



Descripción neuroetológica de los sistemas sensoriales asociados al forrajeo en un ave insectívora nocturna, la Gallina ciega (*Systemellura longirostris*).

Tesis

**Entregada a la
Universidad de Chile
En cumplimiento parcial de los requisitos
Para optar al grado de**

**Doctor en Ciencias mención Biología Molecular, Celular y
Neurociencias**

Facultad De Ciencias

Por

Juan Esteban Salazar Salazar

Marzo de 2023

Director de Tesis Dr: Jorge Mpodozis M.

**FACULTAD DE CIENCIAS
UNIVERSIDAD DE CHILE**

INFORME DE APROBACION

TESIS DE DOCTORADO

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Doctorado presentada por el candidato

Juan Esteban Salazar Salazar

Ha sido aprobada por la comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de Doctor en Ciencias mención Biología Molecular, Celular y Neurociencias, en el examen de Defensa Privada de Tesis rendido el día

.....

Director de Tesis:

Dr. Jorge Mpodozis M.

.....

Comisión de Evaluación de la Tesis

Dr. Julio Alcayaga U.

Presidente

.....

Dr. Alexander Vargas M.

.....

Dra. Alexia Núñez P.

.....

Dr. Adrián Palacios V.

.....

“El sol del umwelt porta la medida del ojo y el ojo del ser vivo porta la medida del sol de su mundo. Así de distintos son los ojos de los seres vivos como de diferentes los soles y los cielos de sus umwelten”

Jakob von Uexküll (Cartas biológicas a una dama)

*“Los ojos son extrañas cosas.
En ellos el sentido se transforma en vida,
la vida en ellos tiene alas.”*

Fernando Pessoa (Alexander Search, Documentos de decadencia mental)

*“Into the deep stillness,
between the early stars and the long afterglow,
the nightjar leaps up joyfully...”*

J. A. Baker (The Peregrine)

“Names become a way of seeing the named thing. [...] Some called it the Flying Toad; some called it Lich (corpse) Fowl; some called it Night Raven or Night Crow. In Germany they called it Ziegenmelker; in Spain, Chupacabra; in Italy, Succiacapre; in ancient Greece, Aristotle named it Caprimulgus or goat-milker. Others called it names I will never know.”

Vernon R. L. Head (The rarest bird in the world: The search for the Nechisar Nightjar)

“Mas, ¿a qué contar el resto? Os lo referí ayer en esta casa a ti y a tu ilustre esposa, y me es enojoso repetir lo que se ha explicado claramente.”

Homero (Odisea, Canto XII)

“So, there they are. [...] And it is full and clear that they have been nearby thus innumerable times before. So right there in the complex overlapping of those feathers and the astounding precisions of beaks, they bring with them memory trails of persistence and return. Of habits. Of habitats. Of Rictal bristles.”

David Jardine (What We Know Full Well)

BIOGRAFÍA



Juan Esteban Salazar (Santiago, 1986), vivió su infancia y adolescencia en San Miguel, fascinado por el mundo natural (aunque aún sin saber que esa pasión le daría forma a su vida). Luego de cursar sus estudios básicos (Colegio Chile), entró al Instituto Nacional, donde aprendió de forma empírica el valor de la igualdad, la democracia y la amistad, en el seno de la Educación Pública. Posteriormente, en el año 2005 atravesó el portal ubicado al final de la calle Las Palmeras, para nunca más salir. Cursó la carrera de Licenciatura en Ciencias con mención en Biología y un Magíster en Ciencias Biológicas, en la Facultad de Ciencias de la U. de Chile, al alero de entrañables maestros, además de compañeros que se convertirían en amigos de toda una vida. En ese contexto, dentro de múltiples ayudantías y tempranas posiciones docentes, (re)descubrió su vocación por la educación. Por ello, y llevado por una búsqueda de otras perspectivas, cursó la carrera de Pedagogía en Educación Media en Ciencias Naturales y Biología, en la P. U. Católica de Chile, lugar en el que confirmó su decisión de emprender el camino del profesor. Posteriormente, Juan decidió permanecer en Chile, junto a su familia, para comenzar sus estudios doctorales, mientras en paralelo desarrolló una carrera docente que lo llevó a participar de cursos en diversas instituciones de educación superior, centrando sus esfuerzos en los cursos de Zoología y Ornitología de la F. de Ciencias. A su vez, su pasión por las aves lo condujo hacia una fructífera senda por la educación ambiental y la difusión científica, la que culminó con su ingreso a la ROC, institución en la cual coordina actividades educativas y salidas pajareras. Actualmente Juan dedica su tiempo a la docencia universitaria y a la difusión científica, mientras recorre Chile con su mochila al hombro y su cámara en la mano, persiguiendo aves e historias, conociendo gente y lugares extraordinarios en el camino.

AGRADECIMIENTOS

El desarrollo de este trabajo fue posible por la asistencia de múltiples personas, sin las cuales ninguna de las numerosas dificultades experimentadas podría haber sido superada. En primer lugar, agradezco el apoyo irrestricto y permanente de mis padres, Juana y Luis, los que me han brindado permanentemente su aliento y cariño, además de transformarse en un pilar durante los tiempos difíciles de la pandemia. Por otra parte, es menester agradecer la enorme confianza de Jorge Mpodozis, quien me abrió nuevamente las puertas de su laboratorio, luego de una aventura no concretada en tierras canadienses. Sin su infinita tolerancia, y coraje para perseguir preguntas difíciles, mi carrera científica no hubiese sido posible. A él, adicionalmente, agradezco por sus gestiones para revivir el curso de Ornitología, espacio para compartir la pasión por las aves que luego de diez años fue impedido de continuar por razones burocráticas. También quisiera agradecer a Milena Maira, quien me brindó su apoyo y compañía a lo largo de los últimos pasajes de este proyecto, además de transformarse en mi compañera de aventuras pajarísticas (y de vida).

Otra de las personas importantes para el desarrollo de este trabajo fue Máximo Fernández, quien siempre apoyó este proyecto desde los aspectos experimentales y en terreno, pero también desde su constante soporte motivacional. A él, mi gratitud.

Por otra parte, quisiera agradecer a todas aquellas personas que nos apoyaron en las nuevas campañas de terreno: Francisco Zamorano, Fernando Navea, Eduardo Pizarro, y muy especialmente a Ariel Cabrera, compañero de innumerables pajareos. Por extensión, se agradece también a todas aquellas personas que colaboraron en las campañas anteriores de terreno. Agradezco también al profesor Michel Sallaberry.

Mención especial a mi colega y amigo, el profesor Marco Araya Cubillos, compañero de muchas batallas docentes, impulsadas por el permanente imperativo del sacrificio por la educación y la calidad del trabajo docente. Por las mismas razones, agradezco también a Pamela Rojas.

Se agradece a Rosa Peralta y Vanessa Cantillana, de la Estación Experimental Germán Greve Silva, por permitirnos retornar a uno de los lugares más significativos en mi vida: la Quebrada de La Plata. Además, se agradece a SAG y al portal Sci-hub, imprescindible en el trabajo científico.

Mis agradecimientos a otros miembros y exmiembros del Laboratorio Rayo, como Alfonso Deichler, Macarena Faunes, Gonzalo Marín, Cristian Morales, Pedro Fernández, Daniel Severín, Tomás Vega-Zúñiga, Cristian Gutiérrez-Ibáñez, Juan Carlos Letelier, Miguel Salinas, Marcela Navarrete e Isidora Valdebenito. Especiales agradecimientos a dos personas que además de brindar su apoyo en este trabajo, son verdaderos maestros de vida: Solano Henríquez y Elisa Sentis.

Por otra parte, es necesario señalar que para este trabajo fueron vitales las siguientes fuentes de financiamiento: la beca doctoral ANID 21171660, el proyecto FONDECYT 1210069 (J. Mpodozis), y el Konishi Neuroethology Research Award 2020, otorgado por la International Society for Neuroethology.

Agradezco a las y los estudiantes de mis cursos de Zoología y Ornitología, por su constante curiosidad y ganas de aprender; a la Red de Observadores de Aves y Vida Silvestre de Chile (ROC), y especialmente a Ivo Tejeda y César Piñones, por otorgarme un nuevo espacio para desarrollar mis dos grandes pasiones: el pajarero y la educación, y a varias personas que fueron un apoyo esencial en los momentos más difíciles de mi carrera como docente en la Facultad de Ciencias: Carezza Botto, David Véliz, Marco Méndez, Claudio Veloso, Julieta Orlando, Alejandro Roth, Margarita Carú, Juani López, Marisol Aravena, Romina Silva, Carlos Pino, Cecilia Rodríguez y Jazmín Herrera. Agradezco a la profesora Lorena Norambuena, por su apoyo constante, además de Ximena Zúñiga, Janet Guzmán y Claudia Candia por su permanente disponibilidad y buena disposición.

Mis agradecimientos a todas aquellas personas que me han abierto las puertas en tantas aventuras pajareras, educativas y docentes. Gracias a todas y todos ellos por permitirme aprender de sus historias.

Finalmente, a las aves sacrificadas en el desarrollo de este trabajo. Esto no es una dedicatoria, sino que una declaración de responsabilidad.

ÍNDICE DE MATERIAS

RESUMEN.....	1
ABSTRACT	3
INTRODUCCIÓN.....	5
La nocturnidad en las aves.....	5
El problema de las conductas de forrajeo en un contexto escotópico.....	7
Sistemática e historia natural de los caprimulgiformes	15
El sistema visual de los Caprimulgiformes: Generalidades y aspectos desconocidos	20
Conductas de forrajeo de los caprimúlgidos, y los límites de la visión.	26
El rol de las cerdas rictales y la posible sensibilidad trigeminal.	29
La hipótesis de la complementación dorsoventral de los sistemas sensoriales en el forrajeo.....	35
Hipótesis y objetivos.....	37
MATERIALES Y MÉTODOS	39
Nota preliminar.....	39
Captura y permisos.	39
Determinación de la extensión del campo visual binocular.....	41
Determinación del grado de frontalidad de la órbita ocular	42
Morfometría ocular y procesamiento del tejido retiniano.....	43
Determinación de la distribución de las células ganglionares retinianas.....	45
Determinación de la hodología de las proyecciones retinianas.....	46
Histología de las cerdas rictales	48
Anatomía de las cerdas rictales.....	50
Determinación de la hodología de las proyecciones de las cerdas rictales.....	50
RESULTADOS	53
Campos visuales.....	53
Orientación de las órbitas y morfometría ocular	56
Anatomía de la retina.	57
Estructura de las proyecciones retinianas.	60
Estructura de los núcleos visuales.	73

Macroestructura del sistema de cerdas rictales.....	80
Histología folicular de las cerdas rictales.....	81
Estructura de las proyecciones ascendentes de las cerdas rictales.	83
DISCUSIÓN.....	90
El sistema visual de la Gallina ciega en el contexto de las aves nocturnas.	90
La retina de la Gallina ciega: un arreglo novedoso dentro de las aves.	95
Una especialización visual relacionada al campo visual dorsal.	97
La visión no es suficiente.	99
Las cerdas rictales: un sistema mecanorreceptor en el contexto del forrajeo nocturno.	99
Las cerdas rictales y su complementación con la visión	103
Una nueva manera de ser nocturno	104
Convergencia de la estructura de los sistemas sensoriales de la Gallina ciega con otros vertebrados escotópicos.....	106
Otros aspectos relevantes sobre el sistema visual de la Gallina ciega: proyecciones profundas	110
Otros aspectos relevantes sobre el sistema visual de la Gallina ciega: mecanismos perceptuales	111
Otros aspectos de la sensorialidad táctil en el contexto del forrajeo.....	112
Otros modos sensoriales: preguntas abiertas.....	114
Conclusiones.....	116
BIBLIOGRAFÍA.....	118

LISTA DE FIGURAS

Figura 1: Anatomía visual de una especie de búho estrictamente nocturno (el Tucúquere, <i>Bubo virginianus</i>), en comparación con una especie de passeriforme diurno (el carbonero cabecinegro, <i>Parus atricapillatus</i>)	9
Figura 2: Especies representativas de las cinco familias de Caprimulgiformes.	16
Figura 3: Sistemática de los Caprimulgiformes.	16
Figura 4: Gallina ciega común (<i>Systellura longirostris bifasciata</i>).	18
Figura 5: Disposición frontal de las órbitas oculares en el podargo australiano (Podargus strigoides).	23
Figura 6: Proporción de bastones y conos en la retina de algunos caprimulgiformes sudamericanos.	25
Figura 7: Secuencia de eventos en la conducta de forrajeo de la gallina ciega común (<i>Systellura longirostris</i>).	27
Figura 8: Funcionamiento de la apertura bucal en la conducta de captura de presas en los caprimúlgidos	29
Figura 9: Anatomía del sistema de cerdas rictales en el Alcaudón real (<i>Lanius meridionalis</i>).	31
Figura 10: Histología folicular de una cerda rictal (rictal bristle) en el Kiwi (<i>Apteryx mantelli</i>).	33
Figura 11: Hipótesis de la complementación dorsoventral de las estructuras anatómicas asociadas al forrajeo en la cabeza de la gallina ciega común (<i>Systellura longirostris</i>)..	36
Figura 12: Protocolo de inyección de trazadores anterógrados fluorescentes (CTB Alexa Fluor) en la base de las cerdas rictales de tres ejemplares de Gallina ciega.....	51
Figura 13: Anatomía del campo visual binocular de la Gallina ciega	55
Figura 15: Anatomía retiniana de la Gallina ciega.	58
Figura 16 (página anterior): Detalle de la anatomía retiniana de la Gallina ciega.	60
Figura 17: Hodología de las proyecciones retinianas de la Gallina ciega	61
Figura 18: Anatomía de las únicas proyecciones retinianas ipsilaterales encontradas en los experimentos de inyección de trazador (CTB) en la Gallina ciega	62
Figura 20: Reconstrucción de las estructuras retinorrecipientes en el cerebro de la Gallina ciega	63
Figura 21. Macroestructura de las proyecciones retinianas, evidenciadas por la inyección de un trazador anterógrado (CTB, marca negra), sobre la porción rostral del cerebro de la Gallina ciega (corte coronal).....	64
Figura 22: Macroestructura de las proyecciones retinianas, evidenciadas por la inyección de un trazador anterógrado (CTB, marca negra), sobre la porción rostral del cerebro de la Gallina ciega (corte coronal).....	65

Figura 23: Macroestructura de las proyecciones retinianas, evidenciadas por la inyección de un trazador anterógrado (CTB, marca negra), sobre la porción medial del cerebro de la Gallina ciega (corte coronal).....	66
Figura 24: Macroestructura de las proyecciones retinianas, evidenciadas por la inyección de un trazador anterógrado (CTB, marca negra), sobre la porción medial del cerebro de la Gallina ciega (corte coronal).....	67
Figura 25: Macroestructura de las proyecciones retinianas, evidenciadas por la inyección de un trazador anterógrado (CTB, marca negra), sobre la porción medial del cerebro de la Gallina ciega (corte coronal).....	68
Figura 26: Macroestructura de las proyecciones retinianas, evidenciadas por la inyección de un trazador anterógrado (CTB, marca negra), sobre la porción medial del cerebro de la Gallina ciega (corte coronal).....	69
Figura 27: Macroestructura de las proyecciones retinianas, evidenciadas por la inyección de un trazador anterógrado (CTB, marca negra), sobre la porción medial del cerebro de la Gallina ciega (corte coronal).....	70
Figura 28: Macroestructura de las proyecciones retinianas, evidenciadas por la inyección de un trazador anterógrado (CTB, marca negra), sobre la porción medial del cerebro de la Gallina ciega (corte coronal).....	71
Figura 29: Macroestructura de las proyecciones retinianas, evidenciadas por la inyección de un trazador anterógrado (CTB, marca negra), sobre la porción posterior del cerebro de la Gallina ciega (corte coronal).....	72
Figura 30 (página anterior): Anatomía general del tálamo dorsal de la Gallina ciega, evidenciando las proyecciones retinianas de la vía tálamofugal, mediante inyección de un trazador anterógrado (CTB, marca negra).	75
Figura 31: Anatomía de las proyecciones retinianas sobre el Tectum óptico de la Gallina ciega, evidenciadas por la inyección de un trazador anterógrado (CTB, marca negra).	75
Figura 32: Anatomía de las proyecciones retinianas profundas sobre el TeO de la Gallina ciega, evidenciadas por la inyección de un trazador anterógrado en la retina (CTB, marca café -sin níquel-).	76
Figura 33: Anatomía del TeO de la Gallina ciega, evidenciando el engrosamiento del TeO en la porción dorsal.....	77
Figura 34: Anatomía del TeO de la Gallina ciega, evidenciando el engrosamiento del TeO en la porción dorsal.....	77
Figura 35: Engrosamiento del TeO de la Gallina ciega.	78
Figura 36: Estimación volumétrica exploratoria para los nueve cuadrantes del TeO de la Gallina ciega, mediante el método de Cavalieri.....	79
Figura 37: Anatomía de las cerdas rictales de diez ejemplares de Gallina ciega	80
Figura 38: Histología de las Cerdas Rictales (Rictal Bristles, RBs) y sus tejidos adyacentes, en la Gallina ciega.	82
Figura 39: Distintas vistas de las cerdas rictales de la Gallina ciega, mostrando la presencia de Corpúsculos de Herbst dispuestos lateralmente a cada cerda.	83
Figura 40: Proyecciones trigeminales hacia el cerebro posterior de la Gallina ciega ..	84
Figura 41: Segregación parcial de las proyecciones de las cerdas rictales a través de los segmentos cervicales de la Gallina ciega.	85

Figura 42: Segregación parcial de las proyecciones de las cerdas rictales a través los segmentos cervicales rostrales (DH, Dorsal horn) y el nTTDc (Núcleo del tracto trigeminal descendente, par caudal) de la Gallina ciega.	86
Figura 43: Segregación parcial de las proyecciones de las cerdas rictales a través de los Núcleos del Tracto Trigeminal Descendente interpolares (nTTDi) y oral (nTTDo) de la Gallina ciega.	87
Figura 44: Segregación parcial de las proyecciones de las cerdas rictales hacia el Núcleo Principal del Trígmino (PrV) de la Gallina ciega.	88
Figura 45: Conectividad de las proyecciones de las cerdas rictales (Rictal bristles) hacia los núcleos del sistema trigeminal y la médula espinal en el cerebro posterior de la Gallina ciega.	89
Figura 46: Especialización dorsal del sistema visual de la Gallina ciega.	97
Figura 47: Características del sistema visual del Murciélago de nariz de lanza (<i>Phyllostomus discolor</i>), evidenciando una notable semejanza con los rasgos descritos para la Gallina ciega.	107
Figura 48: Distribución de RGCs y anatomía visual de distintos grupos dentro de los Peces linterna (Myctophidae).	108
Figura 49: Reconstrucción de una especie de anurognátido, <i>Sinomacrops bondei</i>	109
Figura 50: Propuestas para un mecanismo perceptual de detección de presas en condiciones de baja iluminación.	111
Figura 51: Anatomía de las narinas de una Gallina ciega.	115

LISTA DE TABLAS

Tabla 1: Esfuerzo de captura para las campañas de terreno en Quebrada de La Plata, temporadas 2017 y 2021-2022.	40
Tabla 2: Orientación de la órbita y morfometría ocular de la Gallina ciega y otras especies de aves caprimulgiformes.	56
Tabla 3: Categorización de la morfología de los campos visuales de las aves, según la clasificación de Martin.....	92

LISTA DE SÍMBOLOS, ABREVIATURAS O NOMENCLATURA

AL: Axial Length (Longitud axial).
Cb: Cerebelo
CD: Corneal Diameter (Diámetro Corneal).
CT: Corneal/Transverse index (Índice Corneal/Transversal).
CTb: Sub-unidad Beta de la Colerotoxina.
DAB: Diaminobenzidina.
DLL: Nucleus dorsolateralis anterior thalami (Núcleo dorsolateral anterior talámico).
DMSO: Dimetilsulfoxido.
E: Entopalio.
FPL: Fascículo prosencefálico lateral.
GLv: Nucleus geniculatus lateralis pars ventralis (Núcleo Geniculado Lateral Ventral).
GT: Tectal Grey.
HA: Hiperpalio Apical.
HD: Parte densocelular del hiperpalio
HF: Formación Hipocampal.
ION: Nucleus isthmo opticus (Núcleo del Istmo Óptico).
IONec: Células ectópicas del Núcleo del Istmo Óptico.
Ipc: Núcleo del istmo óptico, par parvocelular.
LA: Nucleus lateralis anterior thalami (Núcleo lateral anterior talámico).
LdOPT: Lateralis Dorsalis Nuclei Optici Principalis Thalami (Núcleo Lateral Dorsal Óptico Principal Talámico).
LM: Nucleus lentiformis mesencephali (Núcleo lentiforme mesencefálico).
M: Mesopalio.
MLd: Núcleo lateral dorsal mesencefálico.
N: Nidopalio.
nBOR: Nucleus Radix Optici Basalis (Núcleo de la Raíz Óptica Basal).
nTTDc, nTTDi y nTTDo: Núcleos del tracto trigeminal descendente pares caudal, interpolar y oral.
PBS: Phosphate Buffer Saline (Buffer Salino Fosfato).
PFA: Paraformaldehído.
PrV: Núcleo principal del trigémino.
RB: Rictal bristle (Cerde Rictal).
RGC: Retinal Ganglionar Cells (Células Ganglionares Retinianas)
Rt: Nucleus Rotundus (Núcleo Rotundo).
SN: Santuario de la Naturaleza.
SCN: Nucleus suprachiasmaticus (Núcleo Supraquiasmático).
TeO: Tectum Opticum (Tectum Óptico).
TrO: Tracto Óptico.
TrSM: Tracto septomesencefálico

RESUMEN

Las aves nocturnas presentan variadas adaptaciones anatómicas y conductuales relacionadas al forrajeo en condiciones escotópicas, permitiéndoles hacer frente a las restricciones impuestas sobre el funcionamiento del sistema visual por la escasa iluminación propia de la nocturnidad. Una de aquellas es la complementación de estímulos visuales de baja intensidad con claves auditivas, táctiles u olfatorias.

Un grupo particularmente poco estudiado de aves nocturnas corresponde a los caprimúlgidos (gallinas ciegas). Estas aves son cazadoras nocturnas-crepusculares, alimentándose principalmente de insectos capturados en vuelo, en una persecución desencadenada por el paso de la presa por el campo visual dorsal, y finalizando en una captura llevada por una amplia apertura de la boca, lo que provoca el bloqueo de los ojos en esta etapa final del proceso de forrajeo. Esta evidencia conductual sugiere que la visión podría ser complementada por otras modalidades sensoriales, pero las bases neuroetológicas de este fenómeno todavía no han sido descritas.

Las gallinas ciegas poseen un conspicuo arreglo de plumas rostrales (cerdas rictales), orientadas ventralmente, las que podrían complementar a la visión (orientada hacia la zona dorsal del espacio) en el proceso de captura de presas. No obstante, su posible rol como estructuras táctiles aún es discutido.

En este trabajo se estudió la anatomía del sistema visual y el sistema de cerdas rictales de la Gallina ciega común (*Systemellura longirostris*), a través de la determinación de la orientación, características y proyecciones de las estructuras visuales, al igual que la presencia de estructuras mecanorreceptoras asociadas a las cerdas rictales, y sus eventuales proyecciones hacia núcleos táctiles (sistema trigeminal). Se encontró que tanto la máxima convergencia visual binocular, la densidad de células ganglionares retinianas, y el volumen del Tectum óptico, se presentan en áreas correspondientes al campo visual dorsal. Por otra parte, en la base de cada cerda, se encontraron abundantes grupos de Corpúsculos de Herbst, distribuidos lateralmente respecto de cada folículo. Estos Corpúsculos proyectan de forma parcialmente segregada a varios núcleos de la vía trigeminal (principalmente PrV, TTD_o, TTD_i and TTD_c), formando un mapa somatotópico.

Los resultados obtenidos son consistentes con un escenario de complementación entre la visión y el tacto en el eje dorsoventral, en el cual el campo visual dorsal es responsable del desencadenamiento de la persecución y el seguimiento de la presa, presentando un conjunto de especializaciones en dicha área, y las cerdas rictales, orientadas ventralmente, detectan los movimientos de la presa de forma independiente de la visión. Estos resultados configuran un arreglo de especializaciones sensoriales previamente no descrito dentro de las aves.

ABSTRACT

Nocturnal birds have many anatomical and behavioral specializations, related to foraging in scotopic conditions, enabling them to overcome the restrictions imposed on the visual system by the scarce light availability of nocturnal environments. One of those strategies is the complementation of low intensity visual stimuli with auditory, tactile, or olfactory cues.

A particularly understudied group within nocturnal birds are the caprimulgids (nightjars and their allies). These birds are nocturnal-crepuscular foragers, that feed mainly on flying insects by aerial pursuit, which is triggered by the pass of the prey through the dorsal visual field, and ends with a wide opening of the mouth, an event that temporarily blocks the eyes in the final stage of foraging. This behavioral evidence suggests that vision might be complemented by other sensory modalities, but the neuroethological basis for this phenomenon is still unknown.

Nightjars exhibit a conspicuous arrangement of rostral feathers (rictal bristles), ventrally oriented, which could complement vision (oriented towards the dorsal area) in foraging. However, the possible tactile role of those feathers is still debated.

We investigated the anatomy of the visual and bristle systems in the Band-winged nightjar (*Systellura longirostris*), by determining the orientation, characteristics, and

projections of visual structures, as well as the presence of mechanoreceptor structures associated to the rictal bristles, and their eventual tactile projections (to the trigeminal system). We found that maximum visual binocular convergence, retinal ganglion cell density, and optic tectum volume, occurs at areas corresponding to the dorsal visual field. In the base of each bristle, we found abundant bundles of Herbst corpuscles, distributed laterally around each follicle. Those corpuscles project to several nuclei of the trigeminal pathway (mainly the PrV, TTDo, TTDi and TTDC) in a partially segregated manner, forming a somatotopic map.

Our results are consistent with a multisensory complementation scenario in a dorsoventral arrangement, in which the dorsal visual field is responsible for pursuit triggering and prey tracking, and the rictal bristles, oriented ventrally, account for detection of prey movements independently of vision. Those results configure a previously undescribed array of sensory specializations within birds.

INTRODUCCIÓN

La nocturnidad en las aves

Las aves dependen de claves visuales en mayor medida que de otras señales de su entorno (Nieuwenhuys et al. 1998). De forma congruente con la prevalencia de este modo sensorial, en el sistema visual de las aves es posible encontrar rasgos tales como ojos de gran tamaño relativo al cráneo, especializaciones oculares y retinianas relacionadas a una elevada agudeza visual, además de fotorreceptores con variadas sensibilidades espectrales, alcanzando incluso zonas ultravioletas del espectro electromagnético (Martin 2017a). Como sustento de estas características, en las aves existe un sofisticado arreglo de estructuras cerebrales relacionadas al procesamiento de la actividad visual, cuyos volúmenes relativos varían de acuerdo con la importancia de las conductas que se basan en ellos, en el contexto del modo de vida de cada especie. Esto ocurre de acuerdo con el principio de la “masa adecuada” (*proper mass*), el que establece que el tamaño de una estructura cerebral es un reflejo de la complejidad de las conductas que aquella sustenta (Jerison 1973).

Sin embargo, existen múltiples linajes de aves que desarrollan un modo de vida escotópico, tanto a causa de sus hábitos nocturnos, crepusculares, o bien, en condiciones similares a la nocturnidad, como la vida en cuevas. Estos modos de vida imponen restricciones al funcionamiento del sistema visual, como consecuencia de los

menores niveles de intensidad luminosa disponibles en aquellos entornos. Por tanto, muchas especies de aves presentan especializaciones anatómicas, fisiológicas y conductuales relacionadas con la adaptación de sus sistemas visuales a un contexto escotópico (Martin 1990; Le Duc y Schöneberg 2016; Wu y Wang 2019).

Un primer paso para comprender la relación existente entre el modo de vida nocturno y las características propias de los sistemas sensoriales de las aves que poseen tales hábitos corresponde a considerar las diferencias que se presentan en sus niveles de nocturnidad. En este sentido, según Martin existen tres principales categorías de nocturnidad en las aves (Martin 1990): en primer lugar, se describe una categoría de especies “estrictamente nocturnas”, perteneciendo a este grupo aquellas que desarrollan todas las actividades propias de la vigilia en su ciclo vital cuando los niveles de iluminación ambiental se encuentran bajo aquellos producidos en un hábitat abierto al atardecer o al amanecer. Luego, se describe una categoría de aves “ocasionalmente nocturnas”, las que sólo desarrollan un aspecto específico de su ciclo vital durante las horas de oscuridad. Finalmente, algunas especies de aves se encuentran habitual u ocasionalmente activas alrededor del atardecer o el amanecer, clasificándose como especies “crepuscularmente activas”.

Por otra parte, el desarrollo de la conducta de forrajeo presenta variados desafíos en el marco de la nocturnidad, los que se relacionan principalmente al balance (*trade-off*) que existe entre el requerimiento de una resolución espacial suficiente para detectar y obtener el alimento, y las restricciones del funcionamiento del sistema visual (sensibilidad). Tal como en los sistemas de captura fotográfica, en condiciones de baja iluminación es posible aumentar la sensibilidad del sistema visual mediante mecanismos

como la suma espacial, pero que sin embargo disminuyen la resolución espacial (Warrant 1999; Land y Nilsson 2012).

Sumado a lo anterior, las condiciones de iluminación en circunstancias nocturnas no son homogéneas, tanto a lo largo de un ciclo de luz y oscuridad, como en ciclos de estacionalidad más prolongada, tales como mensuales (ciclo lunar) y anuales (Martin 1990). Si a este hecho se agregan las variaciones en el grado de nocturnidad en las aves, con especies nocturnas, crepusculares y diurnas, además del hecho de que la nocturnidad evoluciona de manera independiente en varios linajes avianos, se tiene que los escenarios neuroetológicos asociados a los hábitos nocturnos de las aves son extremadamente complejos. Por lo tanto, resulta necesario examinar este problema considerando las peculiaridades de cada especie, además del contexto ecológico y evolutivo en el cual aquellas emergieron.

El problema de las conductas de forrajeo en un contexto escotópico

A consecuencia de las restricciones impuestas por las condiciones de baja iluminación sobre el funcionamiento del sistema visual, a lo largo de la filogenia de las aves han emergido diversas estrategias sensoriales que permiten el desarrollo de las conductas sociales, de orientación espacial, antipredatorias y de búsqueda de alimento bajo aquellos regímenes de iluminación. Estas estrategias pueden presentarse de distintas formas, siendo particularmente relevante el contexto filogenético en el que aparecen, así como los hábitos propios de las especies que las evidencian (por ejemplo, el grado de nocturnidad de aquellas especies, según la categorización de Martin).

En las especies estrictamente nocturnas, es posible distinguir tres patrones conductuales y anatómicos, relacionados con la prevalencia diferencial del sistema visual, así como del rol de otros modos sensoriales.

La principal estrategia propia de la nocturnidad estricta en las aves corresponde al aumento de la sensibilidad del sistema visual, característica encontrada principalmente en el linaje de los búhos y lechuzas (Orden Strigiformes). Aquel aumento puede deberse a diversos factores, tanto de tipo anatómico, tales como la maximización de la probabilidad de que un fotón impacte en la retina a través del aumento de la apertura pupilar, el aumento en el número de células fotorreceptoras, y el aumento de la superficie de captura de fotones, como de factores fisiológicos, entre los que se cuenta, dentro de diversos mecanismos, la integración de la actividad de múltiples fotorreceptores a través de los fenómenos de suma espacial y temporal (Land y Nilsson 2012).

Los ojos de algunas especies de búhos (Familia Strigidae) poseen el mayor tamaño dentro de las aves (Martin 1990), como consecuencia de su forma tubular, con lentes relativamente esféricas y de gran volumen (Figura 1). Adicionalmente, poseen una elevada apertura máxima respecto a su longitud axial, permitiendo el paso de una mayor cantidad de fotones hacia el fondo del ojo, en comparación con un ojo de tamaño comparable, pero de menor apertura máxima.

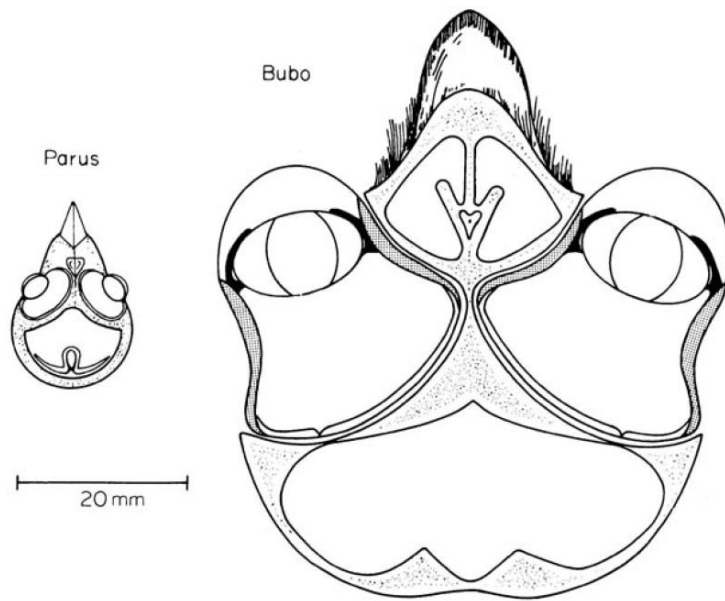


Figura 1: Anatomía visual de una especie de búho estrictamente nocturno (el Tucúquere, *Bubo virginianus*), en comparación con una especie de passeriforme diurno (el carbonero cabecinegro, *Parus atricapillatus*), evidenciando la forma tubular de los ojos, el mayor tamaño relativo y esfericidad del cristalino, así como la orientación frontal de las órbitas. Modificado de (Martin 1990).

No obstante aquellos principios generales, se ha descrito la existencia de variaciones dentro de este arreglo visual propio del linaje de los búhos. Según Martin, existen dos “síndromes conductuales”, los que se relacionan con características anatómicas y etológicas diferenciales: aquellas especies que habitan en ambientes abiertos tienden a ser menos nocturnos (en términos de porcentaje de horas de actividad) que sus contrapartes que forrajean en ambientes con una cubierta vegetal densa. En este sentido, especies como el cárabo común (*Strix aluco*), con hábitos pertenecientes a ese último tipo, poseen ojos con una alta apertura relativa, al igual que una elevada sensibilidad a la luz (medida a través del umbral de detección de estímulos visuales) y orientación frontal (Martin 1977, 1984). Adicionalmente, se ha mostrado que las diferencias en el grado de nocturnidad/crepuscularidad y preferencia por hábitats abiertos o cerrados observadas entre diversas especies de búhos, se

relaciona con variaciones en la morfología ocular. De esta forma, especies de hábitos más nocturnos (como el Tecolote oyamelero norteño, *Aegolius acadicus*) poseen ojos con una mayor apertura relativa que especies diurnas (como el Búho nival, *Bubo scandiacus*) o de hábitos intermedios (como el Pequén, *Athene cunicularia*), las que a su vez poseen una distribución de células ganglionares retinianas en forma de una marcada banda horizontal, en contraste con los patrones circulares propios de las especies nocturnas (Lisney et al. 2012a).

Por otra parte, un segundo patrón de variación de la anatomía visual ocurre en aves nocturnas que desarrollan una mayor prevalencia de otras modalidades sensoriales, tales como la audición, el tacto y el olfato, en desmedro de la visión. Tal es el caso de los Kiwis (Apterygidae), especies de aves corredoras y nocturnas de los bosques de Nueva Zelanda. Una de las características propias de este grupo corresponde a la presencia de ojos de tamaño reducido, encontrándose dentro de los más pequeños en las aves (Brooke et al. 1999). Por otra parte, en los Kiwis existe un marcado desarrollo de estructuras como el bulbo olfativo (Healy y Guilford 1990; Castro et al. 2010; Corfield et al. 2014), así como de elementos táctiles, tales como la presencia de un órgano especializado en la punta del pico, el que alberga manojos de mecanorreceptores (Cunningham et al. 2010, 2013), habiéndose propuesto que este patrón emerge de manera convergente con linajes de mamíferos que explotan nichos conductuales similares (Martin et al. 2007).

