193:675-678
- Polyak, S. (1941) The retina. University of Chicago Press. Chicago.

- Polyak, S. (1957) The Vertebrate Visual System. University of Chicago Press. Chicago.
- Pumphrey, R.J. (1948) the theory of the fovea. *Journal Exp. Biol.* 25:299-312
- Pumphrey, R.J. (1961) Sensory Organs: Vision. In *Biology and Comparative Physiology of Birds.* A.J. Marshall Vol. II. Academic Press. London
- Reiner, A.; N. Brecha; y H. Karten (1979) A specific projection of optic system. *Ann. Rev. Neurosci.* 7:13-41
- Rochon-Duvigneaud, A. (1943) *Les Yeux et la Vision des Vertébrés.* Masson, Paris
- Schneider, G. (1969) Two visual systems. *Science* 163:895
- Simpson, J.I. (1984) The accessory optic system. *Ann. Rev. Neurosci.* 7:13-41
- Snyder, A.W. (1978) Telephoto lens system of falconiform eyes. *Nature* 275:127-129
- Van Essen, D.C. y J.H. Maunsell (1983) Hierarchical organization and functional streams in the visual cortex. *TINS* Sep. 1983
- Varela, F.; J.C. Letelier; G. Marín y H. Maturana (1983) The neurophysiology of avian color vision. *Arch. Biol. Med. Exp.* 16:291-303
- Wallman, J.; O.C. McKenna; S. Burns; J. Velez; B. Weinstein (1981) Relation of the accessory optic system and pretectum to optokinetic responses in chickens. In *Progress in Oculomotor Research*, ed. A.F. Fuchs, W. Becker, *Dev. Neurosci.* 12:435-442. Amsterdam/N.Y./Oxford: Elsevier/North Holland
- Walls, G.L. (1967) *The Vertebrate Eye and its Adaptive Radiation.* Hfner Publishing Company. N.Y. London
- Welty, G.L. (1975) *The Life of Birds.* W.B. Saunders Company London
- Yarczower, M.; M.L. Wolbarght; W.D. Galloway; K.E. Fligsten y R. Malcolm (1966) Visual acuity in Stumptail Macaque. *Science* 152:1392-1393