En contraste con las estrategias previamente mencionadas, la gran mayoría de las especies de aves estrictamente nocturnas, ocasionalmente nocturnas o crepusculares presentan algún tipo de estrategia de integración entre múltiples

modalidades sensoriales, cuya prevalencia depende del contexto ecológico, conductual y evolutivo de las aves en las que aquellas se observan. El caso paradigmático de dicha integración multisensorial corresponde a la Lechuza (*Tyto alba -fasciata-*), una especie de ave estrigiforme, pero de una familia (Tytonidae) distinta a la de los búhos anteriormente referidos (pertenecientes a la familia Strigidae). En esta especie, se ha estudiado en profundidad las relaciones que existen entre el sistema visual y el sistema auditivo, en el contexto de las conductas de forrajeo. Las lechuzas presentan un síndrome conductual, sensu Martin, más cercano a la captura de presas en ambientes abiertos, siendo facultativamente menos nocturnas. En tales condiciones, se conoce la existencia de mapas multimodales, sustentados en la presencia de zonas de integración en el cerebro medio -Téctum óptico (Luksch 2003)- de proyecciones visuales provenientes desde la retina (Bravo y Pettigrew 1981), así como proyecciones auditivas, a través de relevos en los distintos núcleos del colículo inferior (Carr y Konishi 1990; Peña y Debello 2010), capaces de interpretar diferencias interaurales, las que permiten la orientación espacial y la ubicación de las presas en condiciones escotópicas (Knudsen 2002). Estos mapas viso-auditivos son complementados con la existencia de una especialización táctil asociada con la cara ventral de las patas (denominada “*claw area*”), de especial relevancia en la conducta de golpe de talón al momento de la captura de las presas, la que posee proyecciones hacia el *wulst* anterior o somatosensorial (Manger et al. 2002; Wild et al. 2008).

Existen otras especies de aves estrictamente nocturnas que evidencian especializaciones conductuales y anatómicas similares a las descritas en la lechuza, pero dentro de contextos filogenéticos disímiles. El Kakapo (*Strigops habroptilus*) es una especie de loro nocturno que habita en Nueva Zelanda, perteneciente a un taxón basal

dentro de los psitácidos (Strigopidae). En esta especie, existen rasgos anatómicos relacionados a la nocturnidad, los que emergen dentro de un linaje de aves diurnas. El sistema visual del Kakapo presenta una mayor frontalización de las órbitas oculares, al igual que una menor prevalencia de las estructuras tectofugales en las vías visuales (Corfield et al. 2011). De forma adicional, el Kakapo presenta una mayor sensibilidad del sistema olfativo que otras especies similares (Hagelin 2004). De forma similar, la Gaviota de las Galápagos (*Creagrus furcatus*) corresponde a la única especie de gaviota de forrajeo estrictamente nocturno. El sistema visual de esta ave posee ojos ligeramente más grandes y una mayor apertura que otras especies de gaviotas diurnas (Iwaniuk et al. 2010b). Sin embargo, estas diferencias no serían de una magnitud suficiente para explicar la peculiar conducta de forrajeo propia de esta especie, por lo que es posible concebir la existencia de otras especializaciones relacionadas a la sensibilidad retiniana, o bien, la integración con otros modos sensoriales hasta ahora no descritos.

Más allá de las aves especializadas en un modo de vida escotópico, dentro de la enorme diversidad ecológica de este grupo existen numerosos ejemplos de especies circunstancialmente nocturnas, tanto en el desarrollo del forrajeo, como también de otras conductas relevantes en sus respectivos modos de vida. De forma congruente, en aquellas especies existen ciertas modificaciones del sistema visual, similares en su naturaleza, aunque de magnitud reducida en comparación con los casos anteriormente detallados. Dentro de los Charadriiformes, existen especies que pueden desarrollar conductas de forrajeo por la noche. Tal es el caso de los Chorlos cabezones (Burhinidae), un linaje de aves nocturnas y crepusculares, con forrajeo visual. La retina de un representante de esta familia, la Dara (*Burhinus bistriatus*), exhibe una mayor densidad de bastones y una mayor apertura relativa de la pupila, en comparación con

otra especie de carádrido crepuscular/diurno, el Queltehue (*Vanellus chilensis*), exhibiendo también diferencias en términos fisiológicos, ya que en condiciones de estimulación escotópica, la retina de la Dara presenta una mayor amplitud de la onda b (el componente del electroretinograma generado principalmente por la actividad de la capa nuclear interna), manteniendo una amplitud de la onda a equivalente a aquella del Queltehue, lo que sugiere una mayor sensibilidad a la luz en condiciones nocturnas (Marín et al. 2012a). La morfología de estos bastones también posee algunas particularidades: son los que presentan una mayor longitud de segmentos externos en todos los carádridos, lo que se relaciona con una mayor superficie disponible para la fototransducción (McNeil et al. 2004). Por otro lado, en términos de la macroanatomía visual, se ha descrito que otro burhínido, el Alcavarán común (*Burhinus oedicnemus*), posee ojos grandes y órbitas oculares ligeramente frontalizadas, aunque con un grado de binocularidad menor en comparación con especialistas nocturnos (Martin 1994).

Otras conductas propias de las aves también pueden realizarse en condiciones nocturnas, aunque su naturaleza condiciona de otras formas la anatomía y funcionamiento del sistema visual. Existen ejemplos de especializaciones visuales en aves ocasional o crepuscularmente nocturnas, vinculados a las conductas de comunicación intraespecífica y navegación espacial. En el primer caso, se ha mostrado que especies que vocalizan más temprano poseen una mayor amplitud de la onda b del electroretinograma que especies de vocalización más tardía, en condiciones escotópicas (McNeil et al. 2005). Esto resulta significativo ya que sugiere que el factor limitante para el inicio de la actividad corresponde a la intensidad luminosa en el ambiente, y que especies con una retina más sensible son las que vocalizan tempranamente. Por otra parte, se sabe que los paserinos de vocalización temprana

poseen ojos de mayor apertura que sus contrapartes de vocalización tardía (Thomas et al. 2002). En cuanto a la navegación, si bien se desconocen los mecanismos neurobiológicos específicos que permiten la orientación espacial en largas distancias (por ejemplo, en el fenómeno de la migración), se ha descrito la existencia de un área especializada del hiperpallio (el Cluster N), la que se activa únicamente durante las migraciones nocturnas en diversas especies de passeriformes (Mouritsen et al. 2005).

Finalmente, existen otras especies de aves que pueden realizar forrajeo nocturno (especialmente en ambientes marinos), pero de las cuales no se conocen las bases neuroetológicas de dicha conducta. En este grupo se encuentran aves pertenecientes al orden Procellariiformes, como el Petrel de Bulwer (*Bulweria bulwerii*), cuyos patrones de preferencia alimenticia no varían con las condiciones de iluminación producidas por el ciclo lunar (Waap et al. 2017), lo que sí ocurre en otros forrajeadores visuales nocturnos, sugiriendo una independencia del sistema visual, aun cuando estas aves se alimentan de presas mesopelágicas. Tal es el caso de la Fardela del Pacífico (*Ardenna pacifica*), una especie de hábitos similares, pero en la que el ciclo lunar afecta tanto el porcentaje de tiempo empleado en el forrajeo nocturno, como la longitud de cada viaje (Ravache et al. 2020). En ambos casos, no se dispone de análisis detallados sobre la morfología o el funcionamiento del sistema visual, o de otros sistemas eventualmente complementarios, tales como el olfato, el que resulta extremadamente relevante en la conducta de forrajeo de otras especies de este orden (van Buskirk y Nevitt 2008; Nevitt et al. 2008; Nevitt 2008; Mardon et al. 2010).

De forma paradójica, uno de los linajes más diversos dentro de las aves nocturnas es a su vez uno de los que han sido menos estudiados, tanto en términos del

conocimiento disponible sobre sus estrategias conductuales, como de sus respectivas bases neuroanatómicas y fisiológicas. Este es el grupo de los Caprimulgiformes, aves principalmente cazadoras, las que capturan su alimento en condiciones principalmente nocturnas y/o crepusculares. Esto convierte a aquel grupo en un buen candidato para estudiar el fenómeno de las bases neuroetológicas del forrajeo nocturno en las aves.

Sistemática e historia natural de los caprimulgiformes

El orden Caprimulgiformes, perteneciente al clado Strisores, está constituido por cinco familias con representantes de hábitos principalmente nocturnos y crepusculares (Figura 2); el grupo de las gallinas ciegas y halcones nocturnos (Caprimulgidae), el guácharo (Steatornithidae, monotípico), los urutaúes o nictibios (Nyctibiidae), los podargos (Podargidae) y los egotelos (Aegothelidae). Adicionalmente, dentro de Strisores se cuentan diversos grupos de aves diurnas, tales como los picaflores (Trochilidae), vencejos (Apodidae) y vencejos arborícolas (Hemiprocnidae). La Figura 3 muestra las relaciones de afinidad dentro de Strisores. Para una revisión del problema de la evolución de la nocturnidad en este grupo, así como una discusión sistemática, véase (Mayr 2010; Salazar 2015; White 2017; Chen y Field 2020).

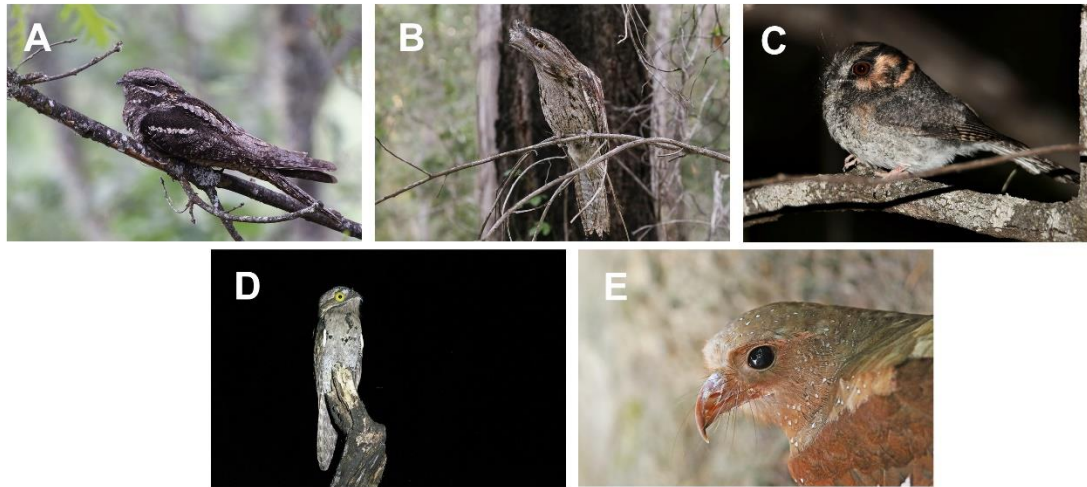


Figura 2: Especies representativas de las cinco familias de Caprimulgiformes. **A: Caprimulgidae:** Chotacabras europeo (*Caprimulgus europaeus*) - Manuel Segura Herrero, España. **B: Podargidae:** Podargo australiano (*Podargus strigoides*) - Ged Tranter, Australia. **C: Aegothelidae:** Egotelo australiano (*Aegotheles cristatus*). **D: Nyctibiidae:** Urutaú (*Nyctibius griseus*) - Joaquin Muñoz, Uruguay. **E: Steatornithidae:** Guácharo (*Steatornis caripensis*) - Christoph Moning, Ecuador. Imágenes obtenidas de Macaulay Library - Cornell Lab of Ornithology (ML349443441, ML100447961, ML257558861, ML388236451 y ML177388141, respectivamente).

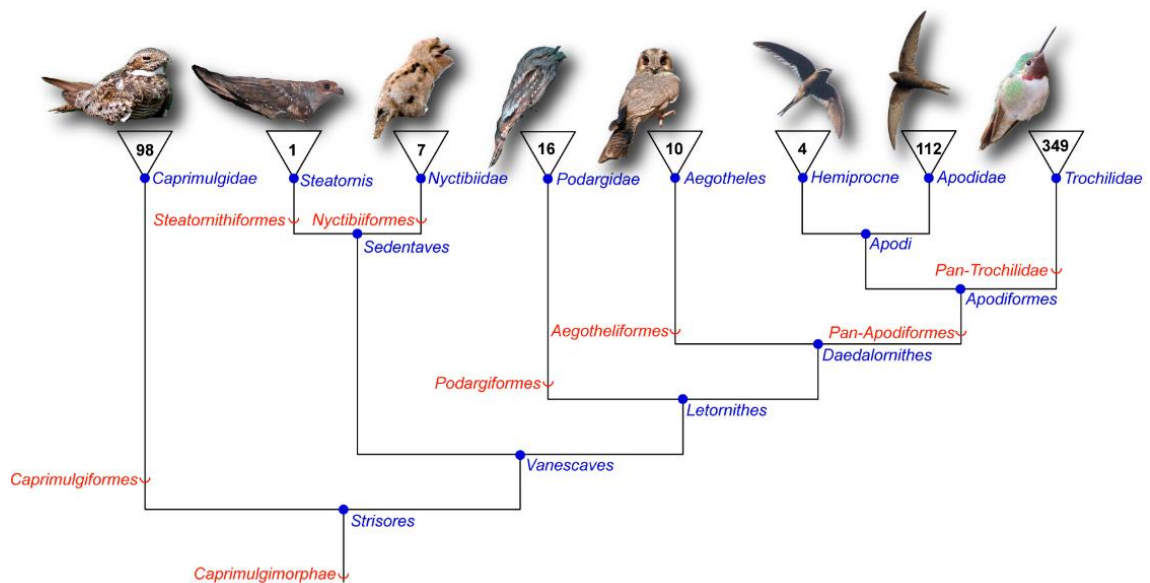


Figura 3: Sistemática de los Caprimulgiformes, con una propuesta de nomenclatura que considera nuevas denominaciones para taxones particularmente discutidos, así como nuevos grupos, denotados en rojo. Los números denotan la cantidad de especies en cada familia. Modificado de (Chen y Field 2020).

Las especies que componen el orden Caprimulgiformes varían en su distribución, grado de nocturnidad, mecanismos y recursos de alimentación, ecología y reproducción, entre otros aspectos. De todas formas, comparten rasgos tales como el modo de vida escotópico, ojos de gran tamaño, picos anchos, capacidad de vuelo desarrollada, presencia de un plumaje críptico, cuerpos compactos, patas pequeñas y anisodáctilas, hábitos perchadores y/o terrestres, y por la presencia de plumas de tipo cerda en la cabeza (Cleere 1998; Holyoak 2001).

La familia Caprimulgidae (el grupo más diverso de este orden, con 98 especies) está constituida por dos tribus: las gallinas ciegas (Caprimulginae) y los halcones nocturnos (Chordeilinae). Estos dos grupos poseen un plan corporal similar, presentando un cuerpo aplanado dorsoventralmente, alas y cola larga, ojos grandes y plumaje críptico, con zonas de coloración blanca, de relevancia en los procesos de comunicación intraespecífica (Aragones et al. 1999). Ambos comparten también un modo de alimentación principalmente insectívoro, con una captura de presas en vuelo. Por otro lado, los representantes de ambas tribus se distinguen primariamente en su grado de nocturnidad, siendo los halcones nocturnos mucho más diurnos que las gallinas ciegas (véase más abajo).

A pesar de ser el grupo de más amplia diversidad y distribución, muchos de los aspectos más básicos de la historia natural de los caprimúlgidos todavía resultan desconocidos, probablemente a causa de las dificultades propias de su estudio en terreno. Varias de sus especies han sido descritas a partir de ejemplares únicos depositados en museos, e incluso una de ellas, *Caprimulgus solala*, fue descrita a partir

de un ala encontrada al costado de un camino del Parque Nacional de Nechisar, en Etiopía, nunca habiéndose observado un ejemplar completo (Head 2015).

En Chile se han registrado tres especies de caprimúlgidos: dos representantes de la tribu Caprimulginae: la Gallina ciega chica, *Systellura decussata*, de reciente elevación a la categoría de especie (Schulenberg y Robbins 2015), y la Gallina ciega común, *Systellura longirostris* (Figura 4), además de un miembro de la tribu Chordeilinae, la Gallina ciega peruana, *Chordeiles acutipennis* (Salazar 2018; Salazar y Barros 2018). Adicionalmente, se cuenta con observaciones recientes de otra especie de halcón nocturno, el ñacundá (*Chordeiles nacunda*), registrado en la desembocadura del río Lluta, en la Región de Arica y Parinacota (Araya 2020; Fuentes 2020; Pulgar et al. 2020).



Figura 4: Gallina ciega común (*Systellura longirostris bifasciata*). **A:** Macho. Imagen: Michael Weymann, S. N. Humedal La Boca, Coquimbo. **B:** Hembra y **C:** Juveniles. Imágenes obtenidas en el S. N. Quebrada de la Plata, Rinconada de Maipú, Santiago (el sitio de estudio de este trabajo). Créditos de las fotografías: Juan Esteban Salazar.

La gallina ciega común (*S. longirostris*) es una de las especies de caprimúlgidos más abundantes en las Américas. Esta especie posee una amplia distribución a lo largo de Sudamérica, con una profunda variabilidad local, dando origen a distintas subespecies, cuyo número varía entre 5 y 7, dependiendo del estatus de especie otorgado a algunas de ellas en distintas fuentes (Cleere 1998, 2006, 2010; Holyoak 2001; Sigurðsson y Cracraft 2014; Schulenberg y Robbins 2015; Crestol 2020).

A pesar de su abundancia y amplia distribución, el grado de conocimiento de la historia natural de la gallina ciega común todavía resulta escaso. Si bien se conocen algunos aspectos propios de su ecología y conducta, la mayoría de ellos han sido descritos en las subespecies ausentes en Chile. Es así como se sabe que las subespecies brasileñas consumen principalmente lepidópteros, coleópteros e isópteros capturados en vuelo (Crestol 2020), habiéndose determinado las generalidades de su conducta de forrajeo (Ferreira de Vasconcelos et al. 1999; Ingels et al. 1999) y sus patrones de nidificación (Hoffmann et al. 2010). De forma paralela, se han estudiado distintos aspectos de la biomecánica del proceso de forrajeo en aves capturadas en Argentina (Demmel Ferreira et al. 2019; De Mendoza et al. 2022). En Chile sólo se conocen algunas características de su biología reproductiva (Salazar y Barros 2018; Marin 2019), por lo que es imperativo avanzar en el estudio de su historia natural.

El sistema visual de los Caprimulgiformes: Generalidades y aspectos desconocidos

Las descripciones de los sistemas sensoriales de los distintos grupos que conforman el orden Caprimulgiformes sugieren que, a pesar de las diferencias en sus modos de vida, así como en sus correlatos neuroanatómicos, la estrategia prevalente en ellos corresponde a la complementación de múltiples modalidades sensoriales, lo que se combina parcialmente con diversas instancias de aumento de la sensibilidad del sistema visual. A continuación, se presentará un panorama de la multiplicidad de arreglos anatómicos y especializaciones conductuales asociadas al sistema visual de los Caprimulgiformes.

El caso mejor estudiado dentro de este orden corresponde al guácharo (*Steatornis caripensis*), un ave frugívora que habita en cuevas, a lo largo del norte y centro de Sudamérica (Brinkløv y Warrant 2017). El sistema visual del guácharo es singular dentro de las aves, a causa de varias razones. En primer término, la retina del guácharo posee un arreglo de bastones superpuestos en tres capas, una disposición similar a la que se encuentra en algunos peces abisales (pero no en aves), alcanzando una de las mayores densidades de fotorreceptores en los vertebrados. Por otra parte, la onda b de su electroretinograma presenta una gran amplitud en condiciones escotópicas (Rojas et al. 2004b), evidenciando su alta sensibilidad a la luz. En cuanto a la proporción de fotorreceptores, el guácharo posee una razón entre bastones y conos de 123:1 (Rojas et al. 2004a). Estos hallazgos se han interpretado como las bases de un sistema visual extremadamente sensible a la luz (Martin et al. 2004b), lo que es complementado con el hecho de que el guácharo posee un campo visual binocular con un máximo de 38° de extensión, un valor alto dentro de las aves (Martin et al. 2004a).

Se ha propuesto que la sensibilidad de la visión del guácharo es de particular importancia en la conducta de forrajeo. El guácharo se alimenta de frutas (Stevenson et al. 2017), cuya búsqueda ocurre en condiciones escotópicas, en largos vuelos (Holland et al. 2009; Cardenas et al. 2020) que probablemente son orientados visualmente, al igual que la búsqueda de los frutos, momento en el cual el sistema olfativo de esta especie también podría estar involucrado (Snow 1962; Stager 1967).

No obstante, incluso un sistema visual de estas capacidades no sería suficiente en el contexto de conductas como la navegación espacial y la nidificación, las que ocurren dentro de cuevas, con niveles de iluminación mucho menos intensos que los encontrados fuera de ellas en condiciones nocturnas (Martin 1990, 2017a).

El guácharo corresponde a una de las pocas especies dentro de las aves capaces de realizar ecolocalización activa, a partir de vocalizaciones breves, pero de un amplio espectro, denominadas “*clicks*” (Suthers y Hector 1985; Brinkløv et al. 2013). Estos *clicks* poseen un rango de frecuencias localizado entre 1-15 kHz, con una distribución de energía concentrada en la banda de 1.5-2.5 kHz (Konishi y Knudsen 1979), lo que se traduce en una resolución espacial limitada, en comparación con las vocalizaciones de ecolocalización propias de los murciélagos, de naturaleza ultrasónica. Experimentos conductuales desarrollados en condiciones naturales (dentro de las cuevas), muestran que los guácharos son capaces de reconocer y evitar obstáculos sólo de diámetro mayor a 20 cm. (Konishi y Knudsen 1979). Por otra parte, existen evidencias de modulación de la intensidad de estas vocalizaciones, disminuyendo aquel parámetro en condiciones de

luminosidad aumentada, a consecuencia de las noches con luna llena (Brinkløv et al. 2017).

Debido a las restricciones mencionadas, se ha sugerido que la ecolocalización es utilizada mayoritariamente en el contexto de la navegación dentro de las cuevas. Por otra parte, las características de la conducta de forrajeo del guácharo sugieren una complementación sensorial de distintas modalidades, en las que la ecolocalización probablemente no juega un rol preponderante.

En contraste con esta estrategia de complementación sensorial, otros grupos dentro de Caprimulgiformes presentan una mayor prevalencia del sistema visual, a una escala comparable con los Strigiformes, pero que de todas formas es combinada con el tacto y la audición. Tal es el caso del podargo australiano (*Podargus strigoides*), (Kaplan 2018), un ave nocturna y crepuscular de los bosques australianos, que se alimenta de insectos y pequeños vertebrados. Esta especie posee orbitas oculares orientadas frontalmente (Figura 5), con grandes ojos tubulares similares a aquellos presentes en los búhos, en un caso de convergencia probablemente causada por la semejanza de sus nichos sensoriales. Sin embargo, este arreglo no resulta tan extremo, permitiendo la existencia de movimientos oculares complejos en el podargo (Wallman y Pettigrew 1985).

La existencia de una órbita frontalizada, así como un volumen elevado de áreas cerebrales tales como el *wulst*, relacionadas al proceso de estereopsis en otras aves (lechuza), han sugerido la posibilidad de que al igual que en aquella especie, los

podargos puedan valerse de dicho proceso para estimar la profundidad a la que se encuentra la presa (Iwaniuk y Wylie 2006).



Figura 5: Disposición frontal de las órbitas oculares en el podargo australiano (*Podargus strigoides*). Crédito de la fotografía: Steven Pratt, eBird - ML 37414931 (<https://macaulaylibrary.org/asset/37414931>)

En los podargos también se han descrito plumas dispuestas circularmente en el extremo temporal de las órbitas oculares, las que podrían funcionar de manera similar a los discos faciales de búhos y lechuzas. A pesar de esto, se desconocen las capacidades auditivas de los podargos, aunque se sospecha que esta modalidad sensorial podría ser relevante en la ubicación espacial de las presas.

El grado de conocimiento del sistema visual en representantes de otras dos familias dentro de los caprimulgiformes, Aegothelidae y Nyctibiidae es escaso. Sobre la primera, se sabe que el volumen relativo de las áreas cerebrales relacionadas al sistema visual es casi idéntico a aquella de los podargos, sugiriendo una similitud también en sus conductas y capacidades visuales (Iwaniuk y Wylie 2006). En tanto, se ha descrito que las órbitas oculares de los nictibios son grandes (Vernaschi 2009), pero el volumen relativo del *wulst* es menor en este grupo (Iwaniuk y Wylie 2006). A pesar de la falta de descripciones de los sistemas sensoriales en estas dos familias, se ha propuesto que

las especies que a ellas pertenecen, al igual que los representantes de la familia Podargidae, utilizan un nicho ecológico y sensorial similar al de los pequeños búhos (Fenton y Fleming 1976), lo que sugeriría cierto nivel de similitud respecto a la anatomía visual en estos tres grupos, con un mayor grado de convergencia entre aquellas dos familias a causa de su dieta basada en insectos, en contraste con los podargos, que además de ello son capaces de consumir presas de mayor tamaño.

Finalmente, resulta relevante mencionar el escaso número de estudios realizados acerca de la anatomía y fisiología visual de las gallinas ciegas (familia Caprimulgidae), a pesar de que se trata del grupo más cosmopolita, y con mayor diversidad de especies, dentro de los Caprimulgiformes (sin considerar a los picaflores). Se ha mostrado que la retina de los caprimúlgidos posee una alta proporción de bastones respecto a conos (Figura 6) con respecto a otras aves diurnas (con cocientes entre 5:1 y 6:1), pero con una proporción menor que aquella presente en el guácharo. (Rojas et al. 2004a). Este estudio también muestra diferencias en la amplitud de la onda b del electroretinograma en condiciones escotópicas entre aquellas especies, evidenciando diferencias en la sensibilidad a la luz en condiciones de baja iluminación. Como se mencionó anteriormente, la mayor amplitud ocurre en la retina del guácharo, pero de manera interesante, las gallinas ciegas (caprimulginae) poseerían una amplitud mayor que aquella del único representante de los halcones nocturnos estudiado, el chotacabras menor. No obstante, esta diferencia no fue cuantificada en el estudio.

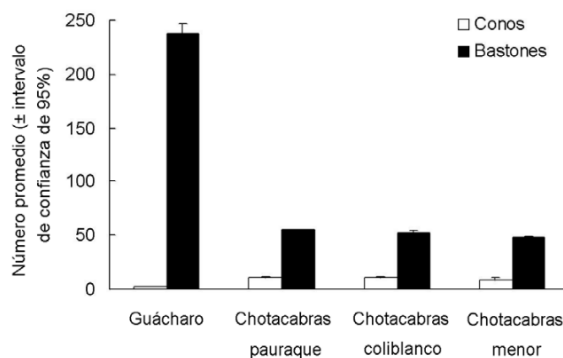


Figura 6: Proporción de bastones y conos en la retina de algunos caprimulgiformes sudamericanos, el guácharo (*Steatornis caripensis*, Steatornithidae) y tres especies de caprimúlgidos (Caprimulgidae): el chotacabras Pauraque (*Nyctidromus albicollis*), el chotacabras coliblanco (*Hydropsalis -Caprimulgus-cayennensis*) y el chotacabras menor o gallina ciega peruana (*Chordeiles acutipennis*). Número promedio de fotorreceptores en la retina central e intervalos de confianza de 95%. Modificado de (Rojas et al. 2004a).

El fondo del ojo de algunas especies de caprimúlgidos posee un tapete lúcido capaz de reflejar la luz que atraviesa la retina, aumentando las probabilidades de excitar los bastones (Nicol y Arnott 1974), en una disposición propia de múltiples especies de vertebrados nocturnos, crepusculares y abisales (Ollivier et al. 2004). A su vez, el fondo del ojo del chotacabras europeo (*Caprimulgus europaeus*) posee una papila óptica corta y ancha, sugiriendo un bajo número de células ganglionares retinianas (Wood 1917).

Por último, distintos análisis de la morfometría ocular de los caprimúlgidos muestran que su apertura relativa es alta, pero no se trata de los ojos con mayor apertura dentro de las aves nocturnas (Hall y Ross 2007; Schmitz y Motani 2010).

A pesar de estas descripciones, actualmente se desconoce el detalle de las bases neurales de la percepción visual en los caprimúlgidos, siendo este problema particularmente relevante a la hora de comprender los mecanismos neuroetológicos del

forrajeo nocturno en este linaje, cuyas características difieren en comparación con otros grupos de aves cazadoras nocturnas.

Conductas de forrajeo de los caprimúlgidos, y los límites de la visión.

En cuanto al repertorio de conductas de obtención del alimento, existen notorias diferencias entre el forrajeo nocturno descrito en especies como la lechuza, respecto a lo observado en los caprimúlgidos (Martin 1990). Por otra parte, dentro de este grupo (Caprimulgidae) existen patrones conductuales compartidos entre sus diversos representantes, los que a su vez presentan variaciones específicas, relacionadas al grado de nocturnidad del grupo. Es así como puede establecerse una primera distinción en las conductas de forrajeo entre las tribus que componen la familia Caprimulgidae; las gallinas ciegas (Caprimulginae) tienden a poseer un modo de vida más nocturno/crepuscular que los representantes de la tribu Chordeilinae (halcones nocturnos).

A pesar de estas diferencias, la secuencia de eventos en la captura de presas es relativamente común en ambos casos, diferenciándose principalmente el momento del día en el que ocurren (y probablemente, el grado de participación del sistema visual). Dicha secuencia corresponde a una estrategia de *sit-and-wait* (Brigham y Barclay 1995; Holyoak 2001), en la cual el ave espera la aparición de la presa para comenzar el proceso de persecución y captura.

En la gallina ciega común, al igual que en otras especies de caprimúlgidos, la persecución de los insectos voladores (principalmente polillas) ocurre en condiciones nocturnas y crepusculares, desencadenándose cuando la presa atraviesa el campo visual dorsal, ya sea desde una posición estacionaria en el suelo (en la mayoría de los casos), en una percha elevada o en vuelo (Ferreira de Vasconcelos et al. 1999). Cuando aquello sucede, la gallina ciega emprende un vuelo de persecución en el que las aproximaciones a la presa se dan desde abajo, siempre orientándose hacia la zona dorsal. Finalmente, el ataque sobreviene mediante una amplia apertura bucal (Bühler 1970), siendo esta característica uno de los rasgos más distintivos de los caprimúlgidos. Esta secuencia conductual se ilustra en la Figura 7.

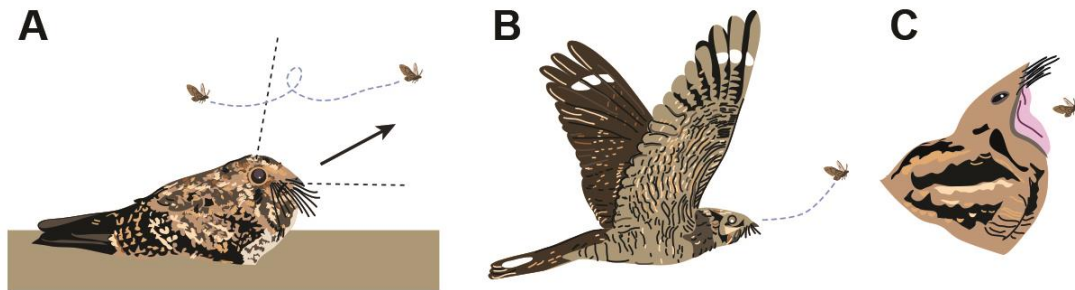


Figura 7: Secuencia de eventos en la conducta de forrajeo de la gallina ciega común (*Systellura longirostris*). Desde una posición estática en el suelo (A), el paso de un insecto volador por el campo visual dorsal desencadena un vuelo de persecución (B), el que ocurre desde debajo de la presa, y finaliza con un ataque basado en una amplia apertura bucal (C), proceso en el cual el sistema visual queda parcialmente obstruido. Modificado de (Salazar et al. 2019).

Se ha mostrado que el desencadenamiento de la persecución (Jackson 2003), así como el guiado de la misma (Brigham y Barclay 1995), dependen del sistema visual. Para explicar este fenómeno, se ha propuesto un modelo en el cual la detección de la presa se basa en las diferencias de contraste e iluminación de la misma respecto a un fondo más claro; el cielo nocturno, iluminado entre otras fuentes por la luna y las estrellas

(Martin 1990, 2017a). Este modelo permitiría explicar las diferencias observadas en los niveles de actividad de varias especies de gallina ciega, de forma correlacionada con las fases de la luna (Brigham y Barclay 1992; Jetz et al. 2003; Reino et al. 2015). Se desconoce si este fenómeno se presenta en la gallina ciega común, pero observaciones realizadas en terreno sugieren la existencia de variaciones en los niveles de actividad en relación con el ciclo lunar (Salazar, observaciones no publicadas).

Tanto la observación de que la persecución es provocada por un estímulo que ocurre encima de la cabeza, como aquella que muestra que los vuelos de ataque suceden desde debajo de la presa, sugieren que la zona dorsal del campo visual es particularmente relevante en la conducta de forrajeo, por lo que sería esperable la existencia de algún tipo de especialización visual relacionada con el campo dorsal. Sin embargo, las bases neuroetológicas de esta conducta siguen siendo un misterio.

Por otra parte, las características anatómicas de la apertura bucal sugieren el involucramiento de otros modos sensoriales en el forrajeo, especialmente en las fases terminales de la misma. La amplia apertura bucal depende de un particular mecanismo de cinesis de los huesos de la mandíbula (Bühler 1970; Demmel Ferreira et al. 2019; De Mendoza et al. 2022), sistema cuya operación se ha comparado con el de una red de captura de insectos (Figura 8).

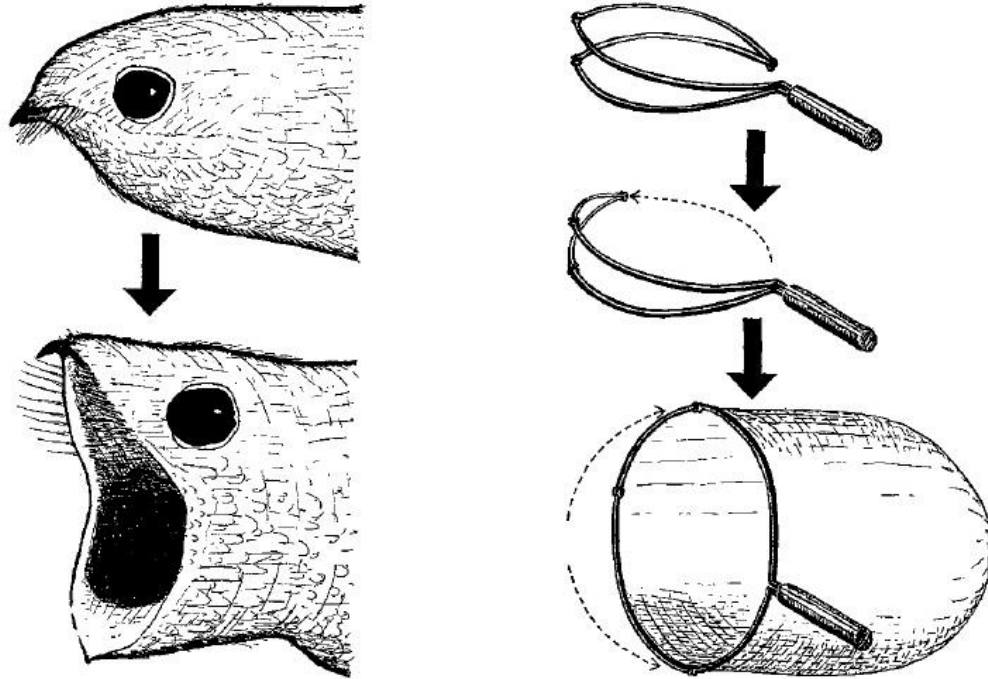


Figura 8: Funcionamiento de la apertura bucal en la conducta de captura de presas en los caprimúlgidos, basada en la amplitud de los componentes mandibulares, maxilares y palatales del cráneo, así como en la cinesis presente en varios de ellos. Modificado de (Bühler 1970).

Sin embargo, el sistema visual no sería suficiente para dar cuenta de la captura de las presas. Debido a la apertura bucal, los ojos quedan orientados hacia la zona dorsal-posterior, volviéndose parcialmente obstruidos en este proceso, impidiendo la observación directa de los insectos a ser capturados. Por lo tanto, es razonable considerar la presencia de otras estructuras sensoriales complementarias a la visión, de especial relevancia en la etapa final del forrajeo, los que permitan, por ejemplo, la percepción del movimiento de las presas en el entorno inmediato de la boca.

El rol de las cerdas rictales y la posible sensibilidad trigeminal.

Uno de los rasgos anatómicos más conspicuos presentes en la cabeza de los caprimúlgidos corresponde al arreglo de cerdas rictales (*rictal bristles*), largas plumas

con forma de cerda, con un raquis grueso y largo, sin ramificaciones laterales (barbas), de coloración oscura y dispuestas lateralmente sobre el borde de la maxila y la premaxila (Lucas y Stettenheim 1972; Stettenheim 2000), cuya función es ampliamente debatida, tanto en el contexto general de las aves, como en el caso específico de este grupo de aves nocturnas.

Existen distintas hipótesis respecto al rol de las cerdas rictales en el marco de las conductas de forrajeo en las aves. En primer lugar, se propone que estas plumas podrían proteger los globos oculares del daño causado por el desprendimiento de trozos de la presa al momento de la captura, sin necesariamente tener un rol sensorial en este proceso. En este sentido, se ha mostrado que la alteración experimental de las cerdas rictales mediante la adición de cinta adhesiva en un ave insectívora diurna, el Mosquero saucero (*Empidonax traillii*), no produce efectos sobre la tasa de captura de presas, pero su remoción sí aumenta la cantidad de objetos extraños que caen sobre los ojos en experimentos de túnel de viento (Conover y Miller 1980). Esta capacidad resultaría especialmente relevante en el caso de aves que se alimentan de especies que poseen conductas defensivas, como los alcaudones o verdugos (Laniidae), paserinos cazadores capaces de alimentarse de artrópodos de gran tamaño, e incluso de pequeños vertebrados, cuyo sistema de cerdas rictales (Figura 9) se ha relacionado con la protección ocular (Dyer 1976; Labouyrie 2022).

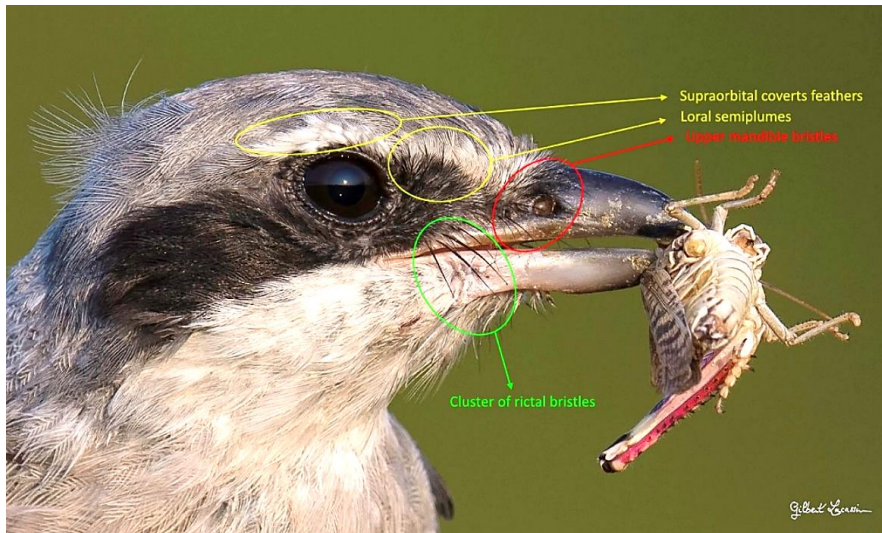


Figura 9: Anatomía del sistema de cerdas rictales (*rictal bristles*, denotadas en verde) en el Alcaudón real (*Lanius meridionalis*), en el contexto de la protección ocular en el forrajeo. Modificado de (Labouyrie 2022).

Por otro lado, se ha sugerido que las cerdas rictales podrían desempeñarse como un embudo, el que maximiza las probabilidades de captura de las presas al aumentar la superficie capaz de atraparlas. Si bien esta explicación resulta plausible, no existe evidencia anatómica o conductual que sea coherente con este rol (Lederer 1972; Cunningham et al. 2011).

En contraste con estas explicaciones, se ha propuesto que las cerdas rictales en las aves pueden ser parte de un sistema de mecanorrecepción, capaz de detectar la posición de las presas en distintas etapas del forrajeo, dependiendo de las particularidades de cada especie.

Las líneas de evidencia que sustentan esta hipótesis pueden dividirse en dos: primeramente, se ha descrito que algunas plumas dispuestas en la cabeza de las aves poseen un rol sensorial, a partir de experimentos conductuales. Aquel es el caso de

ciertos tipos de penachos frontales, los que facilitan la navegación espacial de especies como el Mérgulo bigotudo (*Aethia pygmaea*), un álcido que nidifica en cavidades sobre acantilados, de las cuales emerge de noche. En esta especie, se ha encontrado que la alteración del penacho posee efectos negativos sobre la capacidad de navegación en espacios reducidos (Seneviratne y Jones 2008). Sin embargo, estas plumas no corresponden a cerdas, sino que se trata de estructuras filamentosas, o bien, plumas cobertoras modificadas.

En segundo lugar, se han descrito varios casos de aves que presentan largas cerdas (principalmente en el rictus), en cuya base se presentan estructuras mecanorreceptoras de distinta naturaleza.

Los corpúsculos de Herbst (Pacini) son el principal tipo de mecanorreceptores descritos en las aves (Schildmacher 1931; Nafstad y Andersen 1970; Gottschaldt 1974; Ziolkowski et al. 2022), pudiéndose encontrar otros tipos en menor abundancia, tales como los corpúsculos de Grandry (Meissner) (Gottschaldt y Lausmann 1974; Idé y Munger 1978; Nikolaev et al. 2020) y Merkel (Nafstad 1986). En distintas especies, estos receptores pueden distribuirse a lo largo de diferentes zonas de la piel (Saxod 1988), encontrándose también asociados a musculatura y estructuras óseas (Burns y Wight 1970; Berkhoudt 1979; Brown y Fedde 1993; Zelená et al. 1997), también conformando las especializaciones táctiles halladas en el pico de algunas aves limícolas (Piersma et al. 1998; Cunningham et al. 2010), al igual que en el kiwi (Cunningham 2010).

Los mecanorreceptores descritos en la base de las cerdas rictales de algunas aves corresponden a corpúsculos de Herbst, de tamaño y disposición variable, lo que

depende entre otros factores del ancho de la cerda, su ubicación dentro de la cabeza (con las cerdas del rictus siendo las más largas, y con mayor densidad de corpúsculos), y el modo de vida de la especie que los posee. En un estudio de la anatomía folicular de las cerdas rictales en aves insectívoras neozelandesas (dos especies de paserinos, un búho y un kiwi), se describió la presencia de abundantes corpúsculos de Herbst en la base de cada folículo en todas las especies estudiadas (Figura 10). No obstante, los corpúsculos de las especies nocturnas analizadas (el kiwi y el nínox maorí) poseen una cápsula externa más densa que aquella de las aves diurnas (Cunningham et al. 2011).

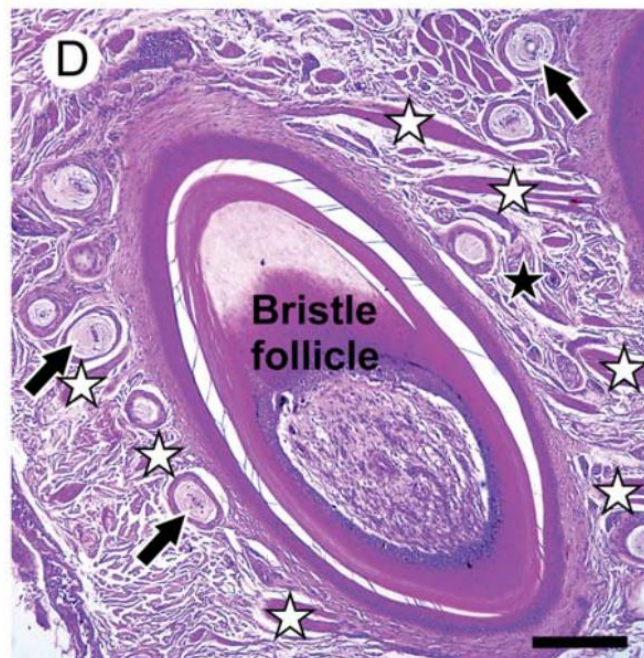


Figura 10: Histología folicular de una cerda rictal (*rictal bristle*) en el Kiwi (*Apteryx mantelli*). Las flechas negras indican la presencia de corpúsculos de Herbst, las estrellas blancas señalan la ubicación de musculatura, y las estrellas negras muestran fibras nerviosas. Modificado de (Cunningham et al. 2011).

De forma similar, se sabe que la lechuza posee cerdas rictales, así como en la zona del nares, contando ambos tipos con corpúsculos de Herbst, los que son más

abundantes en las cerdas dispuestas en el rictus, a pesar de ser más cortas que aquellas del nares (Delaunay et al. 2022).

Recientemente, y de forma paralela a este estudio, se ha descrito la histología folicular de las cerdas rictales en varias especies de Caprimulgiformes (Delaunay et al. 2020), habiéndose encontrado la presencia de corpúsculos de Herbst en la base de las cerdas rictales en todas las especies estudiadas, pero hallándose que aquellas especies que forrajean en condiciones crepusculares o diurnas poseen cerdas más cortas, y con menos corpúsculos, que las especies nocturnas. Este resultado es coherente con las diferencias que se presentan entre representantes de ambas tribus de caprimúlidos; las gallinas ciegas (*caprimulginae*), nocturnas/crepusculares y con cerdas largas, versus los halcones nocturnos (*chordeilinae*), crepusculares/diurnos, con cerdas cortas o ausentes (Jackson 2007).

Las características fisiológicas de los corpúsculos de Herbst se han analizado detalladamente como consecuencia de su rol en la percepción de la velocidad del flujo de aire y los movimientos del ala en el fenómeno del vuelo (Hörster 1990), al igual que en el contexto de la mecanorrecepción mediada por las especializaciones táctiles del pico (Schneider et al. 2014, 2017), encontrándose que se trata de estructuras muy sensibles a la presión y a las deformaciones mecánicas (vibraciones), aunque se desconocen las propiedades funcionales de estas estructuras como parte del sistema de cerdas rictales.

Finalmente, a pesar de la gran cantidad de evidencia anatómica que sugiere un rol sensorial (táctil) de las cerdas rictales, no se conoce en detalle la naturaleza

(hodología) de sus proyecciones aferentes, así como la eventual organización de los blancos putativos de estas proyecciones, tales como el núcleo principal del trigémino (PrV) o el nucleus basalis, entre otros. Esto ha llevado a algunos autores a afirmar que el sistema de las cerdas rictales ha sido “ampliamente ignorado tanto por la ornitología como por la neurociencia”, y que se trata de un sistema que “aún no ha sido debidamente examinado” (Iwaniuk y Wylie 2020).

Debido a todas las evidencias expuestas, proponemos que el sistema de cerdas rictales es un buen candidato para complementar la visión en el contexto de la captura de presas en los caprimúlgidos.

La hipótesis de la complementación dorsoventral de los sistemas sensoriales en el forrajeo.

La secuencia de eventos en el proceso de forrajeo, así como la orientación asimétrica y las características anatómicas tanto del sistema visual como del arreglo de las cerdas rictales, son congruentes con un escenario de complementación multimodal, basada en la disposición dorsal de los ojos, y la orientación ventral de las cerdas. Esta propuesta, denominada la hipótesis de la complementación dorsoventral, se ilustra en la Figura 11.

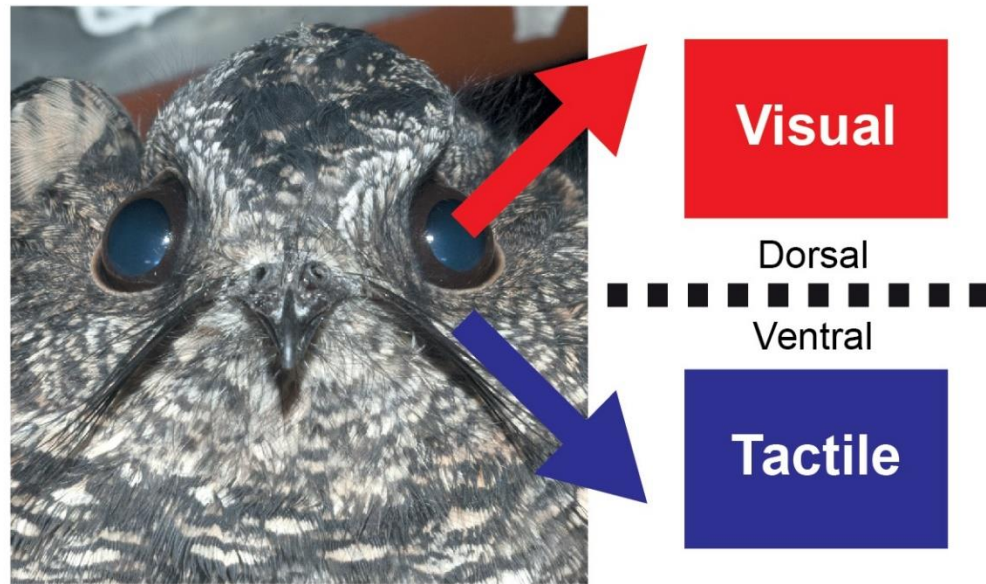


Figura 11: Hipótesis de la complementación dorsoventral de las estructuras anatómicas asociadas al forrajeo en la cabeza de la gallina ciega común (*Systellura longirostris*). Se evidencia la orientación dorsal del sistema visual (denotado en rojo), así como la orientación ventral de las cerdas rictales (azul).

Si bien se desconoce el detalle de la anatomía del sistema visual de la gallina ciega, se espera encontrar la existencia de especializaciones relacionadas a la zona dorsal en las estructuras visuales, tanto en los elementos sensoriales (retina), como en las proyecciones de aquellos hacia las distintas vías visuales del cerebro, y la estructura de los núcleos y áreas que los componen.

De forma complementaria, es esperable encontrar una anatomía folicular con corpúsculos de Herbst en la base de las cerdas rictales, así como proyecciones de éstas hacia núcleos propios del sistema táctil, tales como el PrV o el nucleus basalis, evidenciando en primer lugar el rol mecanosensorial de estas plumas, así como su potencial como estructura capaz de mediar la percepción de la zona ventral de la cabeza, siendo aquella justamente la que queda obstruida en el ataque final a la presa.

Hipótesis y objetivos.

a. Hipótesis.

La anatomía de los sistemas sensoriales asociados al forrajeo (visión y tacto) de la Gallina ciega presenta una complementación en el eje dorsoventral, con especializaciones visuales asociadas a la zona dorsal, y táctiles asociadas a la zona ventral, de forma congruente con la secuencia de eventos de captura de presas, w

b. Objetivo general.

Describir la anatomía y proyecciones de los sistemas sensoriales (visual y táctil) en la Gallina ciega (*Systellura longirostris*), para determinar la existencia de especializaciones sensoriales en el contexto de las conductas de forrajeo nocturno.

c. Objetivo específico 1.

Describir la anatomía del sistema visual de la Gallina ciega, con énfasis en la determinación de los blancos, la distribución y el tamaño relativo de las proyecciones retinotectales y retinotalámicas.

d. Objetivo específico 2.

Describir la anatomía del sistema táctil facial de la Gallina ciega, enfocándose en la anatomía de los mecanorreceptores trigeminales del sistema de cerdas rictales y la determinación de los blancos, la distribución y el tamaño relativo de sus proyecciones hacia los núcleos sensoriales posteriores (núcleos trigeminales).

MATERIALES Y MÉTODOS

Nota preliminar.

Algunos de los resultados obtenidos en esta tesis provienen del análisis de materiales preparados en el contexto del proyecto de tesis de Magíster en Ciencias Biológicas titulado “Evidencias de la transición evolutiva desde hábitos nocturnos a diurnos en la estructura anatómica de las vías visuales en aves: Un estudio en el linaje de las Gallinas Ciegas y Picaflores (Aves: Strisores)” (Salazar 2015). Cuando corresponda, los métodos empleados, así como los resultados basados en dicho trabajo, serán referenciados de aquella publicación.

Captura y permisos.

Dieciséis ejemplares (13 en el contexto del proyecto de MSc, y 3 durante el proyecto de PhD) de Gallina ciega fueron capturados utilizando un protocolo mixto de uso de redes de niebla y reproducción de vocalizaciones (en casos de bajo éxito de captura), en la Estación Experimental Germán Greve Silva de la Universidad de Chile, ubicado en Rinconada de Maipú (Región Metropolitana). Las capturas se realizaron en los sectores “Polvorines” y “Pórtico” del Santuario de la Naturaleza “Quebrada de La Plata”, emplazado dentro de aquella estación. Los métodos de captura, el número máximo de ejemplares y los sitios de captura fueron aprobados por el Servicio Agrícola y Ganadero, SAG, con los siguientes permisos y extensiones: 8171-2011, 796-2014 (proyecto de MSc), 1288-2020, 1190-2021, 3023-2022 (proyecto de PhD). Los

protocolos experimentales fueron aprobados por el Comité de Ética de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Chile, en su certificado 1701-D-FCS-UCH, del 12 de mayo de 2017. En la Tabla 1 se presenta el esfuerzo de captura desplegado en el contexto de este trabajo.

Tabla 1: Esfuerzo de captura para las campañas de terreno en Quebrada de La Plata, temporadas 2017 y 2021-2022 (proyecto de tesis doctoral).

Temporada	Tipo de salida	Fecha	Esfuerzo de captura (horas-red)	Resultados (captura)	Destino de los ejemplares
2017	Prospección 1	26/07/2017 a 27/07/2017			
	Captura 1	13/09/2017 a 14/09/2017	36	2 (macho y hembra adultos) Captura incidental de 1 tordo, 1 tenca y 2 yales (liberados).	Experimentos de trazado de proyecciones de cerdas rictales
	Captura 2	10/10/2017 a 11/10/2017	16,4	Negativo	
2021-2022	Prospección 1	29/06/2021	-	-	
	Prospección 2	07/07/2021	-	-	
	Prospección 3	04/08/2021	-	-	
	Captura 1	06/10/2021 a 07/10/2021	22,1	Negativo	
	Captura 2	13/10/2021 a 14/10/2021	18,2	1 (macho adulto)	Ejemplar fallecido durante el experimento (trazado de proyecciones de cerdas rictales)

Captura 3	04/11/2021 a 05/11/2021	8,6	Negativo
Captura 4	18/11/2021 a 19/11/2021	20	Negativo
Captura 5	02/12/2021 a 03/12/2021	8,5	Negativo
Captura 6	23/12/2021 a 24/12/2021	23,8	Negativo
Captura 7	30/03/2022 a 31/03/2022	17,2	Negativo

Los ejemplares capturados fueron puestos en una jaula, transportados al Laboratorio de Neurobiología y Biología del Conocer, y alimentados con una solución fresca de macerado de larvas de tenébridos (2–5 mL, dos veces al día), con provisión de agua *ad libitum*.

Determinación de la extensión del campo visual binocular

Dos ejemplares de gallina ciega fueron anestesiados utilizando una mezcla gaseosa de isoflurano en oxígeno al 5% (Forane, Abbott Laboratories, Chile), la que se administró utilizando un adaptador especialmente construido para dicho propósito. Los individuos fueron fijados bajo anestesia en un aparato estereotáxico, tomando como referencia del plano horizontal el eje formado por la punta del pico y las aperturas auditivas, produciendo una orientación de la cabeza similar a la del animal en reposo en condiciones naturales. Se indujo midriasis gracias a la aplicación de 2-3 gotas de una solución 1% de tropicamida (Mydriacyl, Laboratorios ALCON, Chile).

La forma del campo visual se determinó analizando el ojo derecho de cada individuo, mediante la técnica de reflejo oftalmoscópico. Se delimitaron los bordes de la retina utilizando un oftalmoscopio (3.5V Autostep, Welch Allyn, Skaneateles Falls, NY, USA), siguiendo un protocolo estándar (Martin 2007), en el que se determinó la presencia o ausencia de retina en múltiples puntos, registrando su elevación y azimut mediante un campímetro calibrado con la cabeza del individuo (fijada en el aparato estereotáxico) en su centro. Los puntos se midieron en incrementos de 5° (elevación) y 10° (azimut). Estas mediciones se utilizaron para elaborar una proyección esférica del campo visual binocular, mediante un script en el software Adobe Photoshop CS5 (Adobe Systems, CA, USA).

Determinación del grado de frontalidad de la órbita ocular

Se evaluó la orientación de la órbita ocular utilizando el cráneo de un único individuo, perteneciente a la Colección Ornitológica del Laboratorio de Zoología de Vertebrados de la Universidad de Chile (Sallaberry et al. 2007). Este parámetro se determinó midiendo el ángulo diedro de convergencia de órbita única (ángulo α), el que se forma entre el plano sagital y el plano orbital del cráneo. Estos planos se definieron a partir de la posición de seis hitos (A, N, P, OA, OI y OS), la que se estableció mediante el uso de un brazo digitalizador 3D (MicroScribe G2L, Immersion Corporation, CA, USA), aplicando un protocolo utilizado previamente en otros estudios similares (Iwaniuk et al. 2008). La convergencia bilateral de las órbitas (ángulo β) se obtuvo multiplicando la convergencia de órbita única (ángulo α) por un factor de 2. Adicionalmente, a partir de la literatura (Iwaniuk et al. 2008) se obtuvieron valores de convergencia de las órbitas

oculares para dos especies de interés; el Pauraque (*Nyctidromus albicollis*) y el Guácharo (*Steatornis caripensis*).

Morfometría ocular y procesamiento del tejido retiniano

Posteriormente a la medición de la extensión del campo visual binocular, los ejemplares fueron anestesiados con una inyección intraperitoneal de una solución de Ketamina (21 mg/kg) y Xilacina (2,1 mg/kg), en una solución de 0,003 mL por gramo de masa corporal (7:3), dando como resultado un rango de entre 140 y 180 μ L de solución a ser inyectada, para luego ser perfundidos vía intracardiaca con una solución de buffer fosfato (PBS) 0,1M. Luego, se removieron los ojos de sus órbitas, realizándose previamente una marca en ellos para conservar su correcta orientación en pasos posteriores, almacenándolos temporalmente en la misma solución de buffer fosfato, y se continuó con la perfusión del animal con una solución de paraformaldehído (PFA) al 0,4%.

Inmediatamente después de la extracción de los ojos, se midieron tres parámetros morfométricos en ellos, utilizando un pie de metro de acuerdo con un protocolo previamente descrito (Hall y Ross 2007); longitud axial (AL), diámetro ecuatorial (ED) y diámetro corneal (CD). A partir de estos resultados, se calcularon dos índices morfométricos: el índice de esfericidad, AL/ED (Rojas et al. 2004b), y el índice CD/AL normalizado (Hall y Ross 2007), una medida indicativa de la apertura pupilar máxima del ojo. El valor de aquellos índices también se obtuvo de las mismas fuentes para el Pauraque y el Guácharo, permitiendo la comparación entre ellos y la Gallina

ciega. Como ambas fuentes proveen valores de AL similares pero diferentes, cada índice fue calculado paralelamente con ambos valores.

Para determinar las características de la anatomía retiniana, se prepararon cuatro *wholemounds* siguiendo el protocolo descrito a continuación (Ullmann et al. 2011): se extrajeron las retinas realizando un pequeño corte en la región ecuatorial de cada ojo y removiendo cuidadosamente el cristalino bajo un microscopio de disección. Posteriormente, se realizó un paso de blanqueo, sumergiendo la retina en una solución de *bleaching* (Buffer fosfato 0.1M y peróxido de hidrógeno 30%, ajustado a pH 11.95 con una solución de hidróxido de potasio 1.0M), por un tiempo dependiente de la intensidad del pigmento de cada retina. Luego, las retinas blanqueadas se dispusieron estiradas sobre un portaobjetos doblemente gelatinizado, con la capa de fotorreceptores mirando hacia abajo, y se realizaron pequeños cortes en cada una para optimizar su aplanamiento. Estas retinas fueron fijadas usando vapores de paraformaldehído en una estufa a 37°C, para posteriormente ser teñidas utilizando un protocolo estándar de tinción de Nissl (detallado más adelante).

Adicionalmente, se prepararon dos ojos para obtener perfiles retinianos. Estos ojos se fijaron en una solución de paraformaldehído 4% *overnight*, para luego ser sumergidos en una solución de sacarosa 30% hasta su hundimiento, embebidos en una suspensión de gelatina de cerdo 10% (Sigma-Aldrich, MO, USA), y cortados en un micrótopo de congelación Leitz 1400 (Leitz Weztlar GMBH, Alemania) en secciones dorsoventrales de 60 µm de ancho. Estos cortes se tiñeron con el mismo protocolo de Nissl. Se tomaron imágenes de referencia antes y después de la extracción de cada retina, para garantizar la conservación de su orientación.

Determinación de la distribución de las células ganglionares retinianas

La densidad de células ganglionares retinianas (RGCs) se estimó utilizando un protocolo estereológico. El número total de células se estimó utilizando el método del Fraccionador óptico, mediante el software Stereo Investigator 8 (MBF Bioscience, VT, USA). Los conteos de RGCs se realizaron usando un área de conteo (*counting frame*) de 80 x 80 μm , y una grilla de muestreo (*sampling grid*) de 800 x 800 μm . En ambos casos, la distribución de tamaños de zonas de trabajo fue homogénea en todos los sitios de muestreo de las retinas. Para la medición se utilizó un microscopio con platina motorizada (Nikon Eclipse E400), a un aumento de 100X (con aceite de inmersión). El coeficiente de error de Gundersen fue menor a 0.1 en todas las estimaciones realizadas (Gundersen y Jensen 1987). No fue posible distinguir sin ambigüedades las RGCs de otros tipos celulares, tales como las células amacrinas desplazadas, de forma congruente con lo sucedido en estudios previos (Krabichler et al. 2015), por lo que las mismas fueron incluidas en el conteo. Por otra parte, se excluyeron de dicho conteo los demás tipos de células gliales, a partir de criterios citológicos (Coimbra et al. 2006, 2014; Lisney et al. 2012b). El número de RGCs presente en cada sitio se estimó multiplicando el conteo de células en el sitio por el valor inverso del Factor de muestreo de área (*Area Sampling Factor*), el cociente resultante entre el área de conteo y el área de la grilla de muestreo. Posteriormente, el resultado fue transformado a unidades de densidad (células/ mm^2) para cada sitio. Utilizando estos valores, y registrando las coordenadas de cada sitio, se construyó un mapa de isodensidad de RGCs, siguiendo un modelo previamente descrito (Vega-Zuniga et al. 2013).

Determinación de la hodología de las proyecciones retinianas

Los blancos de las proyecciones retinianas ascendentes fueron analizados mediante la utilización de un trazador neuronal anterógrado: CTB (List Biological, CA, USA). Se utilizó una solución de CTB en PBS 0.01M (1%), más Dimetilsulfoxido (DMSO) 0.2 %. Esta solución fue inyectada en animales anestesiados, considerando un volumen de solución suficiente para lograr el marcaje de todas las RGCs. Para ello, se realizaron dos inyecciones de 5 μ L por cada animal (n=5), tanto en el hemisferio nasal como en el hemisferio temporal de la retina del ojo derecho, utilizando una jeringa Hamilton (Hamilton Company, NV, USA). Posteriormente, se trató a los animales con 0.1 mL de soluciones de Ketoprofeno 0.1% (antiinflamatorio) y Enrofloxacino 0.1% (antibiótico), permitiendo la migración del trazador por un periodo de 48-72 horas, para luego eutanasiar los ejemplares según el protocolo de anestesia profunda y perfusión anteriormente detallado. El período de migración fue determinado para cada animal de forma independiente, de acuerdo con evaluaciones periódicas de su estado fisiológico. La mantención de los animales se realizó en condiciones de temperatura controlada, y alimentación forzada con un macerado de larvas frescas de tenébridos.

Posterior a la perfusión, se extrajo y expuso el cráneo, fijándolo mediante una solución de paraformaldehído 4% *overnight*. Luego, se extrajo el cerebro, siendo determinada su masa en una balanza analítica para determinar posteriormente su volumen, para finalmente realizar cortes histológicos de 60 μ m de ancho, siguiendo el mismo protocolo de inmersión en sacarosa, impregnación en gelatina y corte en

micrótopo de congelación que fue empleado para realizar los perfiles retinianos. Los cortes fueron realizados en el plano coronal, separándose en tres series.

La presencia del trazador en distintos blancos cerebrales fue determinada mediante un revelado inmunohistoquímico (Salazar 2015): En primer lugar, se realizó un paso de bloqueo de la peroxidasa interna (bleaching), con una solución de peróxido de hidrógeno 0.03% y metanol 10% en PBS 0.01M, por 10 minutos. Luego, tres lavados de 10 minutos en PBS 0.01M, y se incubó en anticuerpo primario, Anti-CTB hecho en cabra Vector Systems (Vector Laboratories, CA, USA), en dilución 1:10000, en PBS-Tritón 0.3%, 5% Normal Rabbit Serum, a 4°C overnight. Posteriormente se repitieron los lavados en PBS 0.01M, y se incubó en anticuerpo secundario (Anti-Goat IgG biotinilado hecho en conejo, Vector Systems, dilución 1:200, en PBS-Tritón 0.3%), durante una hora a temperatura ambiente. Aquello fue seguido por tres lavados en PBS 0.01M, y una reacción del sistema AB (Vectastain Elite ABC Kit, Vector Systems) por una hora, a temperatura ambiente. Posteriormente, se realizaron tres lavados en PBS 0.01M y se realizó la reacción DAB: diaminobenzidina 25 mg/mL, Sulfato de Níquel 3 µL/mL y peróxido de hidrógeno 0.003%, incubados hasta obtener reacción (aproximadamente 10-20 minutos). Luego, los cortes fueron lavados al menos 5 veces con PBS 0.01M, montados y cubiertos con Eukitt (Sigma-Aldrich, MO, USA).

En otra serie, se complementó el proceso de revelado con una contratinción de Nissl, para contextualizar anatómicamente las marcas del trazador (Salazar 2015): Una vez montados los cortes, se les aplicó un paso por 45 minutos en cloroformo, para luego aplicarles una batería de hidratación: pasos de 30 segundos por Etanol 100%, 95% (dos veces) y 70%. Luego, los cortes fueron sumergidos en una solución de Cresyl violeta

(Merck) por 15-20 minutos (según grado de tinción), para posteriormente terminar la reacción, lavar y aumentar contraste en un paso por agua destilada de un minuto. A continuación, se realizó una deshidratación con pasos de 30 segundos por Etanol 70%, 95% (x2) y 100% (x2), para finalmente dejar los cortes en Xilol 100% por al menos 45 minutos. Como último paso, los cortes fueron cubiertos con medio de montaje Eukitt (Sigma-Aldrich, MO, USA).

Se capturaron imágenes de las áreas de interés en cada corte, utilizando un microscopio Olympus BX51 (Olympus Lifescience, Tokyo, Japan), asociado a un *software* de captura de imágenes (SPOT Imaging, CAM 25.4 2Mp Slider, Diagnostic Instruments, MI, USA). De forma complementaria, se realizó una reconstrucción de todos los blancos de las proyecciones retinianas y sus estructuras adyacentes, combinando imágenes obtenidas a 4X mediante la función Photomerge del *software* Adobe Photoshop CC14 (Adobe Systems, CA, USA). En ambos casos, también se realizaron ajustes menores de exposición, contraste y balance de colores con dicho *software*.

Histología de las cerdas rictales

Para estudiar la anatomía de las cerdas rictales, en búsqueda de estructuras mecanorreceptoras (corpúsculos de Herbst), así como para describir las características de sus tejidos circundantes, se realizaron preparaciones histológicas de cortes transversales de estas cerdas, en muestras provenientes de cinco ejemplares.

Durante la extracción del cerebro (véase secciones anteriores), se separó la base del cráneo, incluyendo el neurocráneo y la región maxilar, para ser sumergida en una

solución fijadora de paraformaldehído 4%, por un período de al menos dos semanas. Luego, se extrajo la región rictal de cada muestra, conservando tanto el hueso subyacente como la piel en la que se insertan las cerdas. Estas muestras se separaron en cuatro cuadrantes (rostral izquierdo/derecho, y caudal izquierdo/derecho), cada uno de los cuales fue separado en dos, resultando una porción de tejido que contenía dos cerdas rictales y su tejido circundante. Posteriormente, en la mitad de las muestras se extrajo cuidadosamente cada cerda, y se aplicó un protocolo de tinción con hematoxilina/eosina.

En primer lugar, se realizó un paso de descalcificación en una solución de ácido nítrico 5% por 10 minutos, seguido por un paso por HCl 1% diluido en etanol a 70%. Posteriormente, se sometió la muestra a una batería de deshidratación en etanol (50%, 75%, 95% y 100%, por 10 minutos en cada paso), para finalizar con dos pasos por una solución de Neoclear (Sigma-Aldrich, MO, USA). Las muestras fueron posteriormente incluidas en parafina por 45 minutos, seguidos de inclusión en vacío por 15 minutos, para finalmente ser solidificadas en una placa fría. Estos bloques fueron cortados en un micrótopo, con un grosor de entre 8 y 10 μm , y montados en portaobjetos sin gelatinizar.

Para teñir las muestras, se empleó un protocolo estandarizado: se desparafinaron los portaobjetos en una placa calefactora por aproximadamente 30 minutos, y se sometieron a una batería de hidratación (pasos inversos por Neoclear y soluciones de etanol de concentración decreciente, con pasos de 3 minutos). Las muestras se lavaron con agua destilada, para luego aplicarse sobre ellas 2-3 gotas de una solución de hematoxilina por cinco minutos. Luego de un nuevo lavado en agua destilada, se aplicó una batería de deshidratación rápida (etanol 50%, 75% y 95% por 10 segundos), para

seguir con la aplicación de 2-3 gotas de tinción de eosina. Se finalizó la deshidratación (etanol 100%), y los cortes fueron cubiertos utilizando el medio de montaje Entellan (Sigma-Aldrich, MO, USA).

Se analizó la presencia de corpúsculos de Herbst, así como las características generales del tejido circundante a cada cerda, a través de imágenes obtenidas mediante el sistema SPOT (véase secciones anteriores).

Anatomía de las cerdas rictales

La anatomía de las cerdas rictales se estudió en ocho individuos pertenecientes a la colección del Museo Nacional de Historia Natural de Chile, y dos ejemplares de forma previa a su eutanasia. Se midió la longitud expuesta de cada cerda (distancia entre su punta y el borde de la piel alrededor de la base) y ancho en la base, utilizando un pie de metro electrónico, con una incerteza de 0.05mm.

Determinación de la hodología de las proyecciones de las cerdas rictales

Para evaluar los blancos de las eventuales proyecciones ascendentes desde el sistema de cerdas rictales, así como la existencia de eventuales proyecciones segregadas (somatotópicas), en tres ejemplares de gallina ciega se realizó un experimento de inyección de trazadores anterógrados fluorescentes: CTB Alexa Fluor 488, con emisión en el canal verde, y CTB Alexa Fluor 647, con emisión en el canal rojo

(Molecular Probes, OR, USA). Bajo anestesia gaseosa, se inyectaron los trazadores mencionados de la siguiente forma: en el espacio folicular de la base de cada pluma del lado derecho se inyectaron 2 μ L de cada solución, utilizando un microinyector Picospritzer III (Parker Instrumentation Products, AL, USA) asociado a una micropipeta de vidrio, con pulsos de 20 ms, y a una presión de 15 bar. En las cuatro plumas anteriores (rostrales) se inyectó el trazador fluorescente verde, y en las cuatro plumas posteriores (caudales), se inyectó el trazador fluorescente rojo (Figura 12).

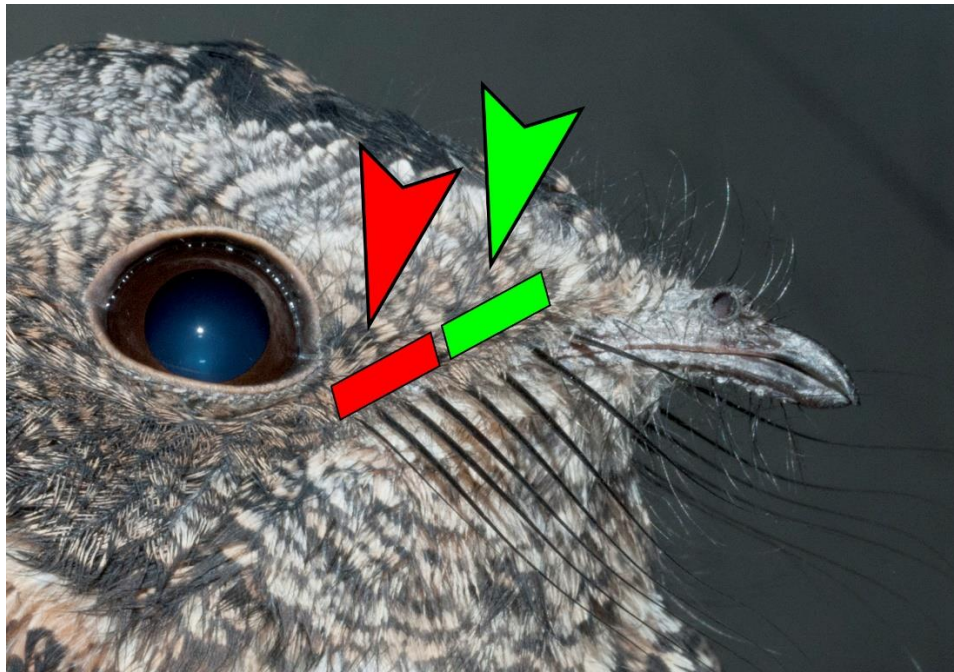


Figura 12: Protocolo de inyección de trazadores anterógrados fluorescentes (CTB Alexa Fluor) en la base de las cerdas rictales de tres ejemplares de Gallina ciega, con el objetivo de analizar la posible existencia de un mapa somatotópico en las proyecciones ascendentes de estas cerdas. En las cuatro cerdas rostrales se inyectó el trazador verde, y en las cuatro plumas caudales, fue inyectado el trazador rojo.

Luego de las inyecciones de trazadores, se aplicó el mismo protocolo de mantención postquirúrgica, eutanasia en anestesia profunda, perfusión y extracción de cerebros que en los experimentos anteriores. Estos cerebros fueron cortados utilizando un micrótopo de congelación a través del plano sagital, para evidenciar la conectividad

de las proyecciones ascendentes y descendentes, tal como en estudios previos (Faunes et al. 2017; Faunes y Wild 2017), los que se realizaron en tres series, con un ancho de corte de 35 μm .

En una de las series, los cortes fueron inmediatamente montados y examinados en un microscopio de epifluorescencia Olympus BX61 (Olympus Lifescience, Tokyo, Japan), capturando imágenes de las estructuras de interés en los distintos perfiles de absorción de los trazadores utilizados (495 y 650 nm, para los trazadores verde y rojo, respectivamente), las que fueron posteriormente analizadas en el *software* Adobe Photoshop CC14, donde se realizaron correcciones menores de exposición, contraste y balance de colores.

En otra serie, se realizó un revelado global de la presencia de ambos trazadores, utilizando el mismo protocolo inmunohistoquímico contra CTB empleado en los experimentos de inyección de este trazador en la retina, con el objetivo de evidenciar las proyecciones ascendentes del sistema de cerdas rictales en su totalidad. De igual manera que en los experimentos previos, se tomaron imágenes de las áreas de interés mediante el sistema SPOT, las que se analizaron en el *software* Adobe Photoshop CC14.

RESULTADOS

- OE1. Describir la anatomía del sistema visual de la Gallina ciega, con énfasis en la determinación de los blancos, la distribución y el tamaño relativo de las proyecciones retinotectales y retinotalámicas

Campos visuales.

El campo visual binocular se presenta en una posición dorsal, en relación con el plano horizontal, con una extensión máxima en el eje dorsoventral de 80°, y una extensión lateral máxima de aproximadamente 42°, la que ocurre aproximadamente a los 30° de elevación. La punta del pico se encuentra en el margen ventral del campo visual binocular (lo que corresponde a un valor de 0° de elevación). En el plano horizontal, el campo visual binocular posee una extensión de 20°, con un campo visual monocular que cubre 150°, produciendo un área ciega posterior que se prolonga por 80° (Figura 13).

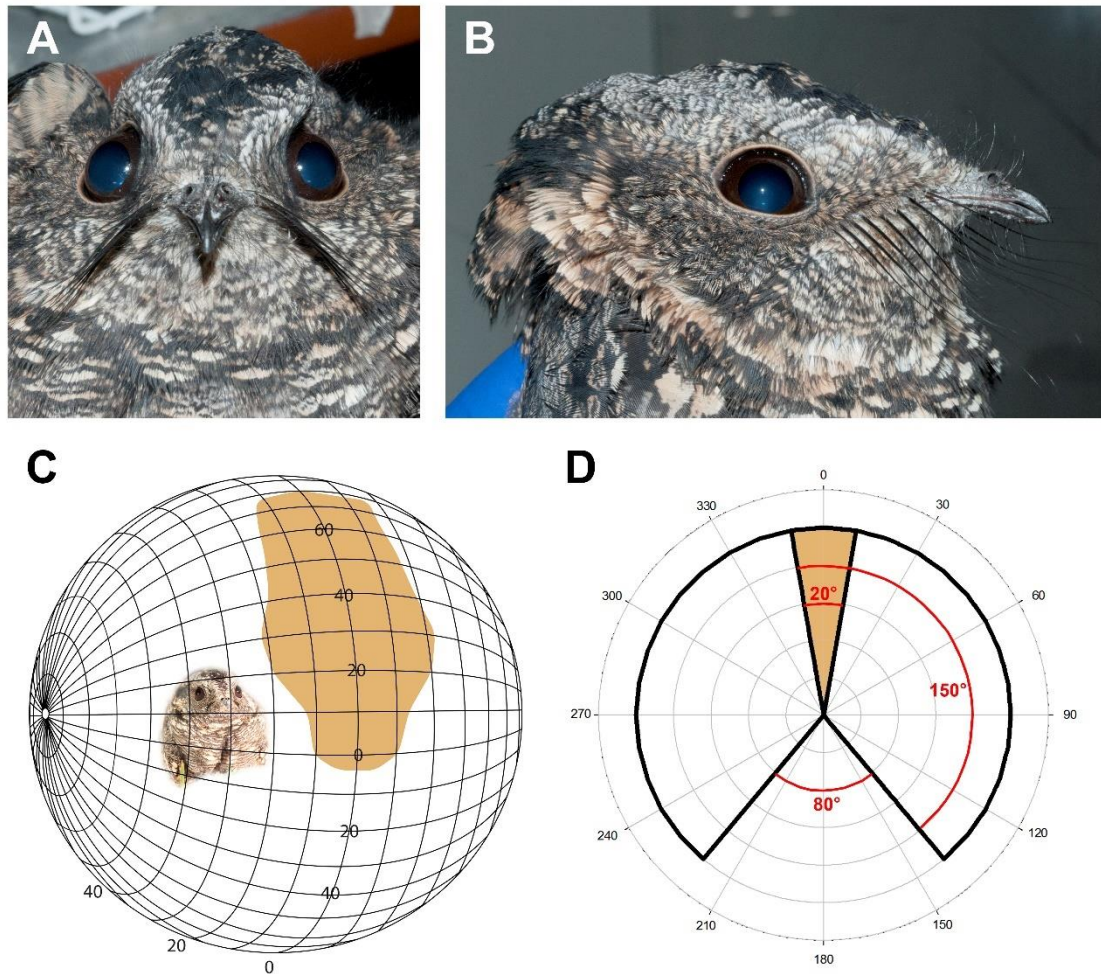


Figura 13: Anatomía del campo visual binocular de la Gallina ciega. Vista frontal (A) y vista lateral (B) de la cabeza de la Gallina ciega, evidenciando sus ojos grandes, orientados dorsalmente, y su sistema de cerdas rictales, de orientación ventral. C: Proyección esférica del campo visual binocular (en color marrón), el que se orienta hacia dorsal y frontal, con una amplitud máxima de aproximadamente 42°. D: Esquema de la disposición de los campos visuales en el plano horizontal (0° de elevación). El punto de 0° indica la posición de la punta del pico. El área ciega posterior es de 80°, y el campo visual monocular se extiende por 150° (Salazar 2015; Salazar et al. 2019).

De acuerdo con la clasificación de los campos visuales propuesta por Martin (Martin 2007), la Gallina ciega presenta rasgos que la clasifican dentro del Tipo 3: la punta del pico se encuentra en la periferia inferior (ventral) del campo frontal, el área ciega posterior es amplia, y la extensión máxima del campo visual binocular excede el

rango especificado para los campos de Tipo 1 (20°-30°), con un valor que se acerca más a aquellas especies que poseen una anatomía visual de Tipo 3 (~50°).

La anatomía de los campos visuales de la Gallina ciega difiere sustancialmente de la que se ha descrito en la única otra especie de caprimúlgido estudiada hasta la fecha; el Pauraque (*Nyctidromus albicollis*). En esta última especie, la extensión máxima del campo visual binocular es de 25°, con una extensión dorsoventral de 110° (Martin et al. 2004a). Esta comparación evidencia que la Gallina ciega, una especie crepuscular y nocturna, posee un campo visual binocular más extenso que el Pauraque, de hábitos crepusculares (Figura 14).

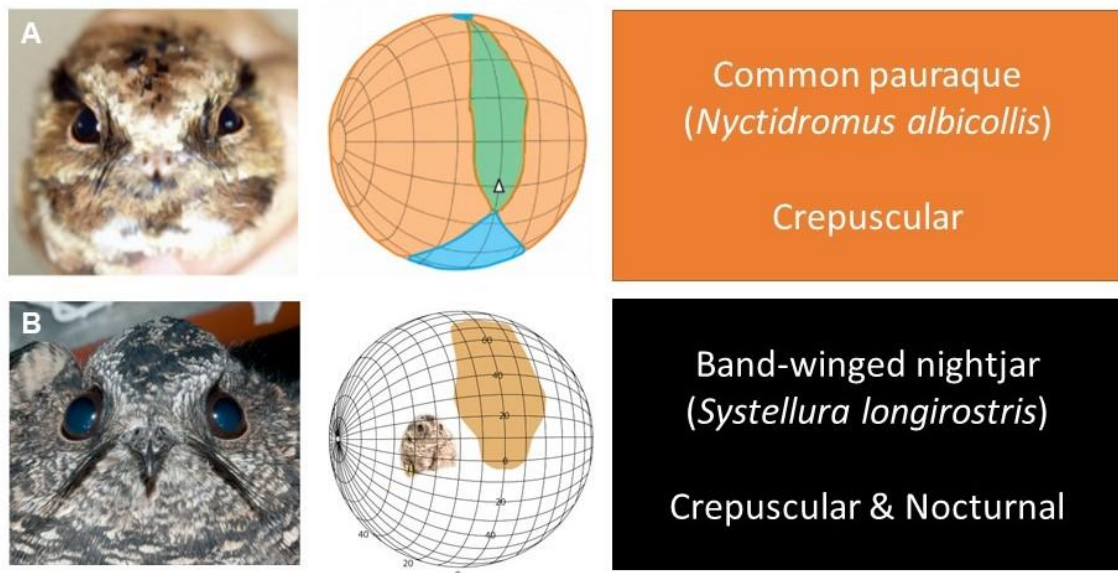


Figura 14: Comparación de la anatomía de los campos visuales entre **(A)** el Pauraque (*Nyctidromus albicollis*), una especie crepuscular, y **(B)** la Gallina ciega (*Systellura longirostris*), una especie crepuscular y nocturna. Es posible observar diferencias en rasgos como el tamaño y protrusión de los globos oculares, así como en el largo de las cerdas rictales, siendo todos ellos de mayor magnitud en la Gallina ciega. Modificado de (Martin et al. 2004a) y (Salazar et al. 2019).

Orientación de las órbitas y morfometría ocular

La convergencia orbital (ángulo β) medida en el cráneo de la Gallina ciega fue de 73,28°. El valor de este ángulo es mayor que el rango de convergencias que han sido descritas para especies de aves catamerales y crepusculares, y se encuentra dentro del rango de valores de convergencia de las aves nocturnas (Hall y Ross 2007). En la Tabla 2 se muestran los valores de convergencia orbital para la Gallina ciega, así como para otras dos especies de caprimulgiformes obtenidas a partir de la literatura: el Pauraque y el Guácharo.

Tabla 2: Orientación de la órbita y morfometría ocular de la Gallina ciega y otras especies de aves caprimulgiformes. Fuente: a: Este trabajo (Salazar et al. 2019). b: (Iwaniuk et al. 2008). c: (Rojas et al. 2004b). d: (Hall y Ross 2007).

	Convergencia orbital - ángulo β (grados)	Diámetro ecuatorial (transversal) (mm)	Diámetro corneal (mm)	Longitud axial (mm)	Índice de esfericidad AL/ED	Índice de apertura CD/AL (normalizado)
Gallina ciega <i>(Systellura longirostris)</i>	73,28 (n=1) ^a	14,07 ± 0,94 (St. Dev., n=10) ^a	10,25 ± 0,56 (St. Dev., n=10) ^a	12,84 ± 0,41 (St. Dev., n=10) ^a	0,91 ^a	-0,098 ^a
Pauraque <i>(Nyctidromus albicollis)</i>	62,70 (n=3) ^b	14,3 ± 0,1 (95% CI, n=4) ^c	10 (n=3) ^d	13,5 ± 0,1 (95% CI, n=4) ^c <hr/> 13,4 (n=3) ^d	0,94 ^c	-0,1271 ^d
Guácharo <i>(Steatornis caripensis)</i>	52,43 (n=2) ^b	17,4 ± 0,3 (95% CI, n=4) ^c	11,07 (n=3) ^d	16,1 ± 0,2 (95% CI, n=4) ^c <hr/> 15,47 (n=3) ^d	0,93 ^c	-0,1453 ^d

Al igual que en el caso de la extensión del campo visual binocular, la Gallina ciega posee una orientación de las órbitas oculares más frontal que el Pauraque, lo cual también se presenta al comparar aquella especie con el Guácharo.

Con respecto a los parámetros de morfometría ocular encontrados (Tabla 2), se tiene que el ojo de la Gallina ciega posee valores de diámetro corneal, ecuatorial y esfericidad (índice AL/ED) similares a los descritos en el Pauraque y el Guácharo. Sin embargo, su índice de apertura (CD/AL) normalizado es más alto, probablemente a causa de una menor longitud axial, lo que resulta en una morfología ocular diferente, resultando en un ojo con mayor apertura relativa máxima.

Anatomía de la retina.

El número total de células ganglionares retinianas (RGCs) estimado en la retina de la Gallina ciega fue de 860.000. Estas células presentan un patrón de distribución correspondiente a una banda ancha y oblicua, con las áreas de mayor densidad presentes en el cuadrante ventrotemporal de la retina (Figura 15B).

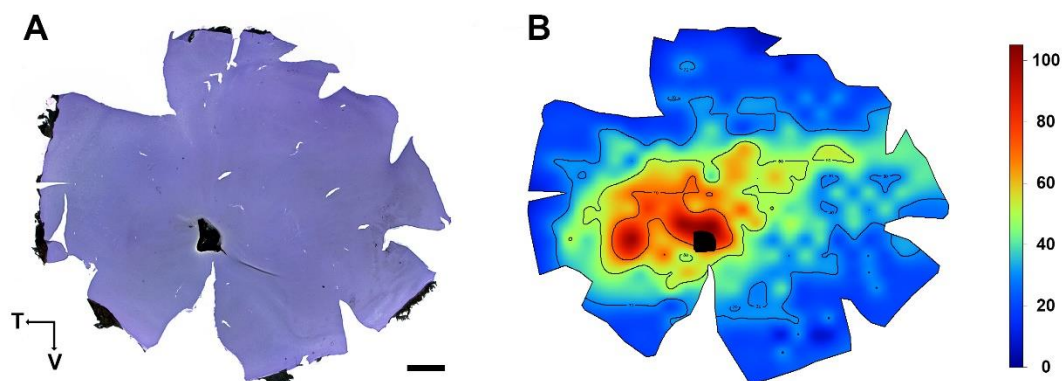


Figura 15: Anatomía retiniana de la Gallina ciega. **A.** *Wholemout* retiniano, con tinción de Nissl. Escala = 2 mm. Coordenadas: T: Temporal, V: Ventral. **B.** Mapa de isodensidad de las células ganglionares retinianas (RGCs) de la retina presentada en A. El mapa de calor muestra valores de densidad en cientos de células/mm². Se aprecia un patrón de distribución de RGCs en una banda ancha, orientada de forma oblicua, con zonas de mayor densidad en el cuadrante temporal-ventral. La zona oscura presente en una posición central corresponde al pecten. Escala = 2mm.

La densidad máxima de células se encontró en el cuadrante ventrotemporal, y correspondió a un valor de 10.479 células/mm². La banda oblicua se extiende desde este cuadrante hacia la zona medionasal, donde se encontraron densidades cercanas a las 5.000 células/mm². Se observó la presencia de un pecten de tamaño reducido, ubicado dentro del cuadrante ventrotemporal y adyacente a las zonas de máxima densidad, encontrándose cerca del punto central de la retina.

Los perfiles retinianos evidencian que las zonas de máxima densidad no presentan una morfología de tipo fovea, es decir, no se encontró una depresión aguda de la superficie de la retina. La capa de células ganglionares (GCL) de la retina de la Gallina ciega presenta diferencias en su ancho, a lo largo del eje dorsoventral del hemisferio temporal (Figura 16B).

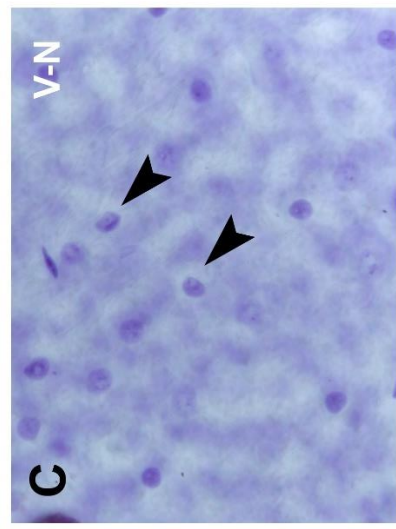
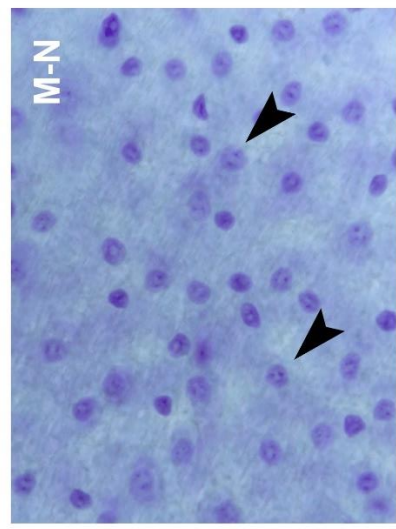
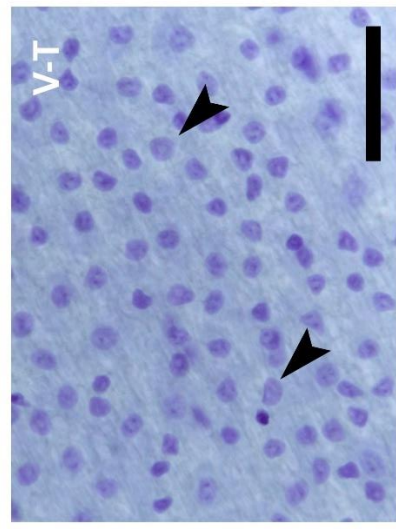
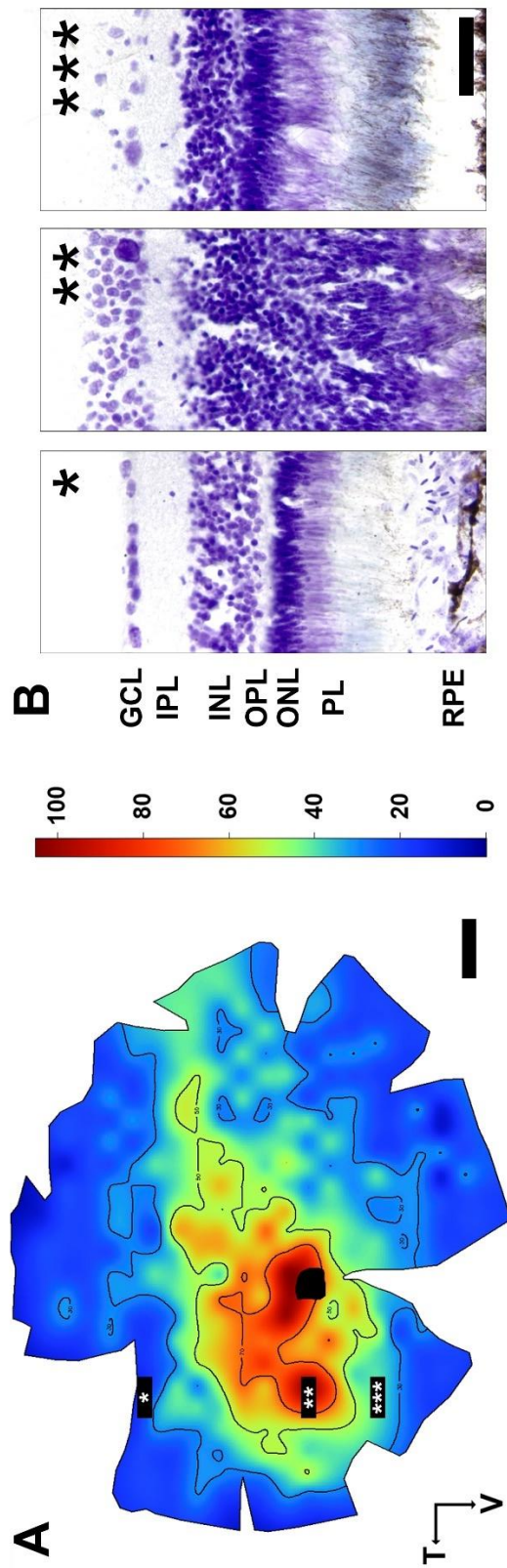


Figura 16 (página anterior): Detalle de la anatomía retiniana de la Gallina ciega. **A:** Mapa de isodensidad de RGCs (Figura 15), mostrando la ubicación de los perfiles retinianos señalados en el apartado siguiente. Escala = 2mm. **B:** Perfiles retinianos en el hemisferio temporal, el área donde se encuentra la máxima densidad de RGCs, para distintas posiciones en el eje dorsoventral: *: dorsal, **: medioventral, ***: ventral. GCL: ganglion cell layer, IPL: inner plexiform layer, INL: inner nuclear layer, OPL: outer plexiform layer, ONL: outer nuclear layer, PL: photoreceptor layer, RPE: retinal pigment epithelium. Escala = 50 µm. **C:** Densidad de RGCs en distintos cuadrantes de la retina; V-N: ventronasal (baja densidad de RGCs), M-N: medionasal (densidad media de RGCs), V-T: ventrotemporal (alta densidad de RGCs). Las flechas oscuras indican las RGCs. Escala = 20 µm. Modificado de (Salazar et al. 2019).

A su vez, se observa que capas más interiores de la retina, tales como las capas plexiformes interna (IPL) y externa (OPL), así como la capa de fotorreceptores (PL) presentan límites difusos en la zona de máxima densidad de RGCs (Figura 16B, **).

Estructura de las proyecciones retinianas.

El experimento de inyección de trazador anterógrado (CTB) permitió analizar las características de las proyecciones retinianas en tres ejemplares de Gallina ciega. Se encontraron abundantes marcas en las tres vías visuales descritas en las aves (Nieuwenhuys et al. 1998; Wylie et al. 2009): el sistema óptico accesorio, la vía tectofugal, y la vía tálamofugal, así como en otras proyecciones (Figura 17).

La gran mayoría de las proyecciones retinianas encontradas presentan una decusación completa, es decir, las proyecciones de la retina del ojo derecho alcanzan blancos en el hemisferio contralateral. Solamente se encontraron proyecciones ipsilaterales inmediatamente posteriores al ION, con fibras marcadas que presentan una morfología muy similar a la que se encuentra en las células ectópicas de este núcleo (Figura 18), por lo que se presume que aquellas forman parte de este sistema, tal como ha sido propuesto en otros modelos (Gutiérrez-Ibáñez et al. 2012; Krabichler et al. 2015).

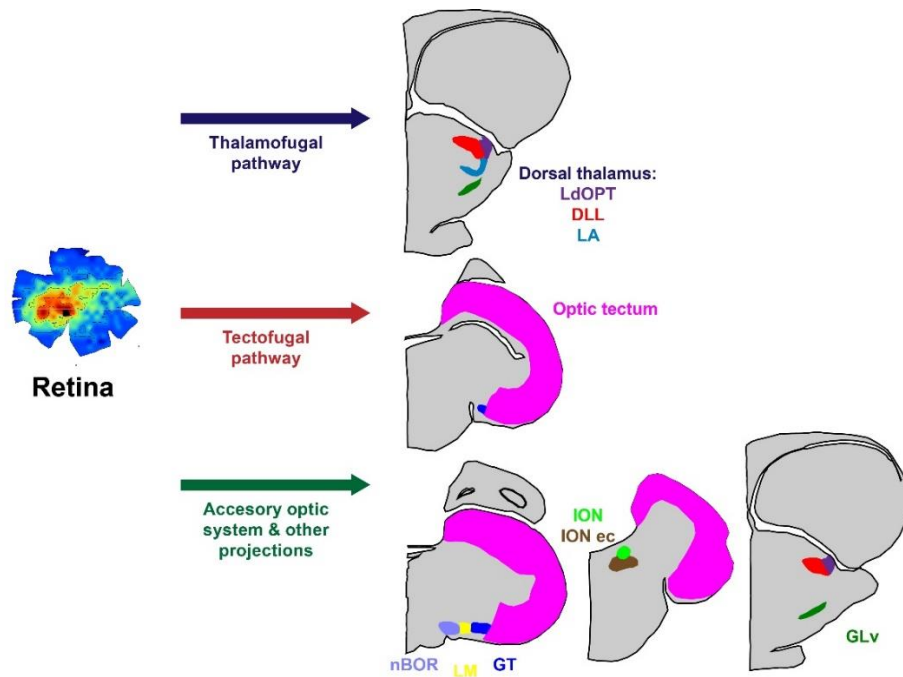


Figura 17: Hodología de las proyecciones retinianas de la Gallina ciega, reveladas por experimentos de inyección de un trazador anterógrado (CTB) en condiciones de saturación de las RGCs. En azul, la vía tálamo-fugal con sus respectivos blancos en el tálamo dorsal (LdOPT, DLL y LA). La vía roja muestra las proyecciones mesencefálicas (Tectum óptico). La vía verde muestra las proyecciones del sistema óptico accesorio (nBOR y LM), así como otras proyecciones retinianas (GT, ION y GLv). A la derecha, se muestran perfiles cerebrales representativos, los que contienen los núcleos y áreas señalados. LdOPT: Núcleo lateral dorsal óptico principal talámico. DLL: Núcleo dorsolateral anterior talámico. LA: Núcleo lateral anterior talámico. nBOR: Núcleo de la raíz óptica basal. LM: Núcleo lentiforme mesencefálico. GT: Tectal Grey. ION: Núcleo del istmo óptico. IONec: Células ectópicas del Núcleo del istmo óptico. GLv: Núcleo geniculado lateral ventral.

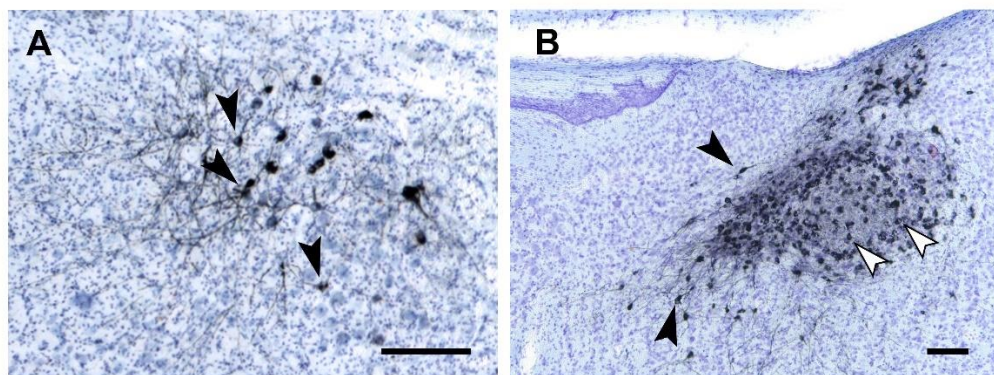


Figura 18: Anatomía de las únicas proyecciones retinianas ipsilaterales encontradas en los experimentos de inyección de trazador (CTB) en la Gallina ciega. **A:** Proyecciones ipsilaterales. **B:** Proyecciones contralaterales hacia el ION (flechas claras), y las células ectópicas de dicho núcleo (flechas oscuras). Escala = 100 μ m.

En la Figura 19 se muestra la extensión de las proyecciones visuales evidenciadas por la inyección del trazador en un ejemplar representativo.

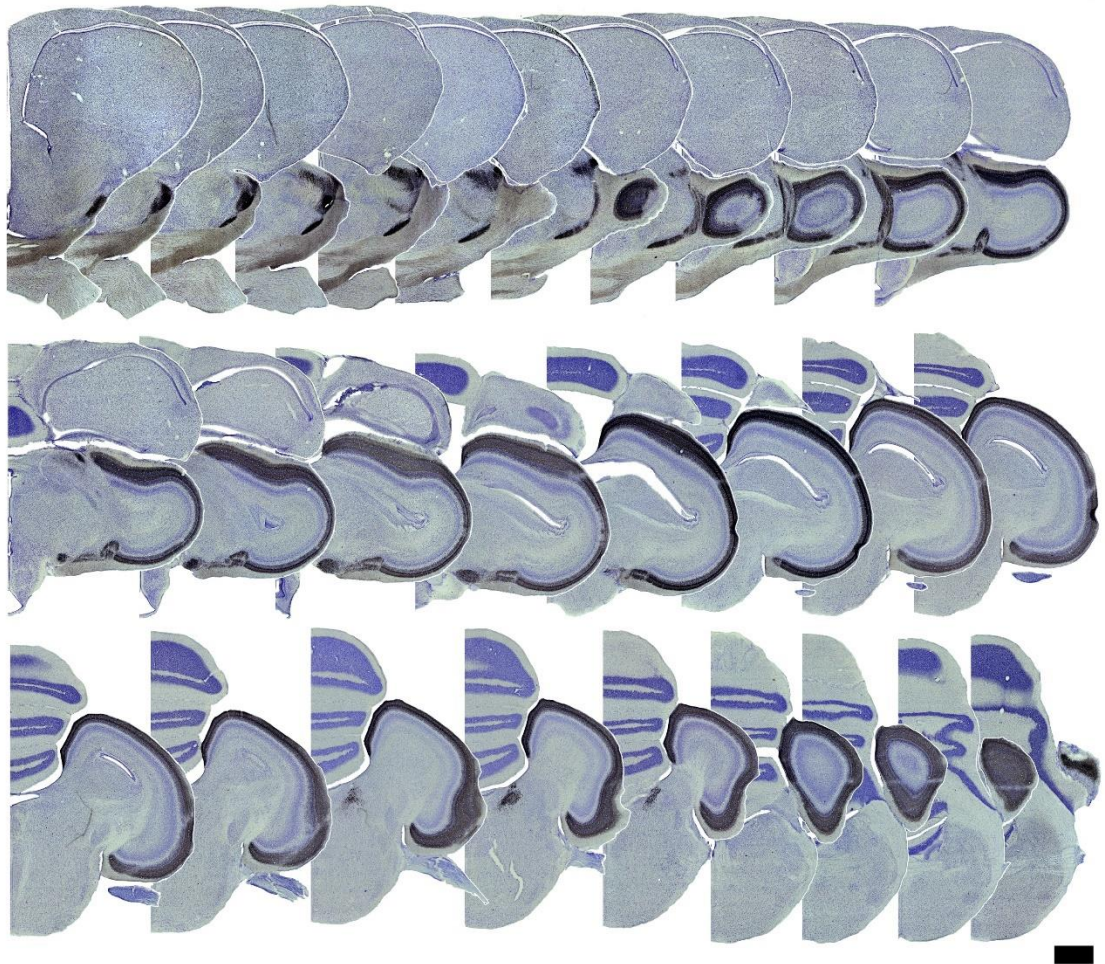


Figura 19: Proyecciones retinianas provenientes del ojo derecho, sobre diversos núcleos y zonas visuales de la Gallina ciega. Inmunohistoquímica contra CTB (trazador anterógrado inyectado en la retina), y contratinción Nissl. Escala = 1 mm. Izquierda y arriba: rostral. Derecha y abajo: caudal. Distancia entre cortes: 60 μ m. El hemisferio derecho no presenta marca, salvo en cortes inmediatamente posteriores al ION, los que muestran una zona de marca ipsilateral con células de anatomía congruente con las células ectópicas de aquel núcleo.

En este experimento se obtuvo una zona de captación parcial del trazador, lo que se evidencia por la ausencia de marca en porciones del TeO y el GLv. No obstante, se seleccionó este a causa de que los demás cerebros presentaron abundantes daños en el tejido, como consecuencia de su procesamiento. En ellos, la marca resultante muestra

que los resultados de este experimento no alteran significativamente el entendimiento de las proyecciones retinianas. La Figura 20 presenta una visión general de los núcleos y áreas que reciben proyecciones retinianas, delimitadas a través de este experimento.

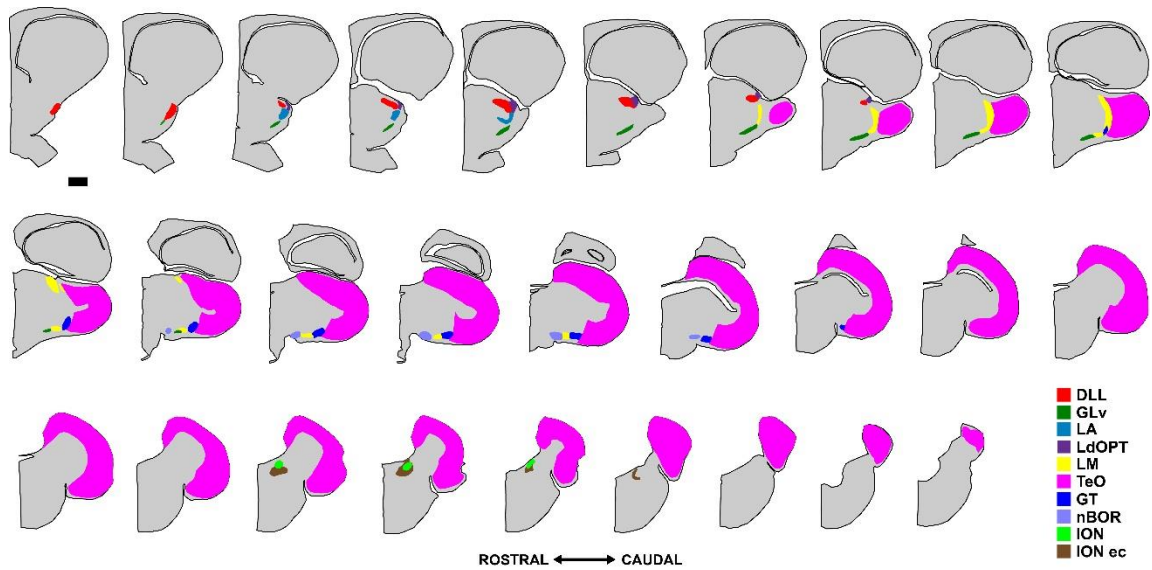


Figura 20: Reconstrucción de las estructuras retinorreceptoras en el cerebro de la Gallina ciega, a partir de la inyección de un trazador anterógrado (CTB) en la retina. Escala = 1 mm. LdOPT: Núcleo lateral dorsal óptico principal talámico. DLL: Núcleo dorsolateral anterior talámico. LA: Núcleo lateral anterior talámico. nBOR: Núcleo de la raíz óptica basal. LM: Núcleo lentiforme mesencefálico. TeO: Tectum óptico. GT: Tectal Grey. ION: Núcleo del istmo óptico. IONec: Células ectópicas del Núcleo del istmo óptico. GLv: Núcleo geniculado lateral ventral.

Por otra parte, las Figuras Figura 21 - Figura 29 detallan la macroestructura de las proyecciones visuales, en distintas posiciones representativas a lo largo del eje rostrocaudal.

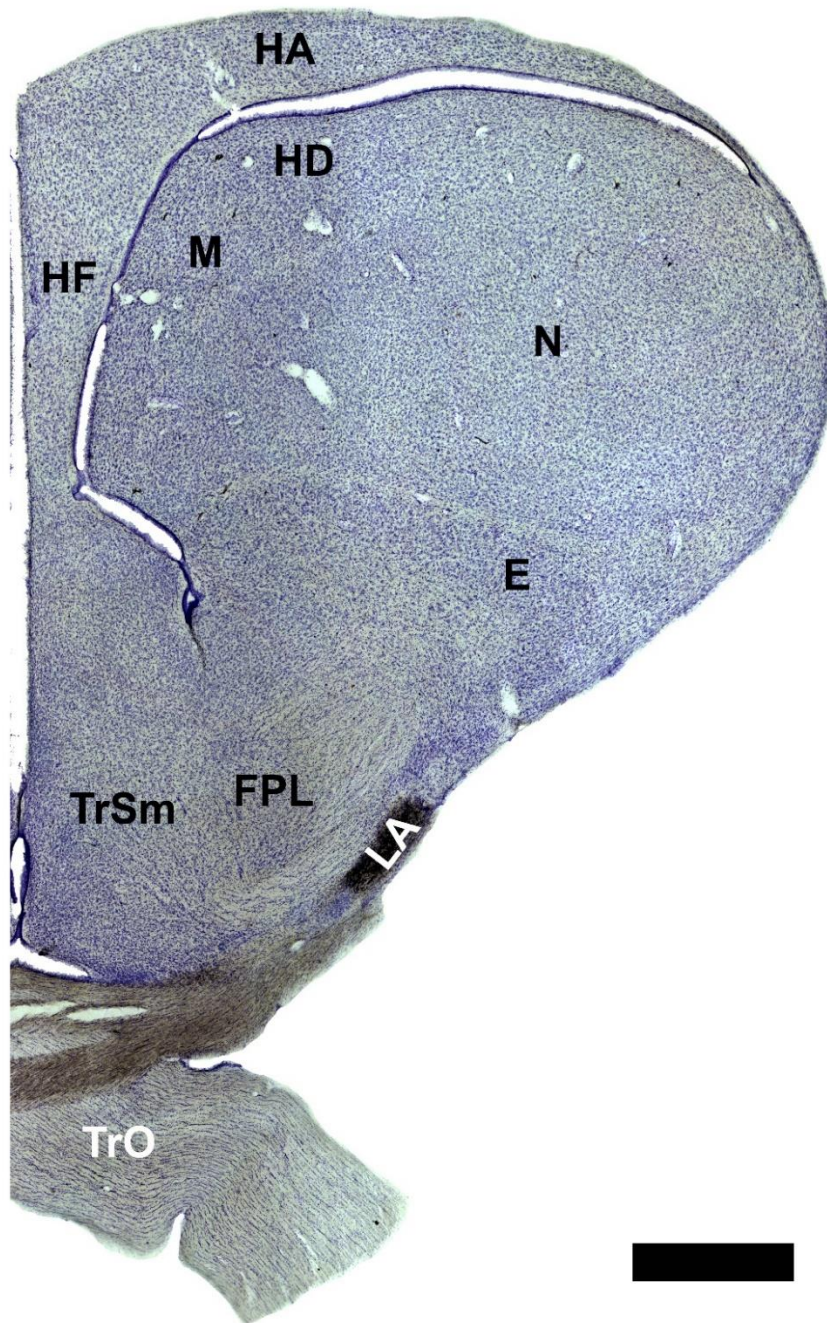


Figura 21. Macroestructura de las proyecciones retinianas, evidenciadas por la inyección de un trazador anterógrado (CTB, marca negra), sobre la porción rostral del cerebro de la Gallina ciega (corte coronal). Escala = 1 mm. TrO: Tracto óptico. LA: Núcleo lateral anterior talámico. E: Entopalio. N: Nidopalio. M: Mesopalio. FPL: Fascículo prosencefálico lateral. TrSM: Tracto septomesencefálico. HF: Formación hipocampal. HA: Hiperpalio apical. HD: Parte densocelular del hiperpalio.

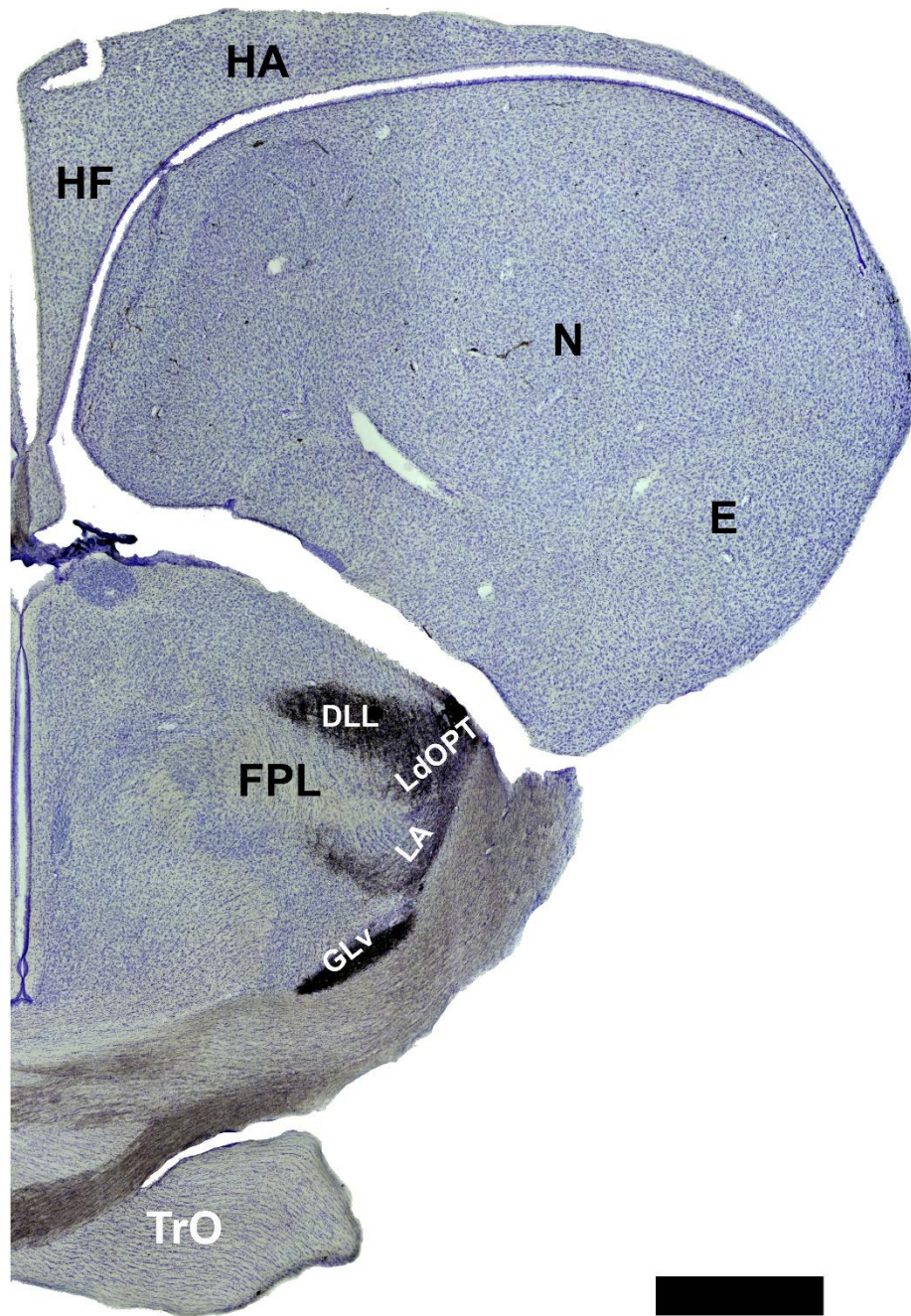


Figura 22: Macroestructura de las proyecciones retinianas, evidenciadas por la inyección de un trazador anterógrado (CTB, marca negra), sobre la porción rostral del cerebro de la Gallina ciega (corte coronal). Escala = 1 mm. TrO: Tracto óptico. GLv: Núcleo geniculado lateral ventral. LA: Núcleo lateral anterior talámico. LdOPT: Núcleo lateral dorsal óptico principal talámico. DLL: Núcleo dorsolateral anterior talámico. E: Entopalio. N: Nidopalio. FPL: Fascículo prosencefálico lateral. HF: Formación hipocampal. HA: Hiperpalio apical.

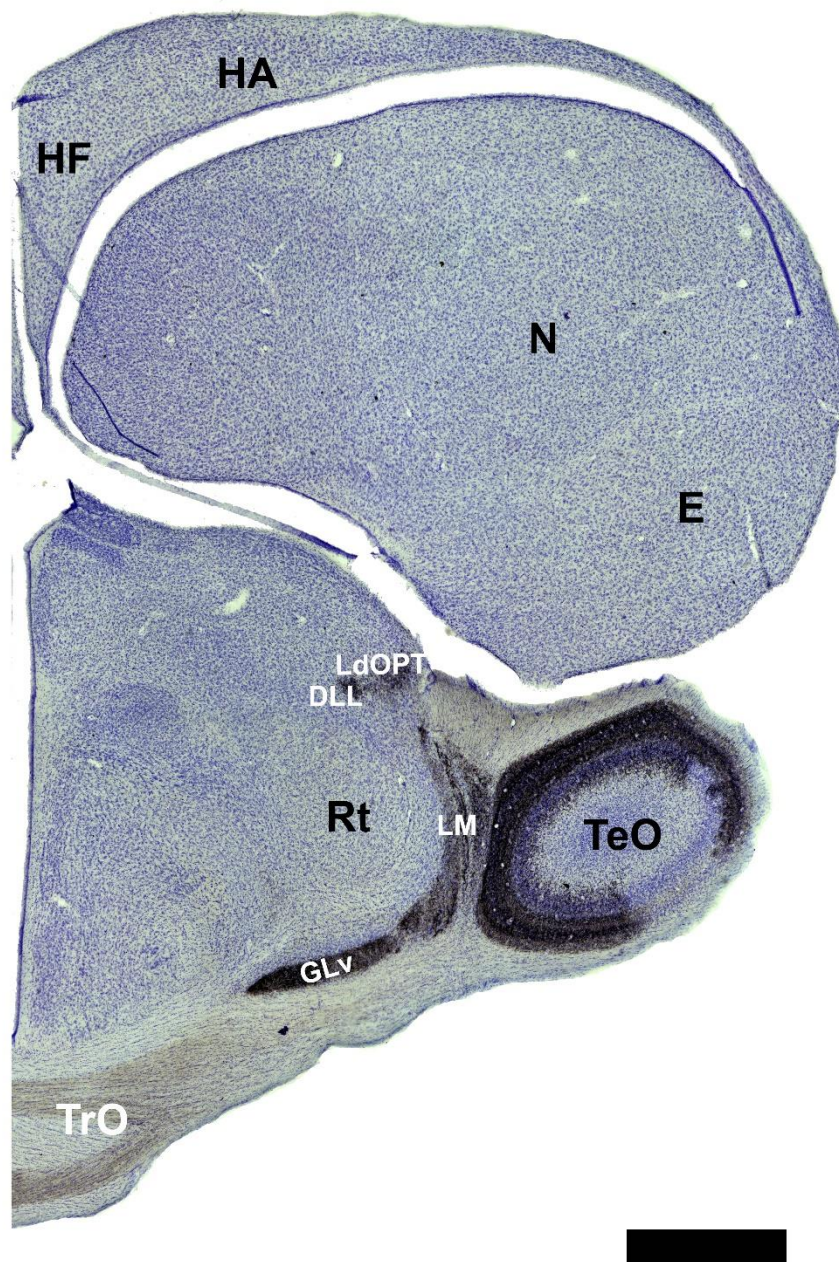


Figura 23: Macroestructura de las proyecciones retinianas, evidenciadas por la inyección de un trazador anterógrado (CTB, marca negra), sobre la porción medial del cerebro de la Gallina ciega (corte coronal). Escala = 1 mm. TrO: Tracto óptico. GLv: Núcleo geniculado lateral ventral. LM: Núcleo lentiforme mesencefálico. LdOPT: Núcleo lateral dorsal óptico principal talámico. DLL: Núcleo dorsolateral anterior talámico. E: Entopalio. N: Nidopalio. TeO: Tectum óptico. HF: Formación hipocampal. HA: Hiperpalio apical.

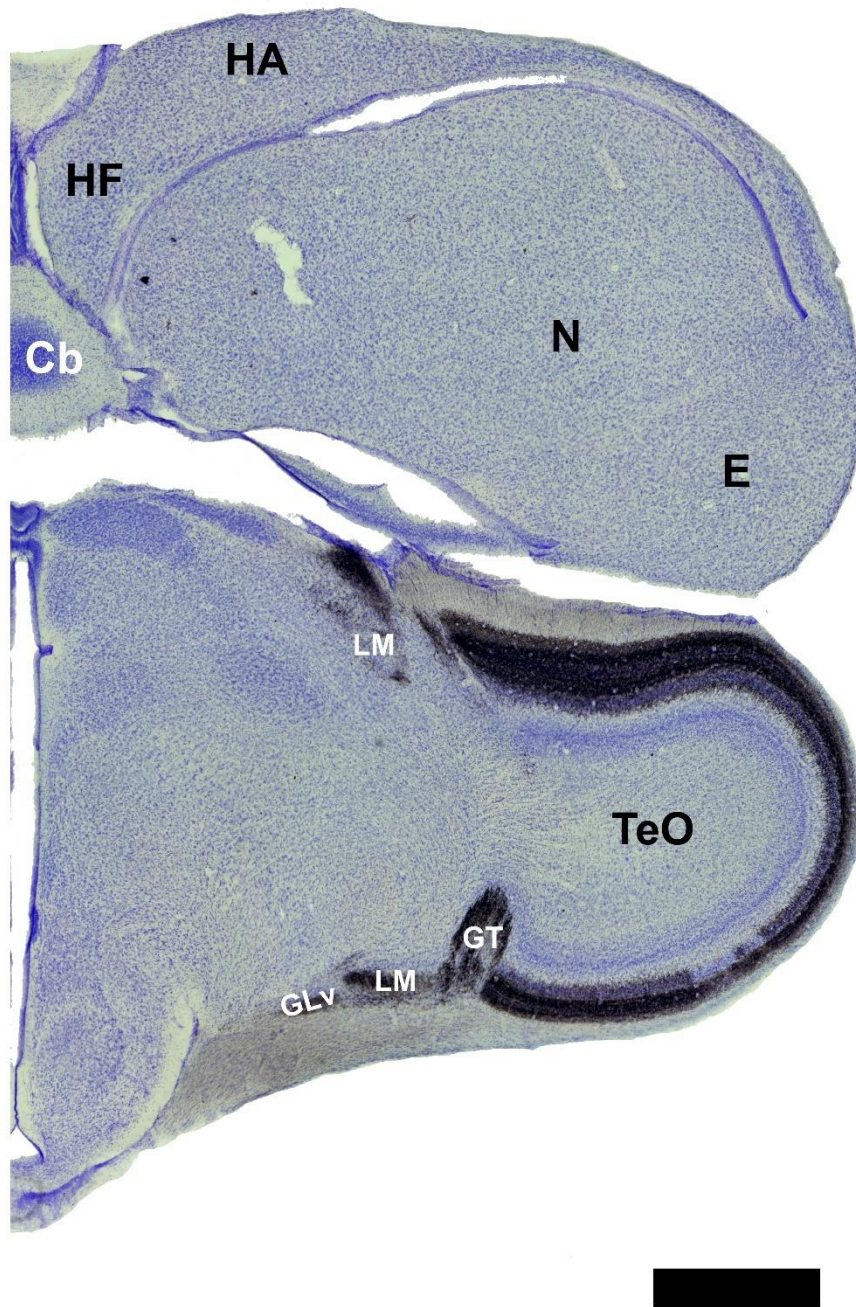


Figura 24: Macroestructura de las proyecciones retinianas, evidenciadas por la inyección de un trazador anterógrado (CTB, marca negra), sobre la porción medial del cerebro de la Gallina ciega (corte coronal). Escala = 1 mm. GLv: Núcleo geniculado lateral ventral. LM: Núcleo lentiforme mesencefálico GT: Tectal gray. E: Entopalio. N: Nidopalio. TeO: Tectum óptico. HF: Formación hipocampal. HA: Hiperpalio apical. Cb: Cerebelo.

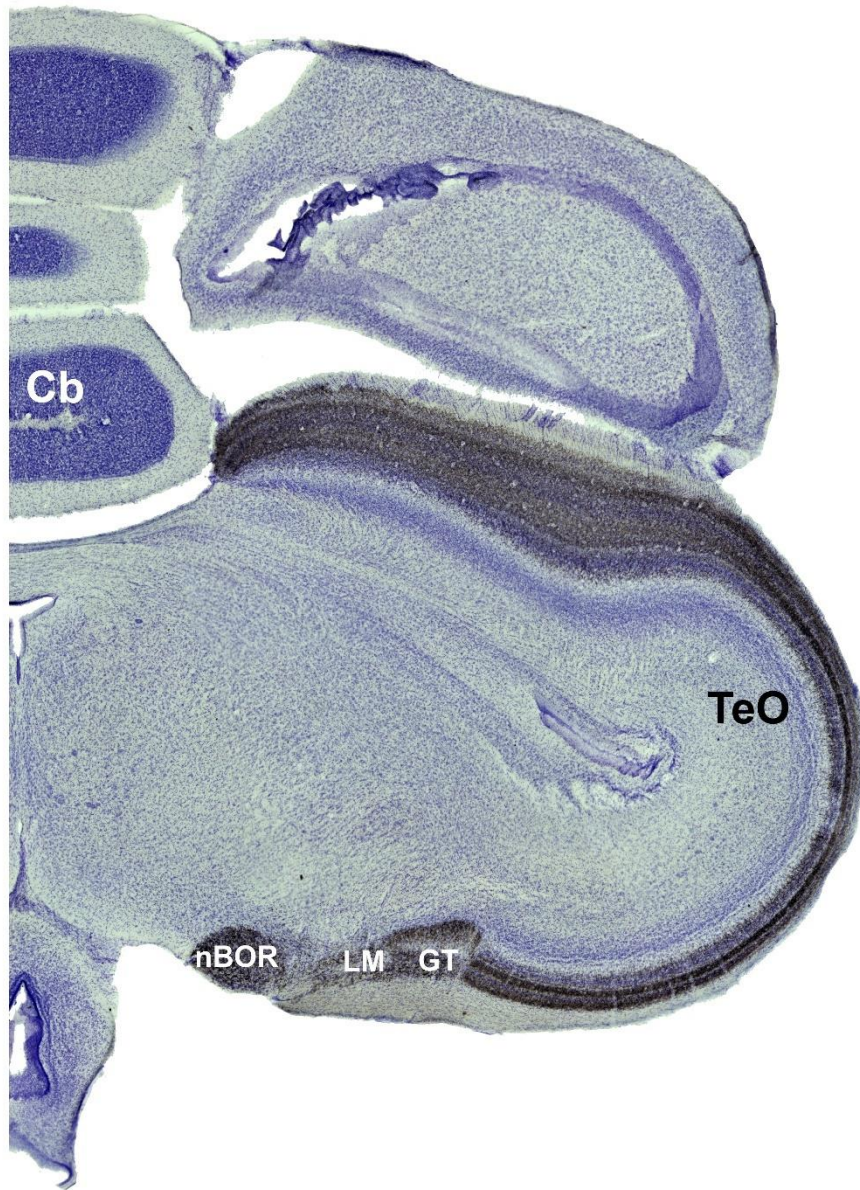


Figura 25: Macroestructura de las proyecciones retinianas, evidenciadas por la inyección de un trazador anterógrado (CTB, marca negra), sobre la porción medial del cerebro de la Gallina ciega (corte coronal). Escala = 1 mm. nBOR: Núcleo de la raíz óptica basal. LM: Núcleo lentiforme mesencefálico GT: Tectal gray. E: Entopallio. N: Nidopallio. TeO: Tectum óptico. HF: Formación hipocampal. HA: Hiperpallio apical. Cb: Cerebelo.

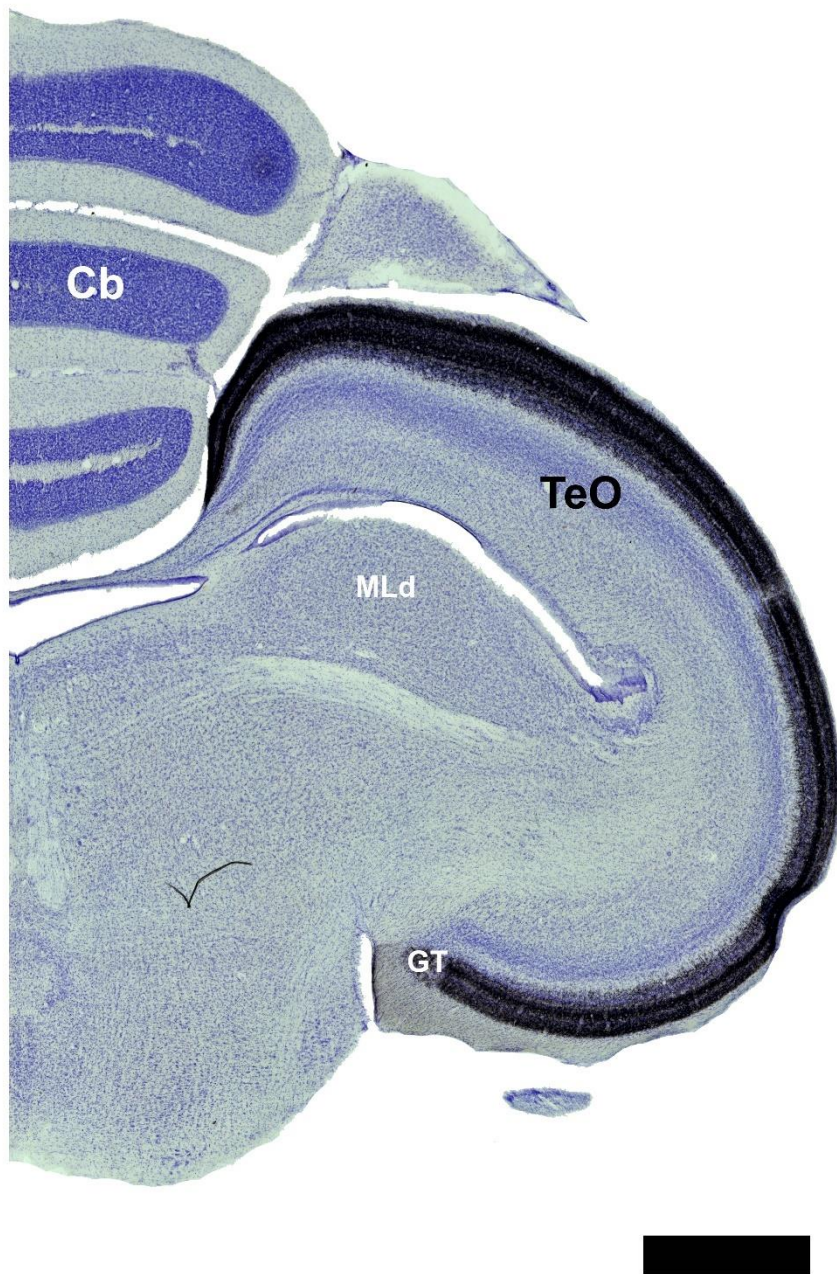


Figura 26: Macroestructura de las proyecciones retinianas, evidenciadas por la inyección de un trazador anterógrado (CTB, marca negra), sobre la porción medial del cerebro de la Gallina ciega (corte coronal). Escala = 1 mm. GT: Tectal gray. TeO: Tectum óptico. MLd: Núcleo mesencefálico lateral dorsal. Cb: Cerebelo.

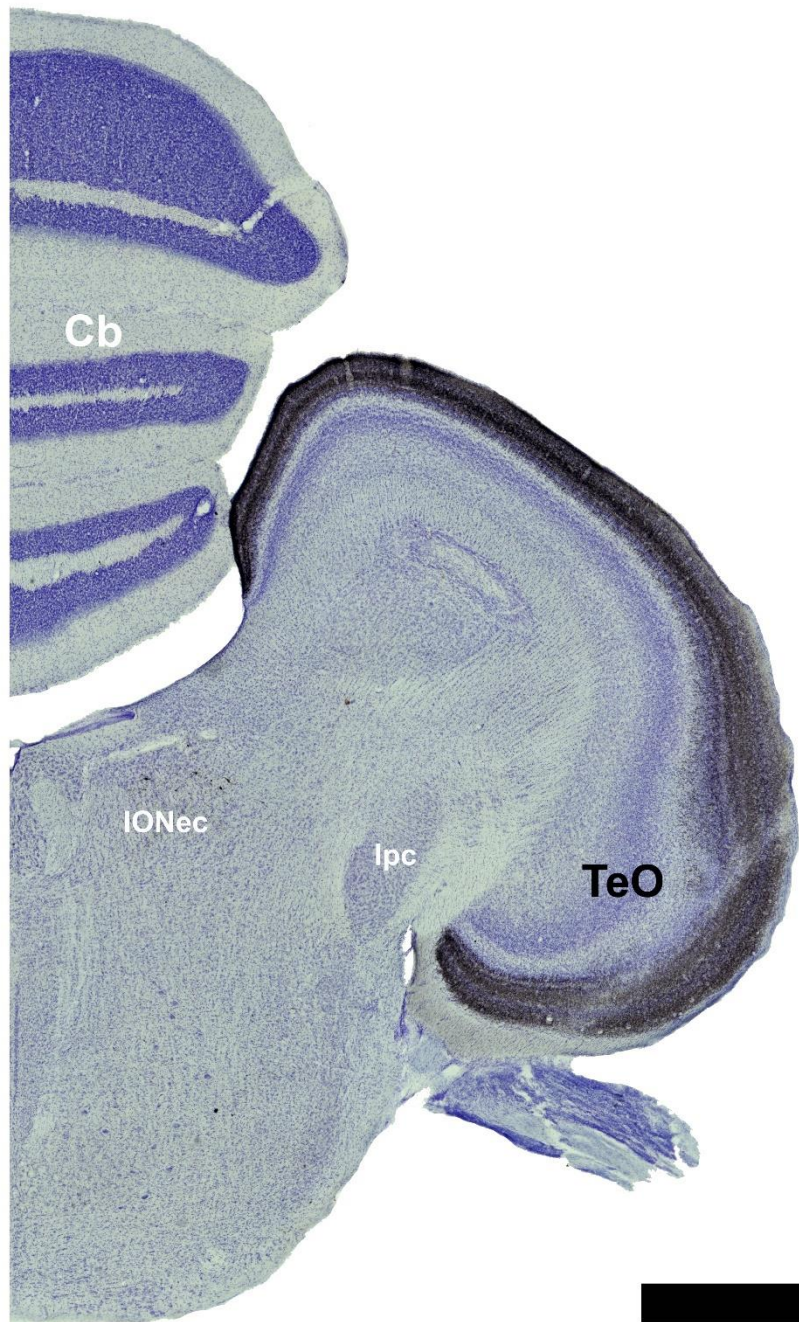


Figura 27: Macroestructura de las proyecciones retinianas, evidenciadas por la inyección de un trazador anterógrado (CTB, marca negra), sobre la porción medial del cerebro de la Gallina ciega (corte coronal). Escala = 1 mm. Ipc: Núcleo del istmo, par parvocelular. IONec: Células ectópicas del Núcleo del istmo óptico. TeO: Tectum óptico. Cb: Cerebelo.

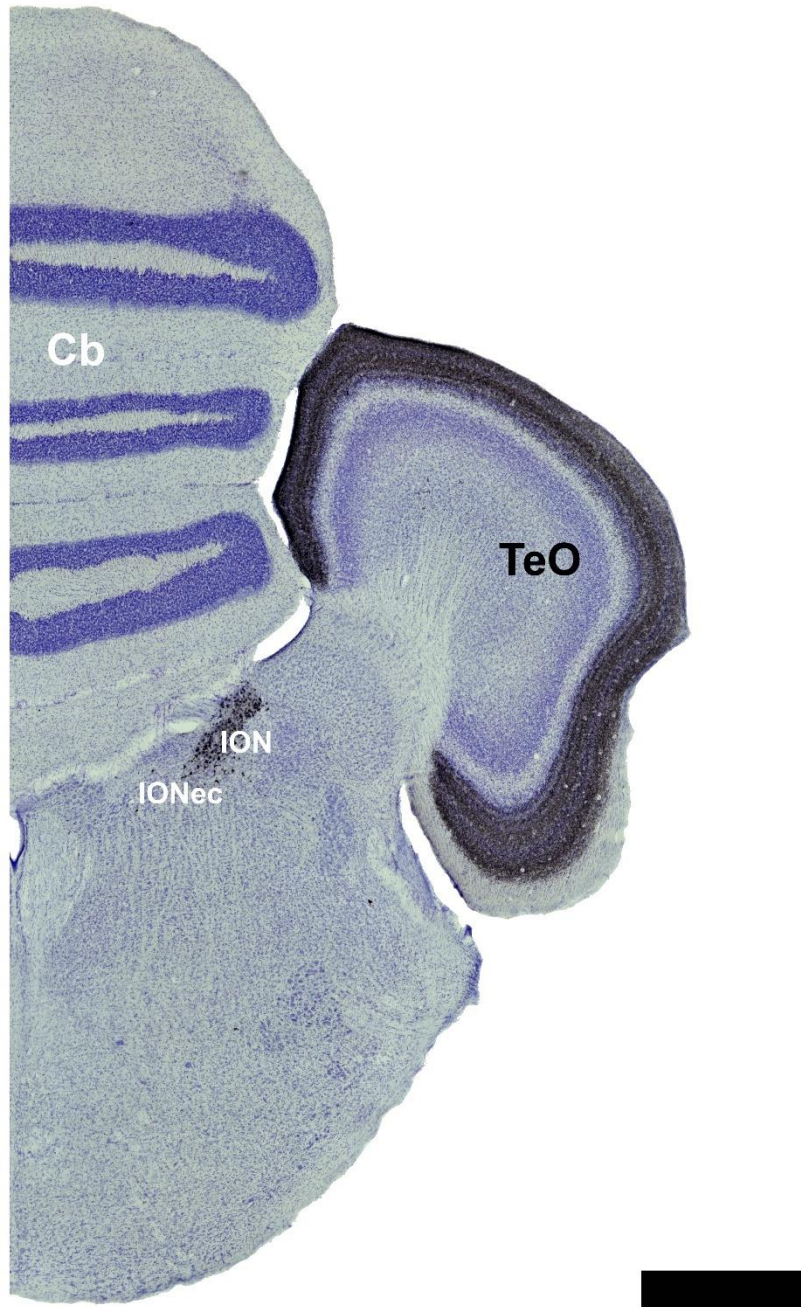


Figura 28: Macroestructura de las proyecciones retinianas, evidenciadas por la inyección de un trazador anterógrado (CTB, marca negra), sobre la porción medial del cerebro de la Gallina ciega (corte coronal). Escala = 1 mm. ION: Núcleo del istmo óptico. IONec: Células ectópicas del Núcleo del istmo óptico. TeO: Tectum óptico. Cb: Cerebelo.

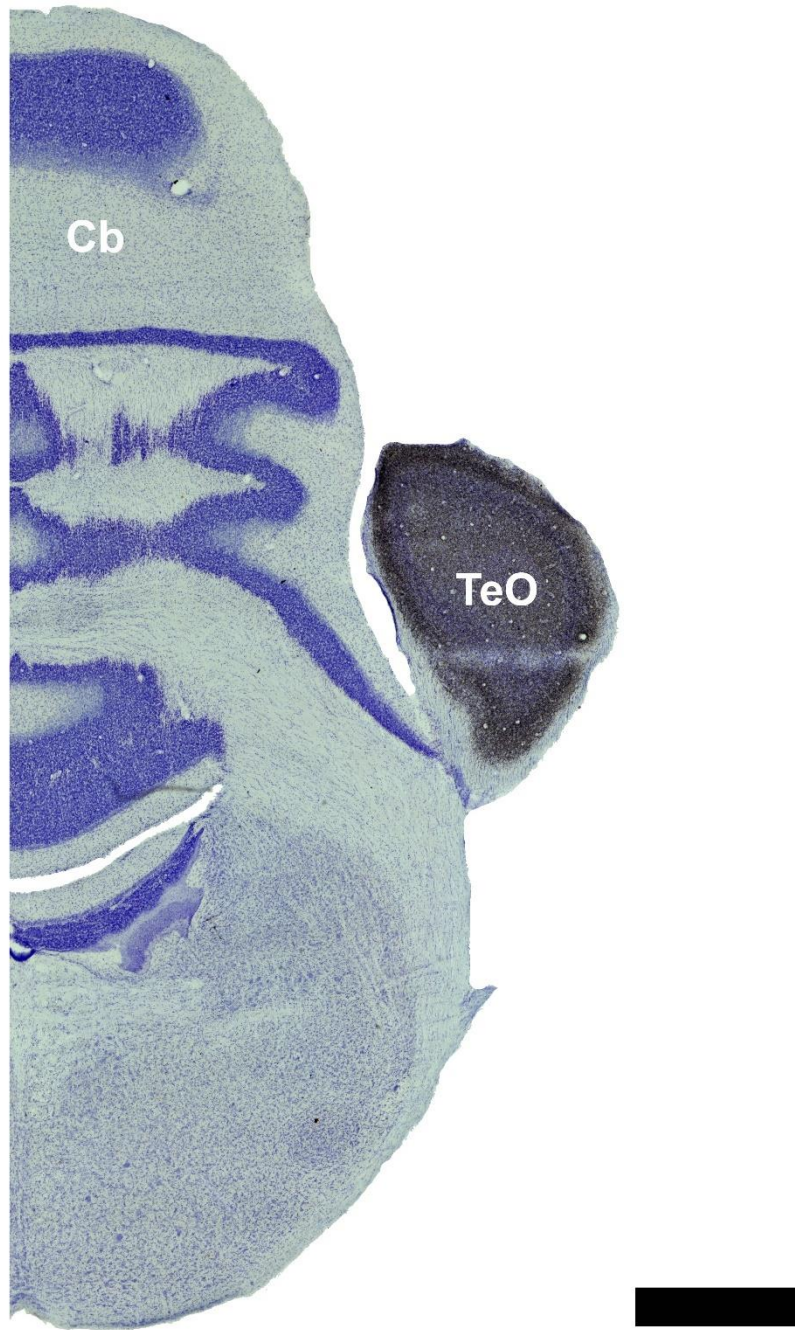


Figura 29: Macroestructura de las proyecciones retinianas, evidenciadas por la inyección de un trazador anterógrado (CTB, marca negra), sobre la porción posterior del cerebro de la Gallina ciega (corte coronal). Escala = 1 mm. TeO: Tectum óptico. Cb: Cerebelo.

Estructura de los núcleos visuales.

Los núcleos retinorecipientes de la vía tálamofugal presentan una complejidad estructural y tamaño mediano, en comparación con otras aves nocturnas. Las proyecciones retinianas evidenciadas por la inyección del trazador son abundantes, y alcanzan diversos núcleos del tálamo dorsal: LdOPT (Núcleo lateral dorsal óptico principal talámico), DLL (Núcleo dorsolateral anterior talámico), así como el LA (núcleo lateral anterior talámico).

Al observar el LdOPT, se aprecia un núcleo denso, con gran cantidad de células marcadas. Este núcleo presenta un límite bien definido, así como un área de menor densidad que bordea el tálamo dorsolateral, la que se extiende hacia secciones posteriores. El DLL es más extenso que el LdOPT, aunque presenta una menor densidad. Aquel núcleo se encuentra en una posición más ventral que el LdOPT, extendiéndose hacia la línea media, sector en el que es atravesado por múltiples fibras no marcadas. El LA presenta una posición lateral, con una citoarquitectura similar a la del LdOPT; una zona densa y bien delimitada, con un conjunto de células y fibras dispersas. Este núcleo se encuentra en una posición más rostral que los anteriores, y en cortes más caudales es seguido por el Núcleo rotundo (Rt), parte de la vía tectofugal (que no presenta marca en este experimento). Otras zonas del tálamo dorsal no reciben proyecciones marcadas (Karten et al. 1973).

En la Figura 30 (Salazar 2015) se presenta el detalle de la anatomía del tálamo dorsal.

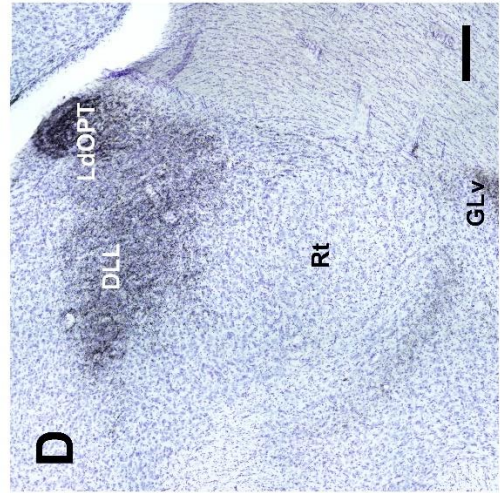
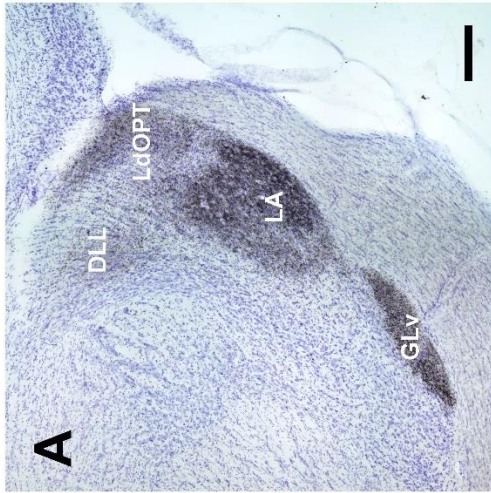
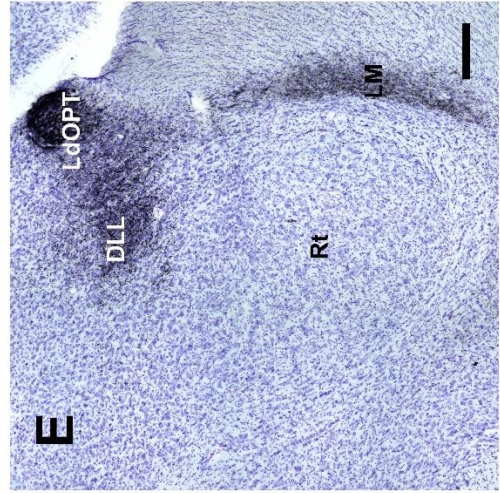
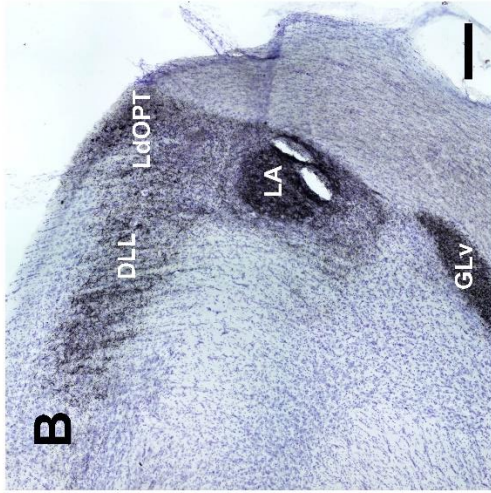
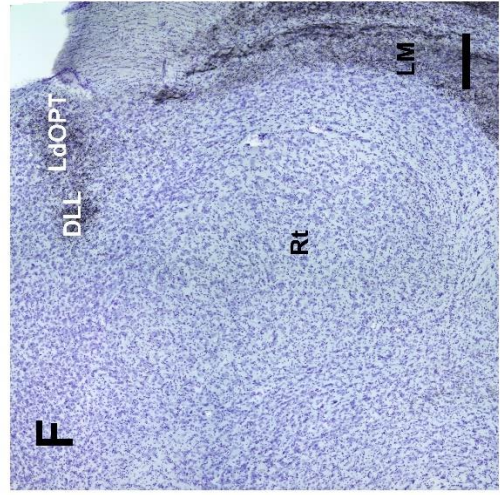
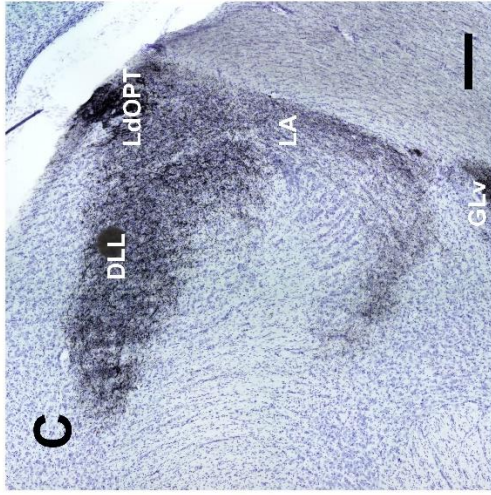


Figura 30 (página anterior): Anatomía general del tálamo dorsal de la Gallina ciega, evidenciando las proyecciones retinianas de la vía tálamofugal, mediante inyección de un trazador anterógrado (CTB, marca negra). Izquierda y arriba: rostral. Derecha y abajo: caudal. Escala = 200 μ m. GLv: Núcleo geniculado lateral ventral. LM: Núcleo lentiforme mesencefálico. LdOPT: Núcleo lateral dorsal óptico principal talámico. DLL: Núcleo dorsolateral anterior talámico. LA: Núcleo lateral anterior talámico. Rt: Núcleo rotundo. Modificado de (Salazar 2015).

Con respecto a la vía tectofugal, se encontró una muy abundante cantidad de fibras retinianas que terminan en el Tectum óptico (TeO), abarcando toda su extensión mediolateral (véase desde las figuras Figura 23 hasta la Figura 29, y la Figura 31).

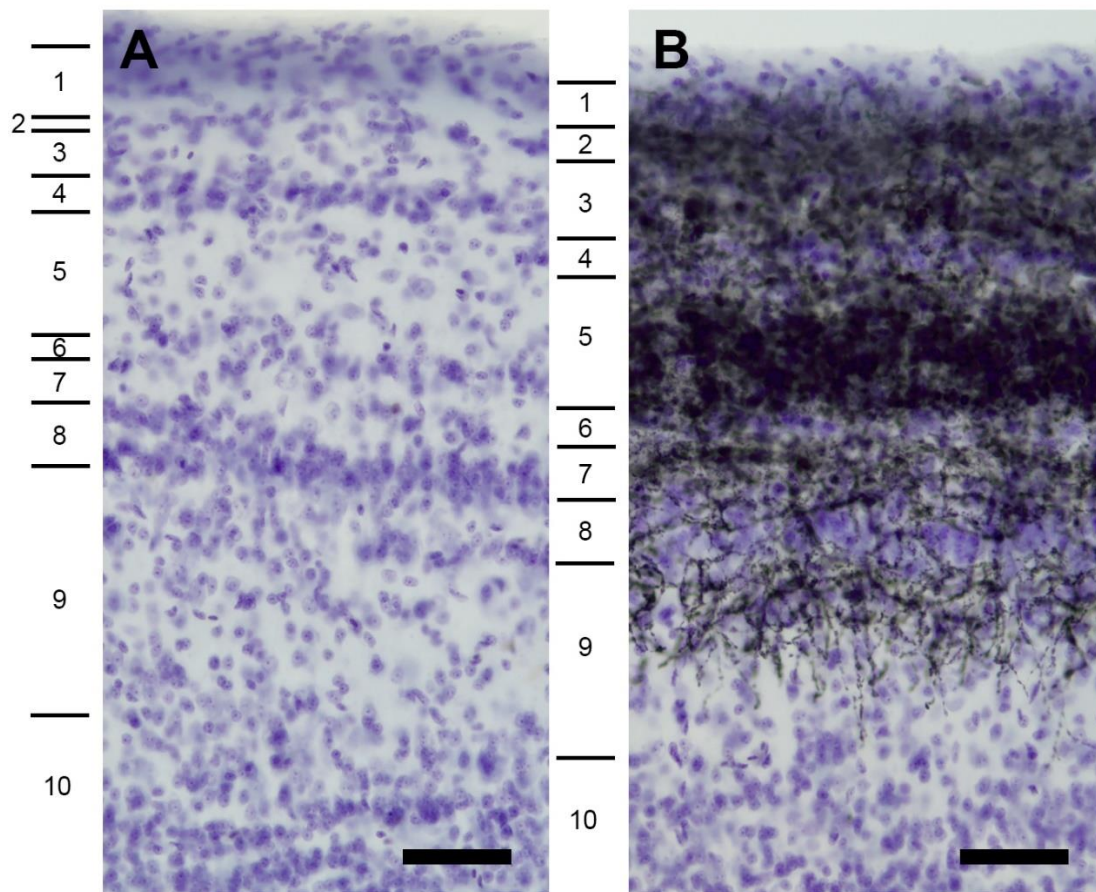


Figura 31: Anatomía de las proyecciones retinianas sobre el Tectum óptico de la Gallina ciega, evidenciadas por la inyección de un trazador anterógrado (CTB, marca negra). A: TeO ipsilateral, sin marca. B: TeO contralateral, con abundante marca, la que abarca las capas retinorecipientes, además de capas más profundas (llegando hasta la capa 9). Los rótulos laterales indican las capas del TeO. Escala = 100 μ m. Modificado de (Salazar 2015).

Las proyecciones retinianas alcanzan la capa 9 del Tectum óptico (Figura 32). Estas proyecciones profundas se encuentran distribuidas homogéneamente a lo largo del todo el TeO, sin observarse sectores de penetración más superficial de dichas fibras.

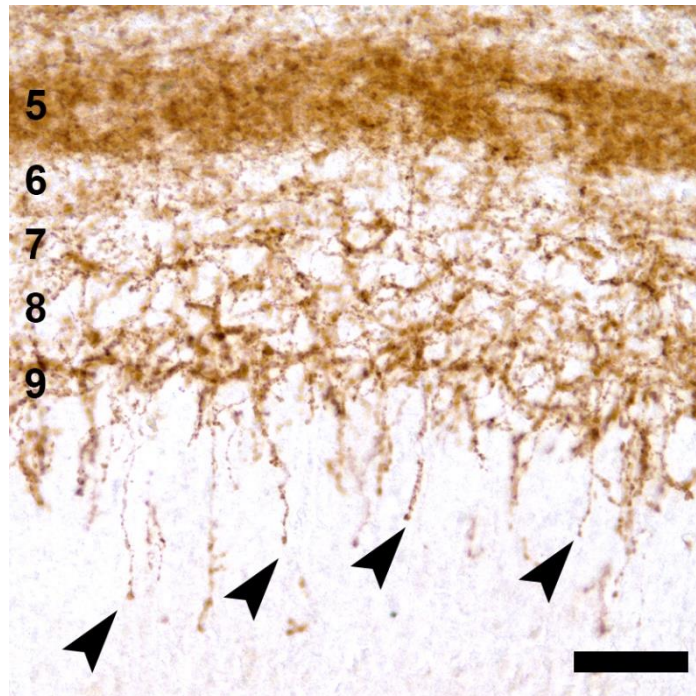


Figura 32: Anatomía de las proyecciones retinianas profundas sobre el TeO de la Gallina ciega, evidenciadas por la inyección de un trazador anterógrado en la retina (CTB, marca café -sin níquel-). Los números a la derecha señalan las capas del TeO. Cada flecha oscura muestra una fibra representativa de estas proyecciones, las que se encuentran distribuidas a lo largo de todo el TeO. Escala = 50 μ m. Modificado de (Salazar 2015).

Por otra parte, se aprecia la existencia de un engrosamiento dorsal en el TeO anterior, en todas las muestras analizadas (Figura 33 y Figura 34). Esto sucede de forma tal que se conserva el ancho relativo de cada capa, aun cuando el ancho total del TeO varía entre distintas porciones de este; dorsal, medial y ventral (Figura 35). El engrosamiento observado se aprecia tanto en las capas retinorecipientes como en el resto de las capas tectales.

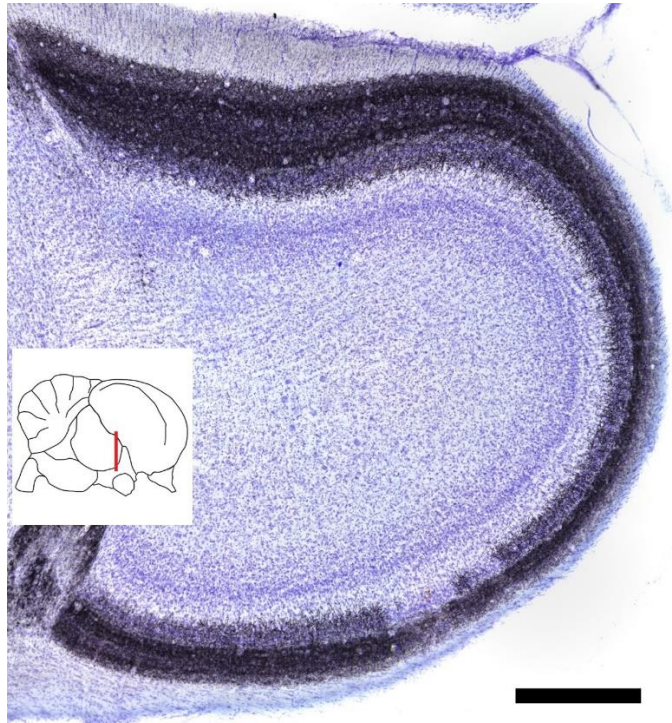


Figura 33: Anatomía del TeO de la Gallina ciega, evidenciando el engrosamiento del TeO en la porción dorsal. El inserto muestra en rojo la posición relativa del corte presentado. Escala = 500 μ m.

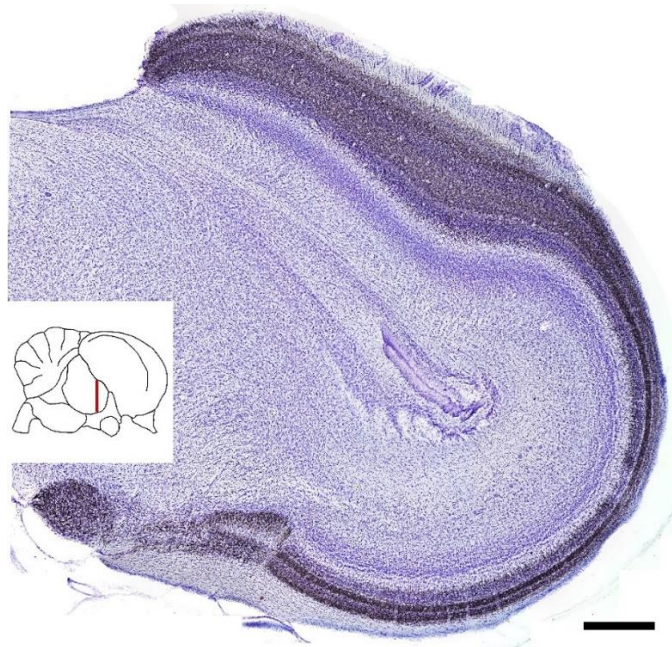


Figura 34: Anatomía del TeO de la Gallina ciega, evidenciando el engrosamiento del TeO en la porción dorsal. El inserto muestra en rojo la posición relativa del corte presentado. Escala = 500 μ m.

Por otra parte, la zona en la que se aprecia este engrosamiento corresponde a la porción del TeO que recibe proyecciones retinianas correspondientes al campo visual dorsal y nasal (Figura 35C).

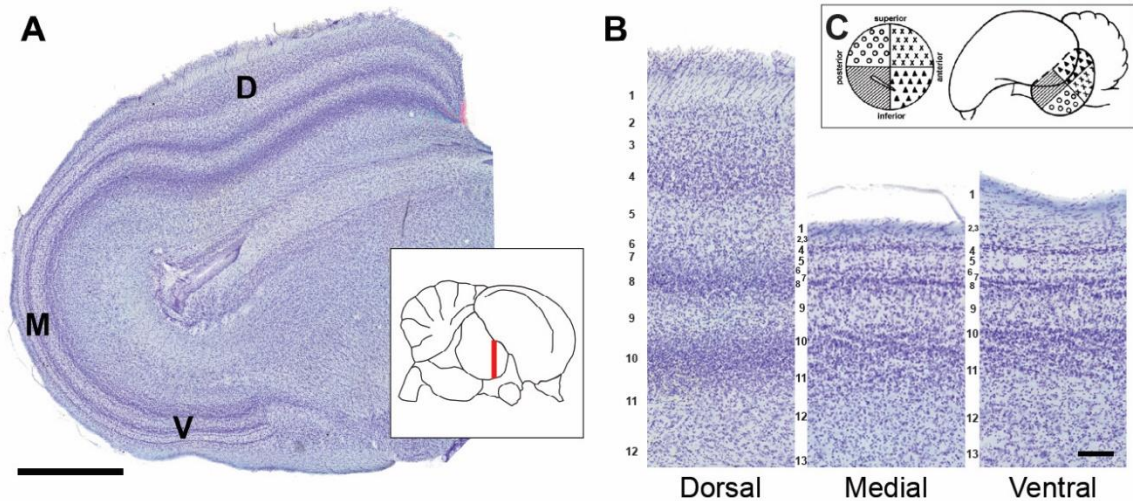


Figura 35: Engrosamiento del TeO de la Gallina ciega. **A:** Tectum anterior (tinción de Nissl), mostrando en rojo la posición relativa del corte en el inserto. D: Dorsal. M: Medial. V: Ventral. Escala = 1 mm. **B:** Comparación de las capas del TeO en las distintas posiciones, a una misma altura (anterior) en el eje rostrocaudal. Escala = 100 μ m. **C:** Proyecciones retinotópicas sobre el TeO de una paloma, *Columba livia*, modificado de (Wylie et al. 2009). Modificado de (Salazar 2015).

Este hallazgo fue analizado a través de un estudio estereológico exploratorio, en el cual se estimó el volumen de cada territorio tectal (dorsal, medial y ventral) para el TeO rostral, medial y caudal, mediante el método de Cavalieri (Figura 36). Este análisis sugiere que, en la zona rostral, el volumen de la zona dorsal del TeO es mayor que aquel de las zonas medial y ventral. Por otra parte, el volumen del TeO no presenta diferencias. Sin embargo, en la zona caudal, el volumen del TeO ventral es mayor que sus contrapartes, lo que puede relacionarse a otro posible engrosamiento tectal encontrado en esta zona (Figura 27).

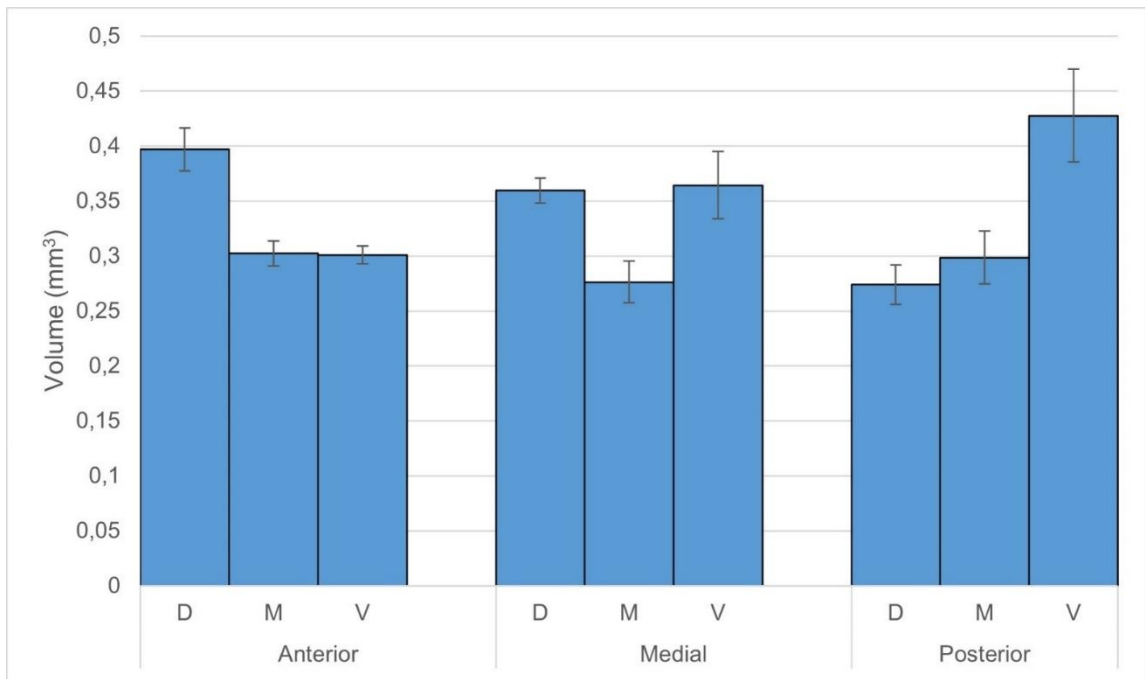


Figura 36: Estimación volumétrica exploratoria para los nueve cuadrantes del TeO de la Gallina ciega, mediante el método de Cavalieri. Promedio y desviación estándar (barras), n=2.

OE2. Describir la anatomía del sistema táctil facial de la Gallina ciega, enfocándose en la anatomía de los mecanorreceptores trigeminales del sistema de cerdas rictales y la determinación de los blancos, la distribución y el tamaño relativo de sus proyecciones hacia los núcleos sensoriales posteriores (núcleos trigeminales).

Macroestructura del sistema de cerdas rictales.

La medición de las características anatómicas de las cerdas rictales (longitud expuesta y ancho en la base) en ejemplares recientemente eutanasiados y muestras de museo, sugiere la existencia de una relación entre la posición de las plumas en el eje rostrocaudal y aquellas variables, observándose su aumento hacia el extremo caudal (Figura 37). Por otra parte, los resultados muestran un aumento de la varianza, en ambas variables, hacia el extremo caudal.

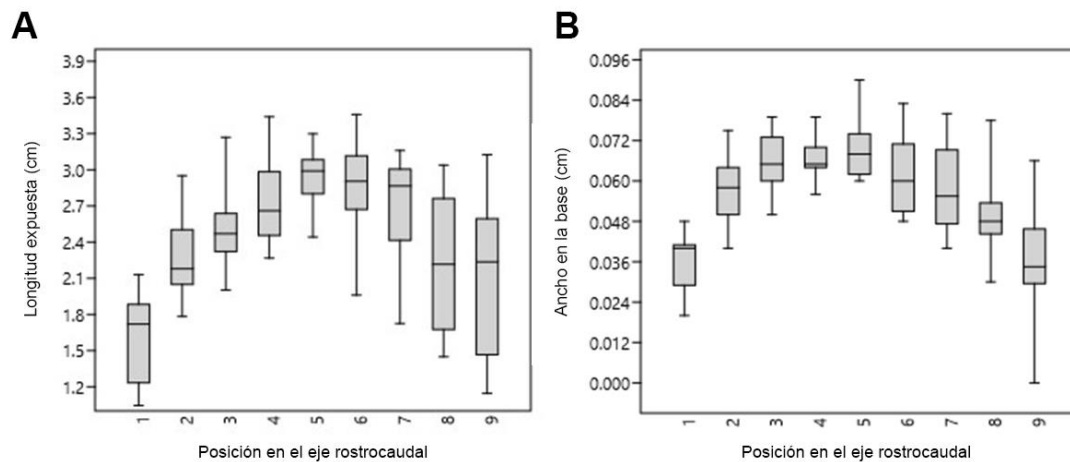


Figura 37: Anatomía de las cerdas rictales de diez ejemplares de Gallina ciega (dos ejemplares analizados antes de los experimentos, y ocho ejemplares provenientes de la colección del MNHN). **A:** Longitud expuesta de cada cerda. **B:** Ancho en la base de cada cerda. Se expresa el rango, mediana y error estándar. Incerteza de la medición: 0.005 cm.

Los ejemplares estudiados presentan en promedio 8,3 cerdas rictales ($n=10$, desviación estándar de 0,86), con diferencias en la cantidad (promedio) de cerdas a la derecha (8,1) y a la izquierda (8,5), las que no resultan estadísticamente significativas (test de Student, $t=-1,0366$, $p=0,31509$). Por otra parte, la longitud expuesta de las cerdas presentó diferencias entre machos (2,64 cm) versus hembras (2,39 cm), la que resultó estadísticamente significativa (test de Student, $t=2,3249$, $p=0,021983$). Sin embargo, la diferencia que existe entre la longitud del cráneo entre ambos sexos (en promedio, 47,01 versus 45,04) no resulta estadísticamente significativa (test de Mann-Whitney, $z=-0,86603$, $p=0,38648$), lo que sugiere que esta característica no correspondería a la causa de la diferencia observada en la longitud expuesta de las cerdas.

Histología folicular de las cerdas rictales.

El análisis de los cortes teñidos con hematoxilina eosina evidenció la presencia de abundantes grupos de Corpúsculos de Herbst dispuestos lateralmente a las cerdas rictales, a lo largo del eje rostrocaudal, con un diámetro comprendido entre los 5 y 10 μm (Figura 38). Estos grupos presentaron de 1 a 8 corpúsculos (Figura 39), distribuidos lateralmente a cada folículo de la cerda. No se encontraron Corpúsculos dentro de los tejidos adyacentes (dermis, músculo y hueso), ya que solamente se encontraron estas estructuras formando grupos inmediatamente circunscritos a las cerdas rictales. A su vez, tampoco se encontraron otros tipos de elementos mecanorreceptores (como Corpúsculos de Grandry).

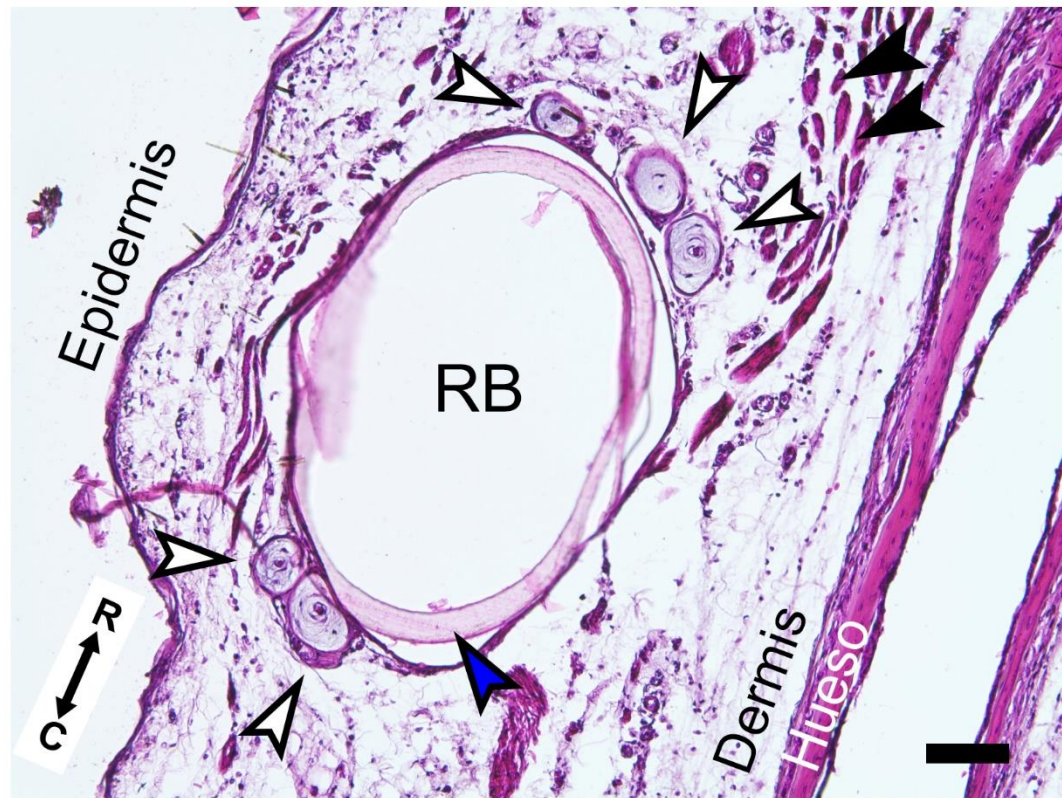


Figura 38: Histología de las Cerdas Rictales (Rictal Bristles, RBs) y sus tejidos adyacentes, en la Gallina ciega. Vista general, mostrando la presencia de Corpúsculos de Herbst (denotados por las flechas blancas), los que se disponen a lo largo del eje rostrocaudal de la mandíbula (arriba: anterior-medial, abajo: posterior-lateral), de forma lateral a cada cerda. Flechas negras: fibras musculares. Flecha azul: borde de la cerda. RB: lumen de la cerda. R: Rostral. C: Caudal. Escala = 10 μ m.

La presencia de estos manojos de corpúsculos restringidos únicamente a la base de cada cerda es congruente con un rol mecanorreceptor de las cerdas rictales en la Gallina ciega.

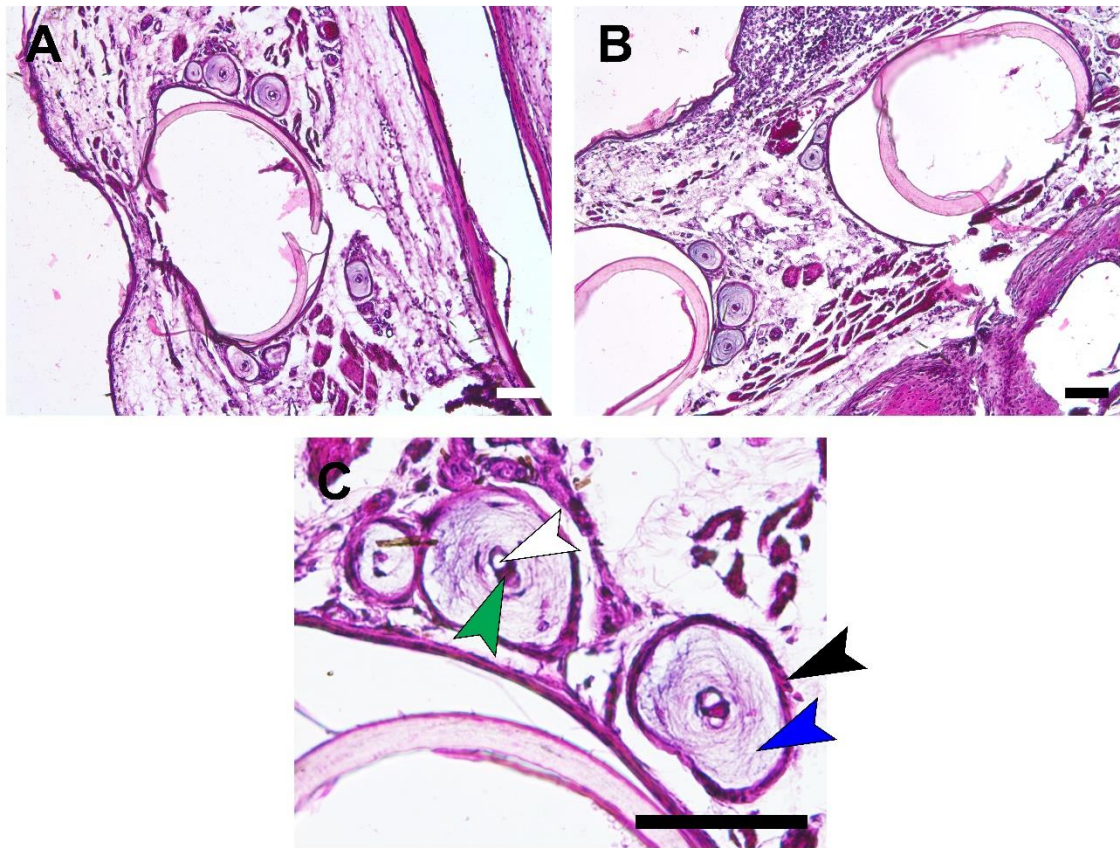


Figura 39: Distintas vistas de las cerdas rictales de la Gallina ciega, mostrando la presencia de Corpúsculos de Herbst dispuestos lateralmente a cada cerda. **A y B:** Vistas generales de cortes de cerdas rictales. **C:** Detalle de un grupo de Corpúsculos de Herbst. Flecha oscura: Cápsula externa. Flecha azul: Núcleo externo. Flecha blanca: Núcleo interno. Flecha verde: columna de células del núcleo interno, sensu (Berkhoudt 1979). Escala = 10 μ m.

Estructura de las proyecciones ascendentes de las cerdas rictales.

Se encontraron abundantes fibras y terminales marcados en distintas zonas del sistema trigeminal en el cerebro posterior, tales como el Núcleo Principal del Trigémino (PrV), varios núcleos del Tracto Trigeminal descendente: nTTDc (Núcleo del tracto trigeminal descendente, par caudal), nTTDi (Núcleo del tracto trigeminal descendente, par interpolar) y nTTDo (Núcleo del tracto trigeminal descendente, par oral), así como en los segmentos cervicales de la médula espinal (Figura 40).

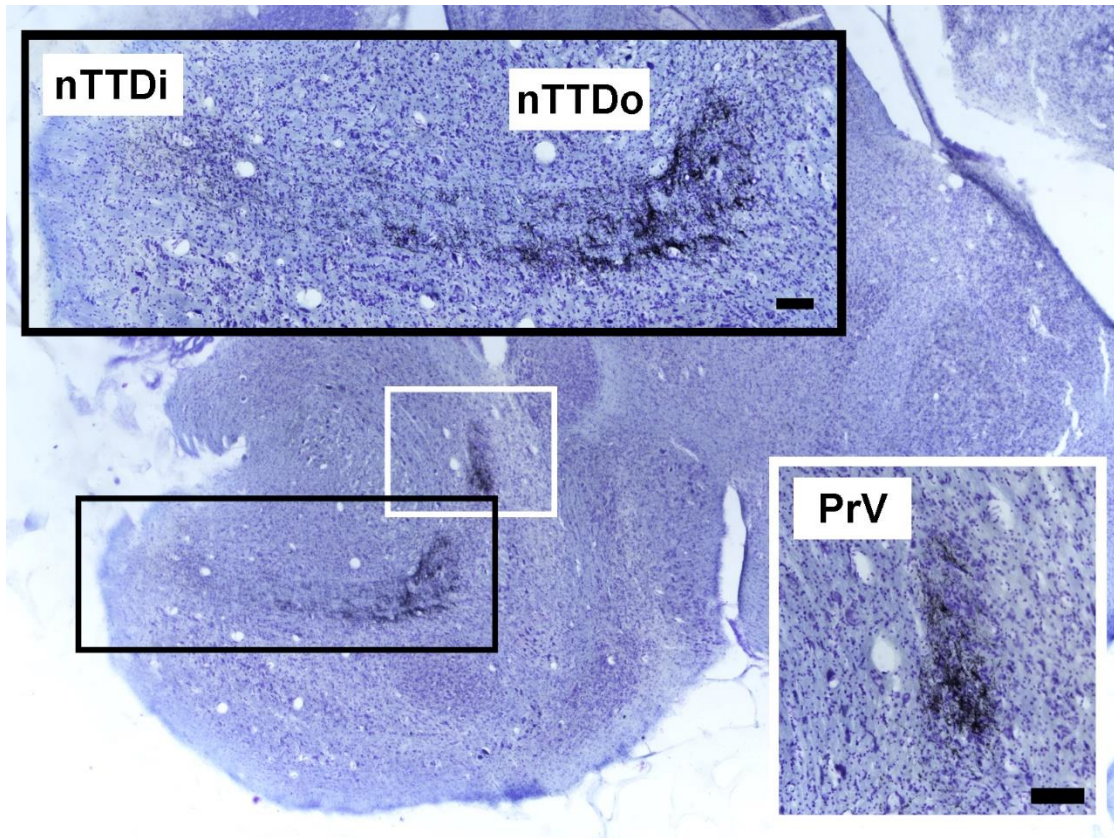


Figura 40: Proyecciones trigeminales hacia el cerebro posterior de la Gallina ciega (corte sagital, izquierda: caudal, derecha: rostral). Inmunohistoquímica contra CTB (DAB), sobre contratinción Nissl. PrV: Núcleo principal del trigémino. nTTDi: Núcleo del tracto trigeminal descendente, par interpolar. nTTDo: Núcleo del tracto trigeminal descendente, par oral. Escala = 100 μ m.

Por otra parte, al realizar el experimento de inyección de distintos trazadores fluorescentes, se encontraron proyecciones parcialmente segregadas en los segmentos cervicales (Figura 41 y Figura 42), los núcleos del tracto trigeminal descendente (Figura 42 y Figura 43) y el núcleo principal del trigémino (Figura 44).

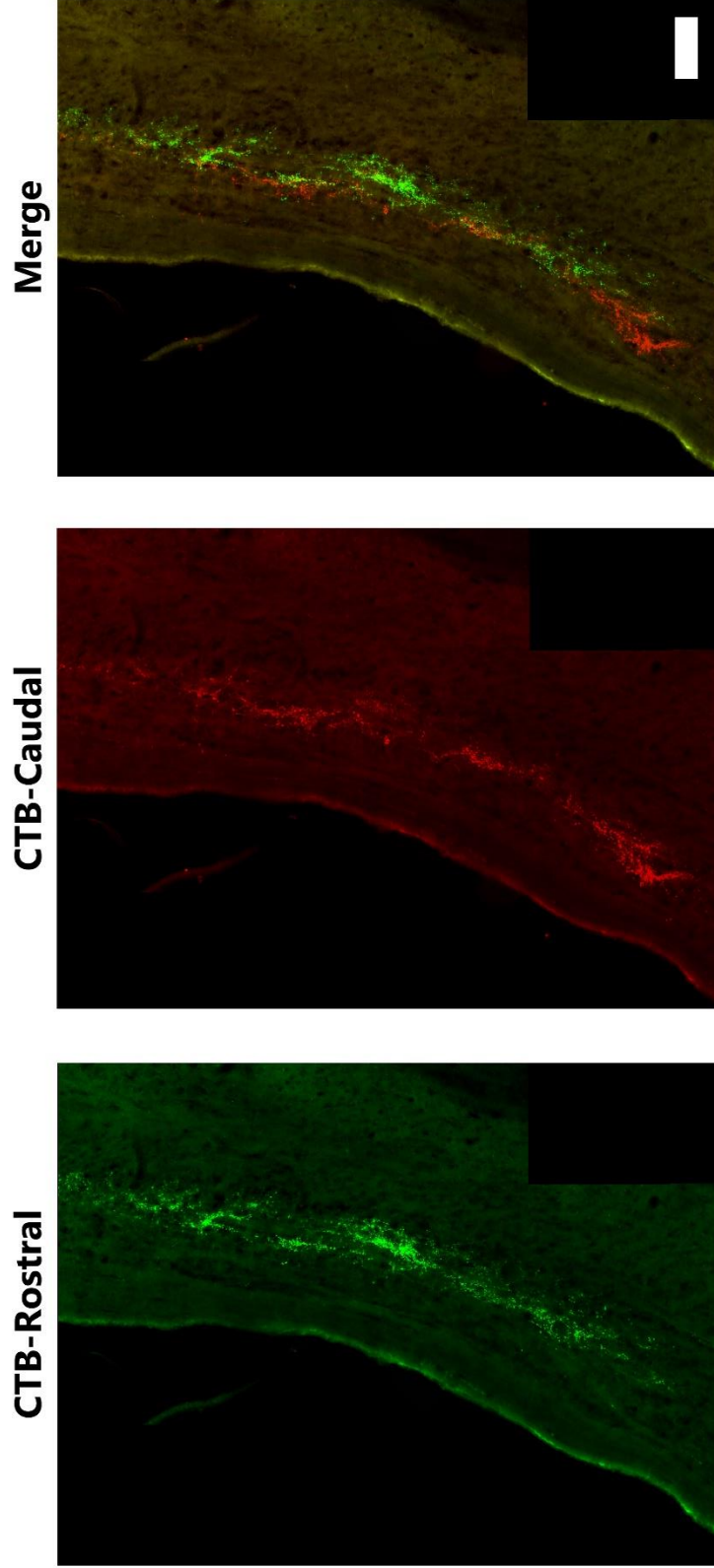


Figura 41: Segregación parcial de las proyecciones de las cerdas rictales a través de los segmentos cervicales de la Gallina ciega. Verde: inyección en las cerdas rostrales. Rojo: inyección en las cerdas caudales. Escala = 100 μm.

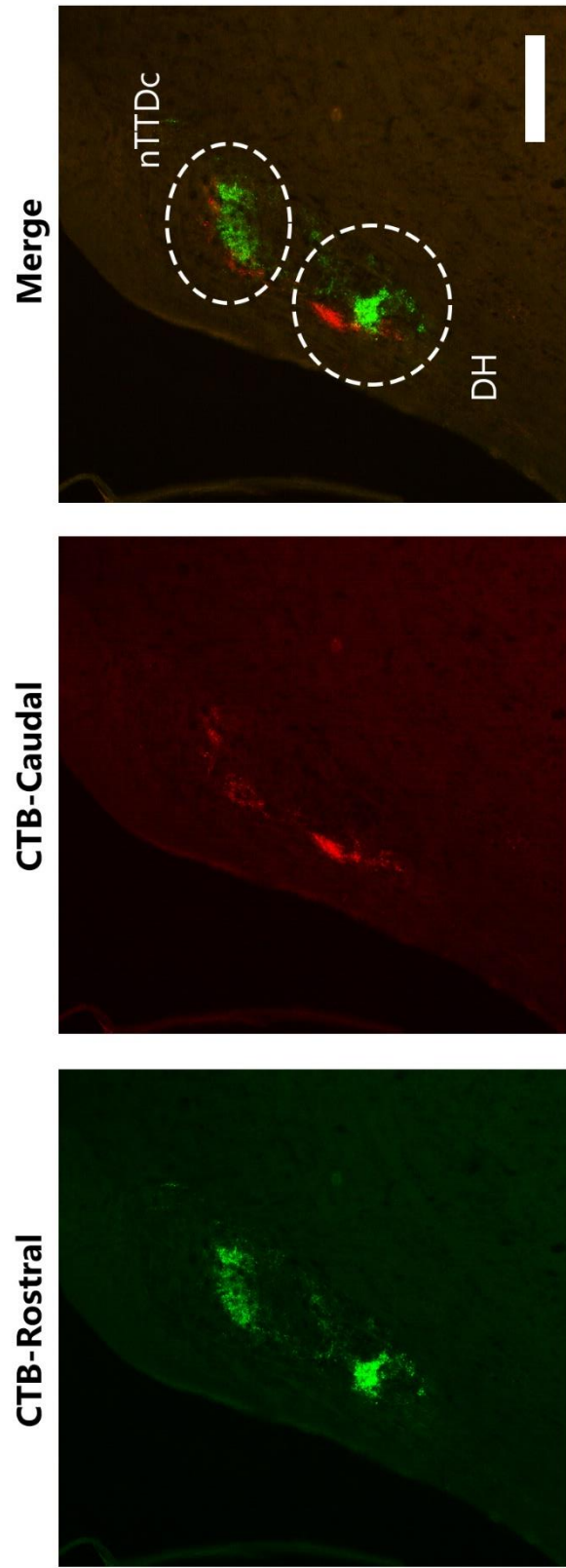


Figura 42: Segregación parcial de las proyecciones de las cerdas rostrales a través los segmentos cervicales rostrales (DH, Dorsal horn) y el nTTDc (Núcleo del tracto trigeminal descendente, par caudal) de la Gallina ciega. Verde: inyección en las cerdas rostrales. Rojo: inyección en las cerdas caudales. Escala = 100 μ m.

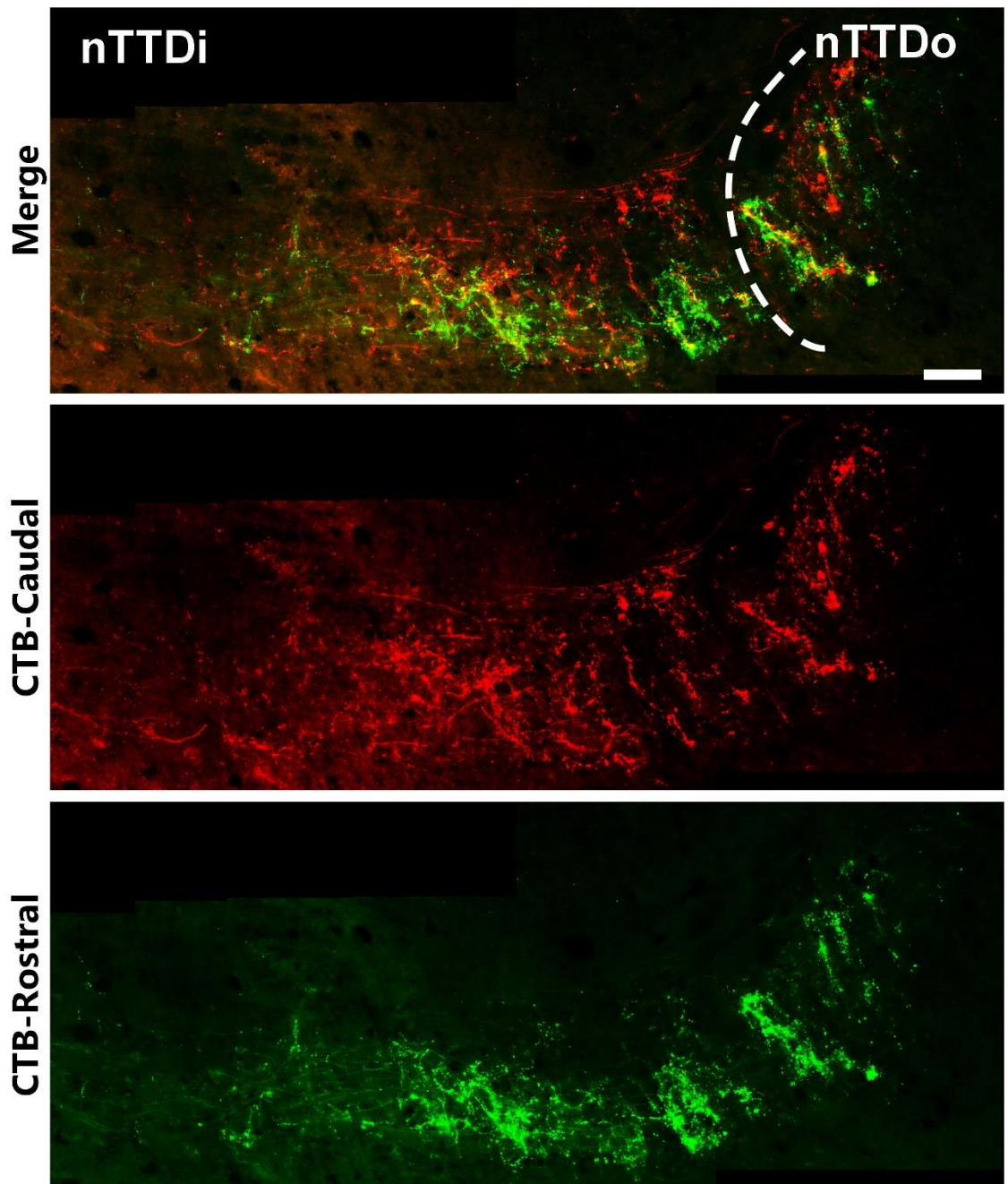


Figura 43: Segregación parcial de las proyecciones de las cerdas rictales a través de los Núcleos del Tracto Trigeminal Descendente interpolar (nTTDi) y oral (nTTDo) de la Gallina ciega. Verde: inyección en las cerdas rostrales. Rojo: inyección en las cerdas caudales. Escala = 100 μ m.

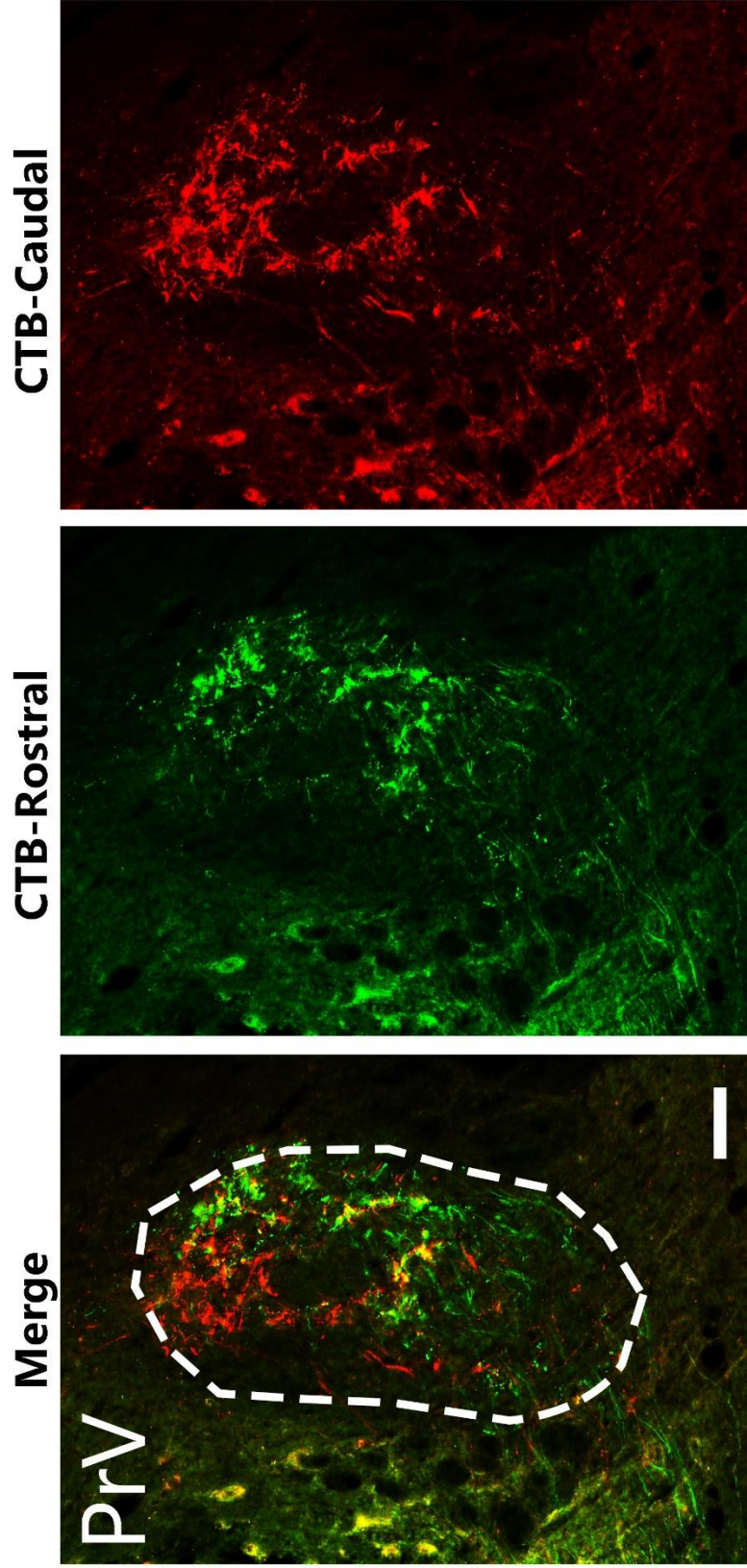


Figura 44: Segregación parcial de las proyecciones de las cerdas rostrales hacia el Núcleo Principal del Trigémino (PrV) de la Gallina ciega. Verde: inyección en las cerdas rostrales. Rojo: inyección en las cerdas caudales. Escala = 100 μ m.

La segregación parcial de las proyecciones del sistema de cerdas rictales permite afirmar la existencia de un mapa somatotópico (Figura 45), que mantiene la representación rostrocaudal de la mecanosensorialidad de aquellas plumas en el primer relevo sináptico hacia los núcleos posteriores, con una proyección disináptica ascendente (PrV) y descendente (nTTDc, nTTDi, nTTDo y segmentos cervicales de la médula espinal).

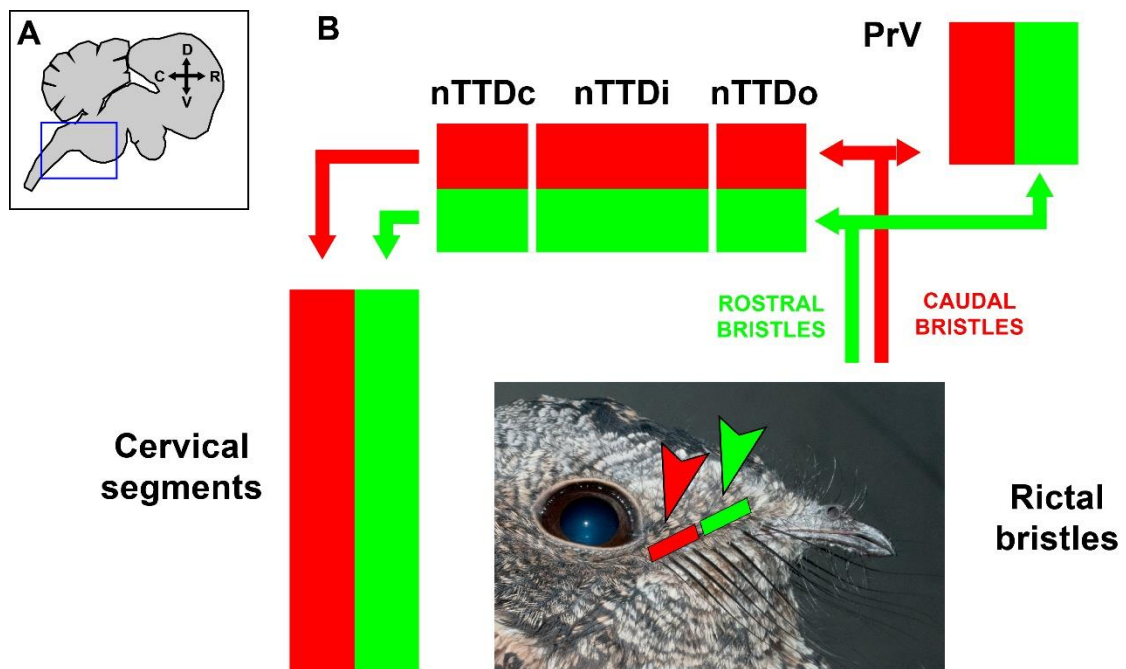


Figura 45: Conectividad de las proyecciones de las cerdas rictales (Rictal bristles) hacia los núcleos del sistema trigeminal y la médula espinal en el cerebro posterior de la Gallina ciega. **A:** Posición de las estructuras esquematizadas en el cerebro de la Gallina ciega (R: Rostral, C: Caudal, D: Dorsal, V: Ventral). **B:** Hodología de las proyecciones segregadas del sistema de cerdas rictales, en una proyección disináptica ascendente (PrV, núcleo principal del trigémino) y descendente (nTTDc, nTTDi y nTTDo, núcleos del tracto trigeminal descendente pares caudal, interpolar y oral, y segmentos cervicales de la médula espinal).

DISCUSIÓN

El sistema visual de la Gallina ciega en el contexto de las aves nocturnas.

Nuestros hallazgos evidencian diferencias en la anatomía de los sistemas sensoriales asociados al forrajeo en la Gallina ciega, en comparación con otras especies de aves caprimulgiformes. En este escenario, tanto el sistema visual como el sistema táctil (cerdas rictales) presenta características singulares, las que difieren incluso respecto a especies cercanamente emparentadas.

En primer lugar, al evaluar los distintos rasgos propios del sistema visual de la Gallina ciega en el contexto de la familia Caprimulgidae, se encuentran importantes diferencias con otros caprimúlgidos. El Pauraque (*N. albicollis*) es una especie morfológicamente muy similar a la Gallina ciega, tanto en términos de su masa corporal, longitud total, longitud de las alas y otros rasgos asociados (Holyoak 2001; Cleere 2010). Sin embargo, ambas especies difieren en algunas características conductuales particularmente relevantes en el contexto de la evolución de los sistemas visuales. El Pauraque es una especie de hábitos principalmente crepusculares, pudiendo incrementar su actividad en noches con mayor iluminación lunar (Rojas et al. 2004b). Esto contrasta con el patrón de actividad de la Gallina ciega, especie crepuscular y nocturna, que presenta una mayor frecuencia de conductas de desplazamiento,

vocalización y forrajeo durante la noche, en comparación con el Pauraque (Holyoak 2001; Cleere 2010).

De forma congruente con estas variaciones conductuales, se encontraron diferencias en múltiples rasgos propios del sistema visual entre ambas especies. Al comparar la Gallina ciega con el Pauraque, se observó que los ojos de aquella están orientados en una posición más frontal que los ojos de este ($73,28^\circ$ versus $62,7^\circ$), situación similar a la extensión del campo visual binocular, la cual es mayor en la Gallina ciega (42° versus 25°). En cuanto a la morfología ocular, la Gallina ciega presenta un índice de apertura CD/AL normalizado levemente mayor que aquel del Pauraque (-0.098 versus -0.1271), a causa de una menor longitud axial (AL) en la Gallina ciega, con niveles de esfericidad comparables.

Otro de los aspectos a destacar en el sistema visual de la Gallina ciega corresponde a la forma y orientación de su campo visual binocular, el que también presenta características novedosas respecto a las especies descritas a la fecha. Existe una categorización de la morfología de los campos visuales, desarrollada por Martin a partir de un análisis sistemático de dicho rasgo a lo largo de un amplio muestreo taxonómico (Martin 2007). En esta categorización, existen tres grandes tipos de campos visuales, cuyas características se muestran en la Tabla 3; el Tipo 1, propio de aves como el Rayador (*Rynchops niger*), algunas garzas y flamencos, se relaciona a un tipo de forrajeo visual en el cual el pico juega un papel relevante, lo que sucede de forma independiente de la filogenia o los hábitos del ave.

Tabla 3: Categorización de la morfología de los campos visuales de las aves, según la clasificación de Martin (Martin 2007).

	Tipo 1	Tipo 2	Tipo 3
Posición del pico respecto al campo visual binocular	Pico dentro del campo binocular frontal	Pico fuera o en la periferia del campo binocular frontal	Pico dentro o en la periferia del campo binocular frontal
Extensión del campo visual binocular	Campo binocular frontal de 20° a 30° de extensión	Campo binocular frontal de hasta 10° de extensión	Campo binocular frontal de ~50° de extensión
Extensión de la zona ciega posterior	Zona ciega posterior de 40° a 100° de extensión	Sin zona ciega posterior	Zona ciega posterior mayor a 100°

Los campos visuales de Tipo 2 están presentes en aves que no utilizan claves visuales como orientadoras principales del forrajeo, tales como algunas especies de aves acuáticas pertenecientes a los órdenes Anseriformes y Charadriiformes. Finalmente, los campos visuales de Tipo 3 se asocian al forrajeo altamente especializado de las rapaces nocturnas del orden Strigiformes (particularmente de los búhos). Por otra parte, las especies de Caprimulgiformes estudiadas por Martin (Pauraque y Guácharo) no se clasifican en esta última categoría, sino que dentro del Tipo 1 (Martin et al. 2004a; Martin 2007, 2017a). Este hecho se explica, según Martin, debido a que la nocturnidad no guardaría una relación directa con la frontalización de las órbitas oculares (Martin 2009), siendo sólo una consecuencia indirecta del aumento del tamaño ocular, lo que restringiría la disposición de los ojos, haciendo que sólo sea posible que los mismos se orienten frontalmente.

Interesantemente, los campos visuales de la Gallina ciega no siguen este patrón, y se clasifican en el Tipo 3 de Martin, a causa tanto de la amplia extensión de su campo visual binocular (42°), la que excede el límite de 30° propio del Tipo 1, como de la

posición ventral del pico respecto al campo binocular, y la amplia zona ciega posterior. Estos rasgos se asemejan a una configuración propia de los Strigiformes, pero con una diferencia central: el sesgo dorsal del campo visual binocular.

En su conjunto, estos resultados sugieren la existencia de una relación entre el grado de nocturnidad y rasgos como la frontalización y el aumento de la apertura ocular máxima en los caprimúlgidos, de forma tal que la Gallina ciega (principalmente nocturna), posee un sistema visual más frontal, así como potencialmente más sensible (en correspondencia con su mayor apertura ocular), que otras especies cercanas.

Múltiples líneas independientes de evidencia sugieren que los rasgos señalados se exacerban en linajes nocturnos. Dentro de los mamíferos, se propone que la excesiva frontalización de las órbitas oculares, así como el aumento de la apertura ocular, se relacionan con el origen nocturno de este grupo, lo que faculta la aparición y generalización del mecanismo de estereopsis en los representantes de dicha clase. Esta propuesta, denominada la “hipótesis del cuello de botella nocturno” (Heesy 2008; Heesy y Hall 2010; Hall et al. 2012; Gerkema et al. 2013), cuenta con sustento anatómico y molecular. Un escenario similar se ha descrito en el linaje de los roedores octodóntidos, en el cual dos especies cercanas, el Degú (*Octodon degus*) y el Degú luna o costino (*Octodon lunatus*) exhiben diferencias en sus modos de vida (semifosorial/diurno versus fosorial), y de manera relacionada, disimilitudes en sus niveles de frontalización y anatomía ocular y retiniana (Vega-Zuniga et al. 2013).

No obstante, en el grupo de las aves, si bien la relación entre nocturnidad y el aumento de la apertura se ha verificado en variados órdenes (Hall y Ross 2007), el

fenómeno de la frontalización (entendido como un aumento de la convergencia binocular) se ha intentado explicar a partir de distintas causas, siendo la presencia de un modo de vida nocturno sólo una de ellas (Pettigrew 1986; Martin 2009). En este sentido, se ha descrito que tanto algunos linajes de aves rapaces (Martin y Katzir 1999) como aquellas especies que poseen conductas relacionadas al uso de herramientas dentro del orden Passeriformes (Troscianko et al. 2012) poseen un campo visual binocular más extenso que el de otras especies avianas. De todas formas, los valores más altos de convergencia binocular que ocurren en las aves se presentan en especies nocturnas (Martin 1984, 2007), lo que se ve reforzado con el hallazgo de que los representantes de linajes nocturnos poseen también una mayor convergencia orbital (Menegaz y Kirk 2009), teniéndose que aquellas especializaciones han sido descritas principalmente en el grupo de los búhos y lechuzas (Strigiformes).

En este estudio, por otro lado, se describen las características de un sistema visual propio de un ave sin cercanía filogenética con el orden de las rapaces nocturnas, pero que manifiesta los rasgos que se han postulado como característicos de los linajes de hábitos escotópicos. Esta circunstancia brindaría un mayor sustento a la hipótesis que señala a la nocturnidad como fuerza que provoca cambios en el sistema visual a escala macro y microevolutiva, favoreciendo el desarrollo de aparatos visuales más frontalizados, y con una mayor apertura.

La retina de la Gallina ciega: un arreglo novedoso dentro de las aves.

Si bien la densidad de RGCs en la retina de la Gallina ciega (10.479 células/mm²) se encuentra dentro del rango descrito para distintas especies de aves nocturnas, de entre 4.000 a 16.000 células/mm² (Iwaniuk et al. 2010a), la disposición de aquellas células presentó importantes diferencias respecto de dichas especies.

Un aspecto particularmente llamativo del sistema visual de la Gallina ciega dice relación con la distribución de RGCs en su retina. La morfología retiniana de esta especie, con un patrón de banda oblicua de máxima densidad en la retina ventrotemporal, es extremadamente inusual en las aves. Solamente se han descrito tres casos comparables, los que sin embargo difieren del arreglo encontrado en la Gallina ciega respecto de varios parámetros relevantes. El primer caso por mencionar es el del Periquito australiano (*Melopsittacus undulatus*), cuya retina presenta un patrón de bandas levemente inclinado hacia el cuadrante ventrotemporal, pero con una zona de máxima densidad restringida al centro de la retina (Mitkus et al. 2014). En segundo término, diversas especies de aves acuáticas del orden de los anseriformes poseen un arreglo de bandas oblicuas con una alta densidad de RGCs en el cuadrante ventrotemporal, pero esta disposición se transforma en un arreglo horizontal funcional, como consecuencia de la inclinación de la cabeza en las conductas de forrajeo (Fernández-Juricic et al. 2011; Lisney et al. 2013). Finalmente, el Turpial oriental (*Sturnella magna*), un ave ictérida similar a la Loica, que se alimenta en el suelo, posee una retina con una zona de máxima densidad de RGCs ubicada en el cuadrante

ventrotemporal, pero su patrón de distribución es circular, y no en bandas oblicuas (Tyrrell et al. 2013).

Interesantemente, otras especies con una conducta de forrajeo similar a la Gallina ciega, pero de hábitos diurnos, no poseen un patrón de distribución de RGCs de forma oblicua. Tal es el caso de algunos paserinos insectívoros pertenecientes al linaje de los tiránidos (sub-oscines), los que presentan arreglos retinianos con una fovea central y un área temporal, ambas dispuestas sobre la línea media de la retina (Coimbra et al. 2006, 2009).

Finalmente, si bien se cuenta con una descripción de la distribución de RGCs en otras especies del orden Caprimulgiformes; el Guácharo y el Pauraque (e incluso en el primero de ellos existe una zona de alta densidad en la retina ventrotemporal), el método empleado por los autores de dicho estudio para describir la retina no permitiría afirmar con suficiente precisión dicha característica, ya que en aquel trabajo cada retina es dividida únicamente en nueve cuadrantes para determinar la densidad de RGCs, lo que impide definir con precisión los límites espaciales de cada zona de alta densidad. Por ello, es necesario profundizar en la descripción de la anatomía retiniana de dichas especies, para establecer si el caso de la Gallina ciega es una condición general dentro de su linaje, o bien, la misma se ve exacerbada por las razones expuestas en el apartado anterior.

En cualquier caso, las evidencias encontradas sugieren que el sistema visual subyacente al modo de forrajeo de la Gallina ciega es altamente especializado, con una

anatomía que puede explicarse a partir de la relevancia del campo visual dorsal en dicha conducta.

Una especialización visual relacionada al campo visual dorsal.

Los resultados obtenidos sugieren la existencia de una especialización anatómica del sistema visual de la Gallina ciega, en aquellas estructuras que subyacen la percepción de la porción dorsal del campo visual, en su posición anterior.

Las evidencias que sustentan esta propuesta corresponden a la orientación dorsal del campo visual binocular, el engrosamiento del TeO anterior dorsal (la zona que recibe proyecciones del cuadrante ventrotemporal de la retina) y la disposición de las RGCs en una zona de máxima densidad en el cuadrante ventrotemporal, área que recibe la estimulación visual de la zona dorsal y medial del campo visual (Figura 46).

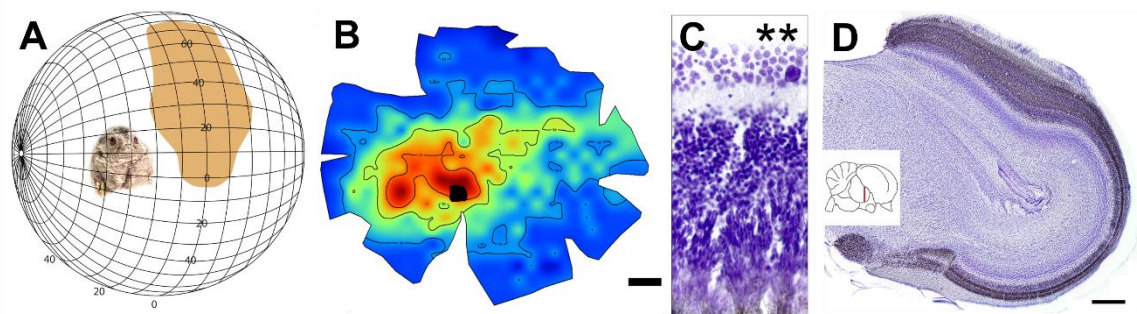


Figura 46: Especialización dorsal del sistema visual de la Gallina ciega. **A:** Orientación del campo visual binocular (véase la Figura 13). **B:** Distribución de RGCs (véase Figura 15). **C:** Perfil retiniano correspondiente a la zona de máxima densidad celular, la retina ventrotemporal (véase Figura 16). **D:** Engrosamiento del TeO anterior dorsal (véase Figura 35).

De esta forma, se observa que, a distintas escalas, el sistema visual de la Gallina ciega posee un sesgo hacia la zona dorsal anterior, ya sea en la orientación de sus componentes, o bien en su distribución asimétrica. Este hallazgo sustenta la hipótesis de la complementación dorsoventral propuesta por este trabajo, la que afirma la existencia de este tipo de especializaciones visuales asociadas al hemisferio dorsal de la cabeza de la Gallina ciega.

Por otro lado, desde el punto de vista etológico, la existencia una especialización dorsal es congruente con las características de la conducta de forrajeo de esta especie. A saber, el desencadenamiento de la persecución de la presa ocurriría por la estimulación del campo visual dorsal, tal como se expresa en la Figura 7A (Ferreira de Vasconcelos et al. 1999; Jackson 2003; Salazar et al. 2019), lo que otorgaría una particular relevancia a esta zona del espacio, por lo que el hallazgo de aquella especialización puede entenderse en este contexto.

Si bien la evidencia anatómica permite afirmar la existencia de esta especialización, tales observaciones deben complementarse con estudios conductuales y fisiológicos, particularmente en lo relacionado con los fenómenos atencionales, permitiendo dilucidar las formas en las que la dimensión funcional de este sistema se relaciona con sus bases neuroanatómicas.

La visión no es suficiente.

De forma adicional a las evidencias conductuales que sugieren la necesidad de complementación del sistema visual con otras claves sensoriales en los momentos finales del forrajeo, los resultados obtenidos sustentan esta afirmación. En particular, el hecho de que el límite ventral del campo visual binocular coincide con la posición del pico de la Gallina ciega, equivale a afirmar que aquel punto marca la frontera de la zona del espacio que es servida por la visión en la línea media. Dicho de otra forma, el área bajo este campo binocular no queda dentro del espacio propio de ninguno de los campos visuales monoculares, transformándose por tanto en un área ciega. A su vez, este hecho es congruente con la clasificación de los campos visuales propuesta por este trabajo; como la anatomía visual de la Gallina ciega corresponde se enmarca dentro del Tipo 3 y no en el Tipo 1 (propio de especies en las que el control fino del pico es esencial en el forrajeo visual), es verosímil considerar que el pico no se encuentra bajo control visual al finalizar la persecución (Martin 2017b). Por lo tanto, se necesitan claves adicionales a la visión para dar cuenta de esta etapa del forrajeo.

Las cerdas rictales: un sistema mecanorreceptor en el contexto del forrajeo nocturno.

El hallazgo de estructuras mecanorreceptoras (Corpúsculos de Herbst) circunscritas a la base de cada cerda rictal, y ausentes del resto de los tejidos que

conforman el rictus de la Gallina ciega, es la primera evidencia de que aquellas pueden desempeñar un rol táctil en esta especie.

La función táctil de las cerdas rictales se ve soportada por otras líneas de evidencia. En primer lugar, los Corpúsculos de Herbst se encontraron dispuestos lateralmente, agrupados en cúmulos, lo que es coherente con un escenario de deformación de las cerdas rictales preferentemente a lo largo del eje rostrocaudal, lo que fue observado de manera anecdótica en algunos de los ejemplares estudiados. Este sesgo sugiere que la percepción de la deformación lateral de las cerdas es relevante, posiblemente en el contexto del forrajeo. Dicho de otra forma, si estas cerdas no tuviesen un rol táctil, no existirían razones evidentes para que los Corpúsculos de Herbst estuvieran restringidos sólo a la porción lateral de las mismas, pudiendo encontrarse distribuidos alrededor de todo el folículo, o bien, completamente ausentes.

Este hecho podría ser complementario con el hallazgo de que tanto el largo como el ancho de las cerdas aumenta hacia el extremo caudal del cráneo. Resultaría interesante determinar si la densidad de Corpúsculos de Herbst sigue este mismo patrón en la Gallina ciega (dicho análisis fue parte de los experimentos que no fueron posibles de realizar a causa de las dificultades derivadas de la pandemia). Recientemente, y de forma independiente a este estudio, otro grupo de investigación describió la existencia de Corpúsculos de Herbst en la base de las cerdas rictales de varias especies de Caprimulgiformes (Delaunay et al. 2020), encontrando además que el número de dichos corpúsculos varía de acuerdo con la longitud de las cerdas, de forma congruente con lo anterior.

Sin embargo, establecer la presencia de receptores sensoriales propios del tacto en la base de cada pluma no es suficiente para confirmar el rol táctil del sistema de cerdas rictales. La determinación de que existen proyecciones desde aquella base, las que terminan en el sistema de núcleos trigeminales y otras zonas del cerebro posterior, constituye la primera evidencia hodológica que soporta el rol mecanorreceptivo de estas estructuras hasta la fecha.

Las proyecciones de las cerdas rictales poseen una naturaleza bifurcada, e inervan copiosamente a todos los núcleos del sistema trigeminal. Respecto al primer punto, se encontraron proyecciones que se separan en una vía ascendente, la que desemboca en el núcleo principal del trigémino (PrV), y una vía descendente, que atraviesa las distintas subdivisiones (o subnúcleos) del núcleo del tracto trigeminal descendente (nTTD); oral, interpolar y caudal (Faunes et al. 2017; Faunes y Wild 2017), llegando hasta los segmentos cervicales de la médula espinal. La estructura y conectividad de estas proyecciones se asemejan a las descritas en otras especies de aves, en el contexto de la somatosensorialidad general del pico y áreas adyacentes (Dubbeldam 1998; Faunes y Wild 2017). No obstante, en estas aves (anseriformes, columbiformes y passeriformes), no se presentan sistemas de cerdas rictales desarrollados, por lo que este trabajo presenta las primeras descripciones de la conectividad trigeminal ascendente de dicho sistema en las aves. De forma paralela, la hodología de las proyecciones de las cerdas rictales de la Gallina ciega se asemeja a la descrita en otros vertebrados, particularmente en el notable caso del *barrel cortex* de los roedores (Adibi 2019; Petersen 2019), sistema encargado de la percepción somatosensorial del sistema de vibrisas presentes en torno a la boca.

Consecuentemente, las proyecciones encontradas presentaron una segregación parcial a lo largo de todos los núcleos estudiados. Dicha segregación se manifiesta con un cierto sesgo dorsoventral en los núcleos del tracto descendente, y en una estructuración un poco más irregular al interior del PrV, la que de todas formas sugiere una separación entre las porciones rostral y caudal de dicha estructura. Sin embargo, la naturaleza del experimento realizado no permite descartar completamente la ocurrencia de artefactos como la tinción de fibras de paso, o *spillover* del trazador en la base de cada cerda. Adicionalmente, el experimento realizado adolece de una manera directa de controlar que las proyecciones trigeminales no correspondan a la somatosensorialidad general de la zona del rictus. Sin embargo, esto puede descartarse de manera indirecta al no encontrarse otros receptores conspicuos en la base folicular en las preparaciones histológicas correspondientes, además de que la segregación parcial encontrada resulta en sí misma un argumento que permite afirmar la especificidad de este sistema.

En cualquier caso, la segregación parcial de las proyecciones de cerdas ubicadas en distintas posiciones a lo largo del eje rostrocaudal, conservada en ambos componentes (PrV y proyecciones de los núcleos trigeminales descendentes), es una evidencia sustancial de la existencia de un mapa somatotópico del sistema de cerdas rictales, el que se conserva al menos en el primer relevo sináptico de este sistema. En nuestro conocimiento, este es el primer caso donde aquello se describe en las aves.

Restan por determinar los blancos y características de las proyecciones ascendentes desde los núcleos trigeminales. Sería esperable encontrar proyecciones talámicas y telencefálicas, al igual que en otros modelos, pero resultaría en extremo

relevante el analizar si aquellas conservan la segregación somatotópica, particularmente en los blancos telencefálicos, tales como el núcleo basalis (Dubbeldam 1998).

En definitiva, los resultados obtenidos son coherentes con un rol táctil del sistema de cerdas rictales, cuyas características permiten asumir el papel de suplementar el funcionamiento del sistema visual en las etapas finales de la conducta de forrajeo, brindando sustento a la hipótesis de la complementación dorsoventral, en su componente ventral.

Las cerdas rictales y su complementación con la visión

Los resultados obtenidos permiten corroborar la hipótesis planteada en este trabajo. El sistema visual de la Gallina ciega presenta diversas especializaciones relacionadas al campo visual binocular, orientado dorsalmente, pero es ciego en la zona ventral del pico, el lugar donde la presa es capturada mediante la apertura de la boca. Esta zona, a su vez, es el área cubierta por las cerdas rictales, cuya función táctil fue evidenciada por la presencia de mecanorreceptores en su base, los que son parte de un sistema de proyecciones ascendentes hacia los núcleos de la somatosensorialidad trigeminal, conservando la anatomía subyacente de manera somatotópica.

Estos resultados son un nuevo caso de complementación sensorial multimodal en las aves, pero con la diferencia de que, en la Gallina ciega, la complementación ocurre de forma secuencial, y anatómicamente cubre lugares diferentes del espacio. En

contraste, otras especies forman mapas multimodales superpuestos espacialmente, como en el caso de la Lechuza (Knudsen 1982). Sin embargo, como no fue posible analizar la integración de ambas modalidades sensoriales en los relevos talámicos y telencefálicos, no es posible descartar la posibilidad de mapas multimodales de aquella naturaleza, integrando actividad proveniente de zonas visuales y táctiles. Esta posibilidad requiere de una mayor atención, ya que podría corresponder a un nuevo tipo de arreglo integrativo.

Una nueva manera de ser nocturno

La anatomía sensorial de la Gallina ciega presenta suficientes diferencias respecto de otras aves nocturnas, como para proponer la existencia de un nuevo tipo de arreglo anatómico asociado a la nocturnidad en las aves. La especie modelo del forrajeo nocturno en las aves, la Lechuza (*Tyto alba*), posee notables diferencias con la Gallina ciega, en cuanto a rasgos como la estructura de los relevos sensoriales primarios a nivel de las vías tecto y tálamofugal, así como de la anatomía retiniana.

Las proyecciones visuales de la Lechuza tienen como blanco principal el tálamo dorsal, cuyos núcleos presentan un elevado volumen, además de múltiples y complejas subdivisiones (Karten y Nauta 1968). Esta zona, a su vez, proyecta hacia el palio dorsal (hiperpalio) en el telencéfalo, en un área de especial importancia para la Lechuza, el *wulst* visual (Karten et al. 1973), de gran volumen en esta especie (Iwaniuk et al. 2010a). Esta vía participa del fenómeno de la estereopsis, habiéndose mostrado la existencia de

este fenómeno de forma directa (con una descripción de neuronas sensibles a la disparidad binocular) únicamente en esta especie, dentro de las aves (Pettigrew y Konishi 1976).

Si bien tanto el tálamo dorsal de la Gallina ciega es complejo y presenta múltiples subdivisiones, su volumen no es tan elevado (Iwaniuk et al. 2010a; Gutiérrez-Ibáñez et al. 2013). Esta situación es similar a lo que ocurre con el hiperpalio (*wulst*), cuyo volumen es superior a especies diurnas, pero no alcanza los niveles de extrema especialización de algunos estrígidos, así como el de otros grupos de Caprimulgiformes en los que se presume la existencia de algún grado de estereopsis (Iwaniuk y Wylie 2006).

De todas formas, los componentes de la vía tálamofugal de la Gallina ciega presentan una mayor complejidad y volumen que aquellos de varios linajes de aves diurnas (Iwaniuk et al. 2010a).

Por otra parte, la especialización dorsal anterior del TeO encontrada en la Gallina ciega, al igual que las proyecciones profundas que alcanzan la capa 9 en esta estructura (véase más abajo), evidencian una elevada importancia de la vía tectofugal en la anatomía visual de esta especie. Posiblemente, esto se deba a los fenómenos de atención visual involucrados en etapas como el desencadenamiento de la persecución por estimulación del campo visual dorsal, lo que requeriría la existencia de algún tipo de mapa visual-atencional, tal como ha sido descrito en otros contextos en relación con el circuito istmo-tectal (Marín et al. 2012b).

El sistema visual de la Gallina ciega, por lo tanto, posee una combinación de características que, si bien corresponden separadamente a rasgos que se han asociado a la nocturnidad en diversos linajes de aves, en conjunto configuran una nueva manera de ser nocturno.

Convergencia de la estructura de los sistemas sensoriales de la Gallina ciega con otros vertebrados escotópicos

Si bien las características del sistema visual de la Gallina ciega son únicas dentro del grupo de las aves, existen algunos rasgos que son comunes con representantes de otros linajes de vertebrados que comparten hábitos nocturnos, o bien, que poseen semejanzas en el mecanismo de obtención del alimento.

Dentro de los murciélagos existen distintos mecanismos de forrajeo, los que dependen diferencialmente de la visión para la obtención de los recursos alimenticios. Se ha mostrado que varias especies de murciélagos microquirópteros, que complementan la ecolocalización con la visión en grados diferenciales, presentan una distribución de RGCs con áreas de máxima densidad en la zona ventrotemporal (Pettigrew et al. 1988). En estos casos, se ha propuesto que la visión puede complementar la navegación y la búsqueda de presas antes de que los llamados de ecolocalización brinden un seguimiento espacialmente más preciso, propuesta que sería congruente con el rol en el desencadenamiento de la persecución que juega el campo visual dorsal en la Gallina ciega.

Esta idea se ve refrendada con un estudio reciente (Hoffmann et al. 2016) que describe las características del sistema visual de un microquiróptero ecolocalizador, el Murciélago de nariz de lanza (*Phyllostomus discolor*). Sorprendentemente, las características del sistema visual de esta especie, que complementa la visión con la ecolocalización, son extremadamente semejantes a aquellas de la Gallina ciega, difiriendo principalmente en la orientación menos dorsal de su campo visual binocular (Figura 47).

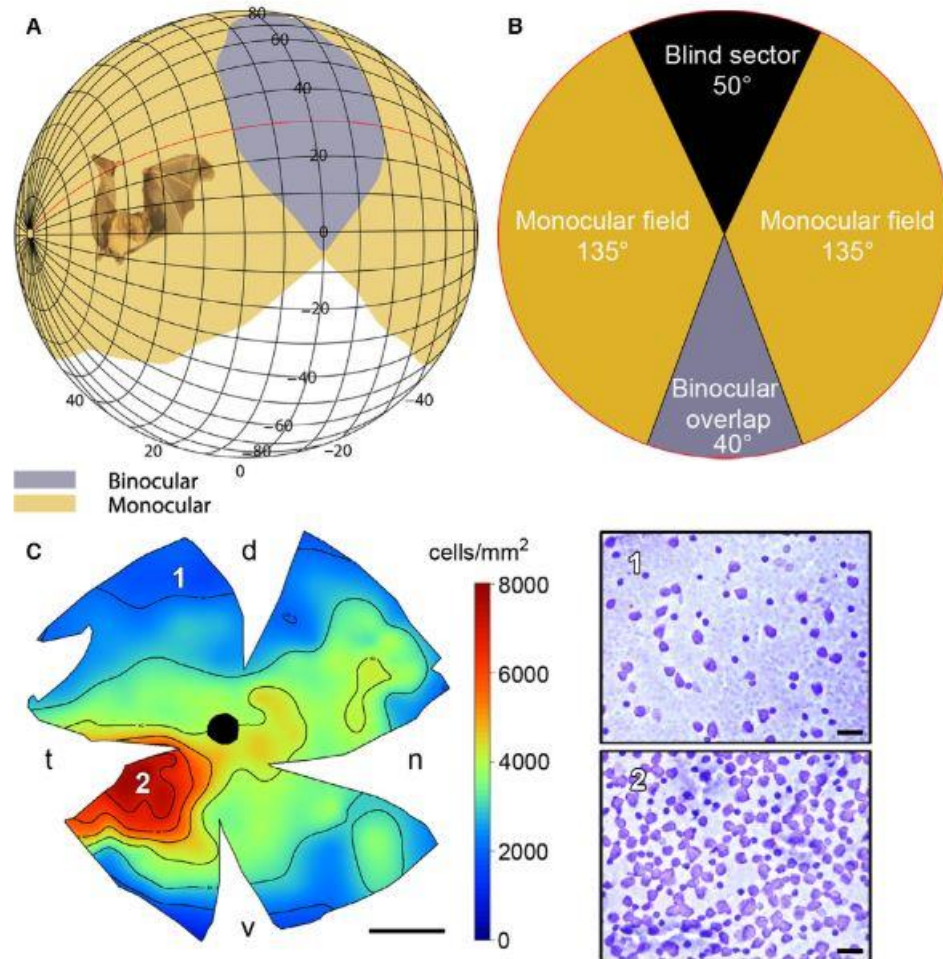


Figura 47: Características del sistema visual del Murciélago de nariz de lanza (*Phyllostomus discolor*), evidenciando una notable semejanza con los rasgos descritos para la Gallina ciega. **A:** Estructura del campo

visual binocular (con la línea roja evidenciando el plano horizontal). **B**: Campos visuales en el plano horizontal. **C**: Distribución de RGCs. Modificado de (Hoffmann et al. 2016).

Otros grupos de animales escotópicos también poseen una anatomía visual similar a la Gallina ciega. Algunas especies de peces linterna (Myctophidae), caracterizados por una migración vertical diaria asociada a la nocturnidad, y que se alimentan en la superficie marina “desde abajo”, poseen un arreglo de RGCs similares a la Gallina ciega (Figura 48AyD), lo que se ha definido como una especialización ventrotemporal (de Busserolles y Marshall 2017).

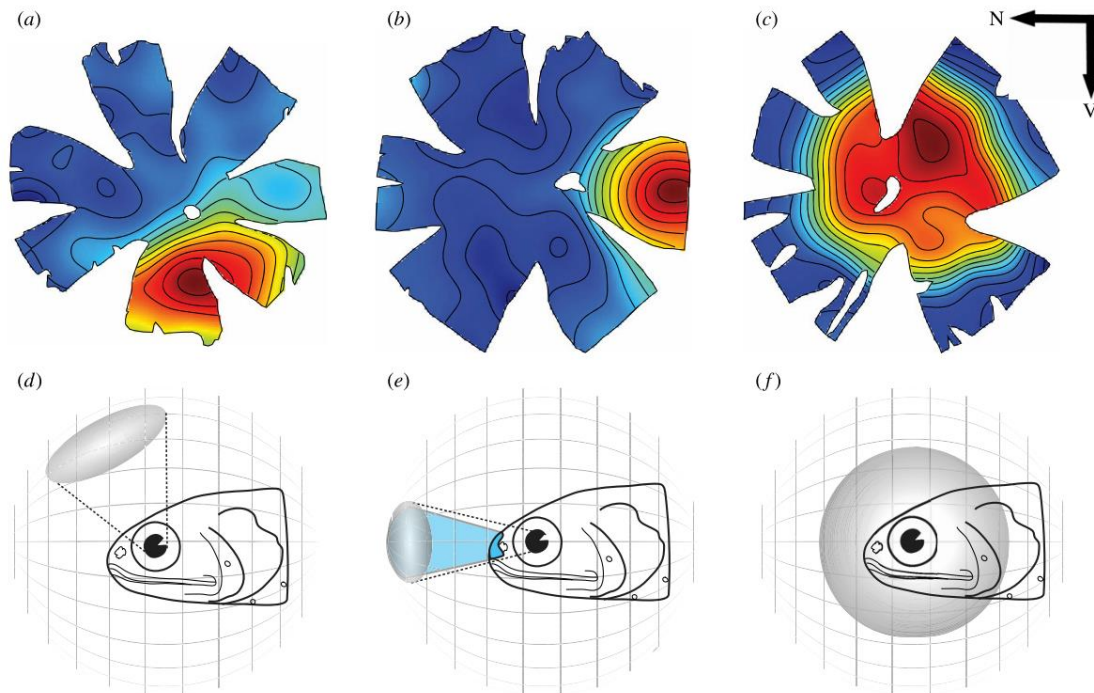


Figura 48: Distribución de RGCs y anatomía visual de distintos grupos dentro de los Peces linterna (Myctophidae). **A y D:** Peces de conducta y anatomía retiniana similar a la Gallina ciega, con una especialización ventrotemporal. **B y E:** Peces con un sistema de iluminación activa orientada hacia adelante. **C y F:** Peces con un área central y patrón circular de distribución de RGCs. Modificado de (de Busserolles y Marshall 2017).

Finalmente, dentro del linaje de los pterosaurios, existe un grupo de animales de tamaño reducido y de hábitos insectívoros y posiblemente nocturnos, los anurognátidos

(Figura 49), cuyo modo de vida se ha inferido a partir de las características de sus anillos escleróticos y apertura mandibular (Bennett 2007; Hone 2020; Wei et al. 2021), proponiéndose un modo de vida muy similar al de la Gallina ciega, lo que se complementa con descripciones de una orientación dorsal de sus ojos (Habib y Witton 2013).



Figura 49: Reconstrucción de una especie de anurognátido, *Sinomacrops bondei*. Modificado de (Wei et al. 2021). Imagen: Zhao Chuang.

Los antecedentes presentados sugieren la existencia de un ecotipo de vertebrados nocturnos e insectívoros que dependen de especializaciones visuales asociadas al campo visual dorsal para obtener su alimento, el que se presentaría en diversos linajes de manera convergente.

Otros aspectos relevantes sobre el sistema visual de la Gallina ciega: proyecciones profundas

Uno de los aspectos más llamativos de la anatomía visual de la Gallina ciega corresponde a la existencia de proyecciones retinianas que traspasan las capas retinorreceptivas habituales en otras aves (capa 7), adentrándose hasta la capa 9 (Figura 32).

Estas fibras se encuentran a lo largo de todo el TeO, y no parecen ser más densas en el engrosamiento putativo del TeO anterior dorsal, aunque su extensión parece ser mayor, de forma conjunta con el engrosamiento de las capas correspondientes (Figura 25). En las aves, sólo se encuentran fibras de esta naturaleza en dos casos: transitoriamente en el desarrollo temprano de los galliformes (Omi et al. 2011) y en una especie paleognata, la Perdiz chilena (*Nothoprocta perdicaria*), la que posee fibras que sólo llegan hasta la capa 8 (Krabichler et al. 2015).

Las posibles razones de la existencia de este sistema son difíciles de interpretar. Desde el plano de la especulación, una propuesta correspondería a que estas fibras podrían ser parte un eventual sistema atencional previamente no descrito, relacionado al circuito de reentrada de los núcleos del istmo y el TeO (Marín et al. 2012b). Esta posibilidad sería muy interesante de estudiar, particularmente debido a su posible vínculo con el fenómeno de desencadenamiento visual de la persecución de la presa.

Otros aspectos relevantes sobre el sistema visual de la Gallina ciega: mecanismos perceptuales

El mecanismo específico mediante el cual la Gallina ciega puede percibir a un insecto volador en condiciones de baja iluminación continúa siendo una interrogante, habiéndose propuesto varias hipótesis al respecto (algunas de las cuales, además de otras propuestas propias, se ilustran en la Figura 50). Estas propuestas varían respecto a los mecanismos perceptuales basados en diferencias entre objeto y fondo que dan como resultado la detección de la presa.

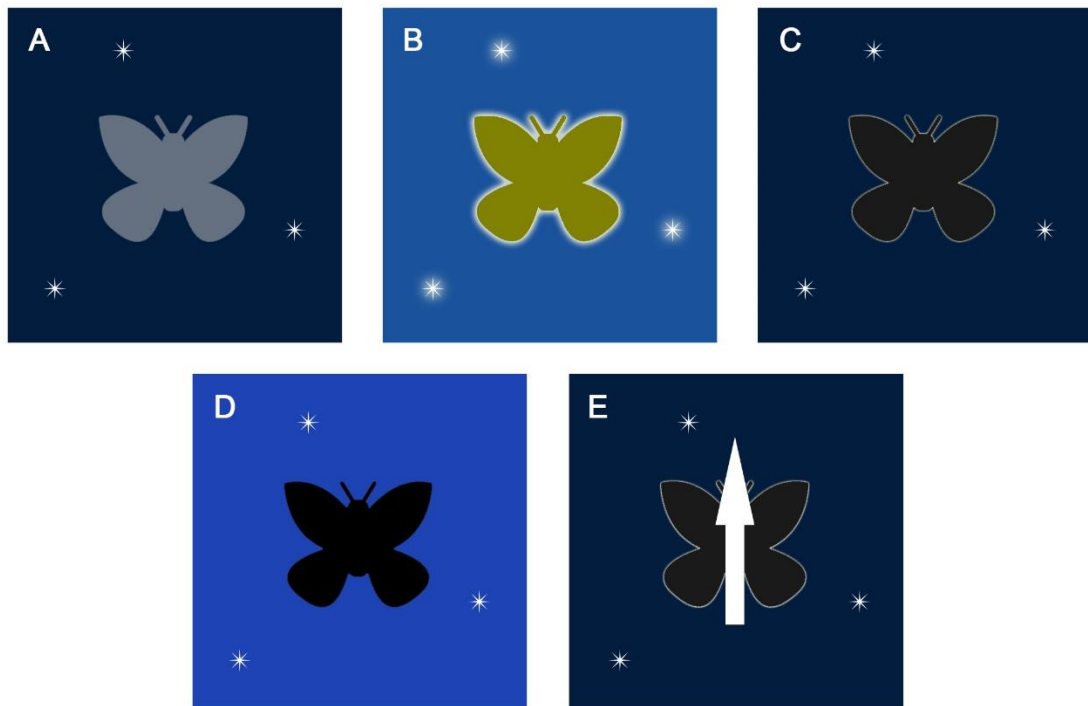


Figura 50: Propuestas para un mecanismo perceptual de detección de presas en condiciones de baja iluminación. **A:** Objeto relativamente oscuro, contra fondo oscuro. **B:** Objeto y fondo claros, a partir de un aumento en la sensibilidad del sistema visual. **C:** Objeto y fondo oscuros, con énfasis en el contraste entre el borde del objeto y el fondo. **D:** Objeto oscuro contra fondo iluminado (luna y estrellas). **E:** Objeto y fondo oscuros, con énfasis en el movimiento del objeto.

En el primer caso, las condiciones de iluminación, aun siendo bajas, permitirían que el objeto sea iluminado más que el fondo nocturno, a partir de fenómenos como el

reflejo de la iluminación estelar y lunar en el suelo. En el escenario B, el sistema visual de la Gallina ciega podría operar en condiciones de alta sensibilidad, a partir de mecanismos como la suma espacial o temporal, aumentando la ganancia de la imagen respecto del objeto y el fondo, pero a su vez afectando su resolución espacial. El caso C corresponde a una propuesta en la que al borde del objeto se le otorga mayor relevancia el procesamiento visual. El caso D es similar al primero (A), pero en este caso la percepción ocurre por las diferencias entre un objeto oscuro y el fondo iluminado por la luna y las estrellas. Finalmente, en el caso E se muestra la influencia que podría tener el movimiento de la presa en el proceso de detección.

En este trabajo, se presupuestaba la evaluación de estas propuestas a través de distintos experimentos conductuales, cuyo objetivo era determinar los umbrales de estimulación y el efecto que distintas combinaciones de iluminación de la presa y el fondo podrían generar sobre el éxito de captura. Lamentablemente, a causa de las restricciones causadas por la pandemia de COVID-19, no fue posible realizar dichos experimentos. Por ello, es necesario estudiar los aspectos psicofísicos de esta conducta.

Otros aspectos de la sensorialidad táctil en el contexto del forrajeo.

La sensorialidad propia del sistema de las cerdas rictales podría no ser el único *input* táctil que complementa a la visión en la conducta de forrajeo. El paladar de algunas especies de caprimúlgidos, así como el de otras especies relativamente cercanas (algunos vencejos), posee un alto nivel de irrigación sanguínea, al igual que una

estructura membranosa, y la presencia de un canal transpalatino, careciendo de la cubierta córnea proveniente de la ranfoteca, condición habitual en la mayoría de los grupos avianos (Cowles 1967; El-Mansi et al. 2020). De manera interesante, esta condición solo está presente en representantes insectívoros dentro del linaje de los Strisores (Caprimulgidae y Apodidae), estando ausente en los grupos frugívoros (Steatornithidae) y en aquellos que consumen principalmente vertebrados (Podargidae), aunque el trabajo de Cowles no examinó el paladar de representantes de Nyctibiidae, Hemiprocnidae y Trochilidae. No obstante, la especie de egotelo estudiada no presentó esta característica.

Se ha propuesto que la presencia de estas especializaciones palatinas podría ser el sustento de un sistema táctil propio del paladar de los caprimúlidos, a partir de la idea de que una estructura blanda y altamente irrigada podría ser a su vez en extremo sensible al movimiento (Cowles 1967; Jackson 2003). Esta noción podría ser congruente con el hecho de que esta zona de la cavidad faríngea posee proyecciones que desembocan en los núcleos trigeminales en otras aves, lo que resulta en que esta posibilidad es digna de ser explorada en la Gallina ciega en el futuro.

Finalmente, otro de los aspectos que no pudieron abordarse en este trabajo corresponde a los estudios funcionales de las cerdas rictales. En diversos modelos de aves y otros vertebrados, los estudios de genes de expresión temprana, tales como cFos y ZENK, han revelado diversas características propias de los núcleos táctiles, como su composición citoarquitectónica, además entregar luces sobre algunas propiedades psicofísicas como sus umbrales de estimulación táctil (Filipkowski et al. 2000; Bisler et al. 2002; Staiger et al. 2002; Staiger 2006). En este estudio se realizó un experimento

exploratorio de estimulación táctil de las cerdas rectales, y posterior análisis con c-Fos. Lamentablemente, este experimento no produjo resultados, posiblemente debido a las características del protocolo utilizado. Por tanto, sería conveniente profundizar por este camino.

Otros modos sensoriales: preguntas abiertas.

En este trabajo se estudió la complementación entre la visión y el tacto en el proceso del forrajeo. Sin embargo, existe la posibilidad de que otras modalidades sensoriales participen de esta conducta, o bien, posean un rol de importancia en otros contextos, tales como la navegación y las conductas sociales.

Para las aves nocturnas, el sentido de la audición resulta de particular importancia. A pesar de aquello, los estudios de las capacidades auditivas en Caprimulgiformes son escasos, siendo el Guácharo la especie más estudiada a causa de su capacidad de navegar en cuevas mediante la ecolocalización (Pettigrew y Konishi 1984; Brinkløv et al. 2013, 2017), cuyos llamados no son ultrasónicos. En las gallinas ciegas (Caprimulgidae), se ha mostrado que el volumen de los núcleos coliculares relacionados a la audición (principalmente el Núcleo mesencefálico lateral, par dorsal, MLd), no poseen hipertrofia, rasgo que sí está presente en rapaces nocturnas (estrígidos) que dependen de la complementación entre la visión y la audición en las conductas de forrajeo, y en menor medida, en especies que ecolocalizan (Iwaniuk et al. 2006).

Estos hechos, unidos a la ausencia de descripciones de llamadas ultrasónicas por parte de las Gallinas ciegas (cuya existencia probablemente habría sido descrita, ya que, al compartir un nicho ecológico y conductual con los murciélagos, es muy posible que las grabaciones de las llamadas ultrasónicas de estos últimos las hubiesen capturado accidentalmente), sustentan la idea de que la audición no sería especialmente relevante en el contexto del forrajeo. Esto difiere de las conductas de comunicación vocal, las que son extremadamente importantes en este linaje (Mengel et al. 1972; Rebbeck et al. 2001; Sandoval y Escalante 2011; Zwart et al. 2014; Reino et al. 2015; Liang et al. 2020; Knight et al. 2022).

Finalmente, uno de los aspectos más intrigantes de la biología sensorial de los caprimúlgidos dice relación con la importancia del olfato. Las gallinas ciegas poseen una anatomía nasal extremadamente peculiar (Figura 51), reminiscente de las narinas del grupo de los albatros y petreles (orden Procellariiformes), especialistas olfativos (Nevitt 2000, 2008; van Buskirk y Nevitt 2008; Nevitt et al. 2008; Cunningham y Nevitt 2011).



Figura 51: Anatomía de las narinas de una Gallina ciega. Imagen: Claire Spottiswoode.

En aquellos grupos, el olfato es relevante en las conductas sociales, pero también en el forrajeo, aunque esta conducta posee profundas diferencias en comparación con la búsqueda y captura de presas por parte de las gallinas ciegas. De todas formas, se ha mostrado que los Caprimulgiformes poseen un bulbo olfatorio de mayor tamaño relativo que el de los Strigiformes (Healy y Guilford 1990), aunque no es mayor que el de aves de otros linajes (Bang y Cobb 1968). El olfato en los caprimúlgidos podría estar relacionado con aspectos propios de las interacciones sociales, tales como el reconocimiento de pareja o de crías, lo que impulsa la necesidad de estudiar en profundidad esta posibilidad.

Conclusiones

En este trabajo, se describieron las características del sistema visual de la Gallina ciega, determinando la existencia de una especialización asociada al campo visual dorsal en rasgos como la orientación de las órbitas oculares, la estructura y orientación del campo visual binocular, la distribución de RGCs y la estructura del TeO. Las proyecciones retinianas descritas tienen como objetivo los núcleos primarios de las vías tectofugal y tálamofugal, así como del sistema óptico accesorio, habiéndose encontrado un tálamo dorsal complejo, y un TeO que recibe proyecciones visuales profundas.

Por otra parte, se logró encontrar evidencia suficiente para afirmar un rol táctil del sistema de cerdas rictales, a partir de la existencia de mecanorreceptores (Corpúsculos

de Herbst) en su base, los que proyectan hacia los núcleos del sistema trigeminal de forma somatotópica.

En su conjunto, estos resultados soportan la hipótesis de complementación dorsoventral del sistema visual (dorsal) y el sistema táctil de cerdas rictales (ventral), por lo que ambas modalidades sensoriales son complementarias en la conducta de forrajeo.

Estos hallazgos deberán ser profundizados, particularmente mediante la realización de estudios conductuales, los que permitan refrendar la importancia de estos sentidos en el contexto del mundo circundante (*umwelt*) de la Gallina ciega.

BIBLIOGRAFÍA

- Adibi M (2019) Whisker-Mediated Touch System in Rodents: From Neuron to Behavior. *Front Syst Neurosci* 13:1–24. doi: 10.3389/fnsys.2019.00040
- Aragones J, De Reyna LA, Recuerda P (1999) Visual communication and sexual selection in a nocturnal bird species, *Caprimulgus ruficollis*, a balance between crypsis and conspicuousness. *Wilson Bull* 111:340–345.
- Araya V (2020) eBird Checklist: S74866731. In: eBird An online database bird Distrib. abundance [web Appl. <https://ebird.org/ebird/view/checklist/S74866731>. Accessed 2 oct 2022
- Bang B, Cobb S (1968) The size of the olfactory bulb in 108 species of birds. *Auk* 85:55–61.
- Bennett SC (2007) A second specimen of the pterosaur *Anurognathus ammoni*. *Palaontologische Zeitschrift* 81:376–398. doi: 10.1007/BF02990250
- Berkhoudt H (1979) The Morphology and Distribution of Cutaneous Mechanoreceptors (Herbst and Grandry Corpuscles) in Bill and Tongue of the Mallard (*Anas platyrhynchos L.*). *Netherlands J Zool* 30:1–34. doi: 10.1163/002829680X00014
- Bisler S, Schleicher A, Gass P, et al (2002) Expression of c-Fos, ICER, Krox-24 and JunB in the whisker-to-barrel pathway of rats: Time course of induction upon whisker stimulation by tactile exploration of an enriched environment. *J Chem Neuroanat* 23:187–198. doi: 10.1016/S0891-0618(01)00155-7
- Bravo H, Pettigrew JD (1981) The distribution of neurons projecting from the retina and visual cortex to the thalamus and tectum opticum of the barn owl, *Tyto alba*, and the burrowing owl, *Speotyto cunicularia*. *J Comp Neurol* 199:419–441. doi: 10.1002/cne.901990307
- Brigham RM, Barclay RMR (1992) Lunar influence on foraging and nesting activity of common poorwills (*Phalaenoptilus nuttallii*). *Auk* 109:315–320.
- Brigham RM, Barclay RMR (1995) Prey Detection By Common Nighthawks - Does Vision Impose a Constraint. *Ecoscience* 2:276–279.
- Brinkløv S, Elemans CPH, Ratcliffe JM (2017) Oilbirds produce echolocation signals beyond their best hearing range and adjust signal design to natural light conditions. *R Soc Open Sci* 4:170255. doi: 10.1098/rsos.170255
- Brinkløv S, Fenton MB, Ratcliffe JM (2013) Echolocation in Oilbirds and swiftlets. *Front Physiol* 4:123. doi: 10.3389/fphys.2013.00123
- Brinkløv S, Warrant E (2017) Oilbirds. *Curr Biol* 27:R1145–R1147. doi: 10.1016/j.cub.2017.08.071
- Brooke MDL, Hanley S, Laughlin SB (1999) The scaling of eye size with body mass in birds. *Proc R Soc B Biol Sci* 266:405–412. doi: 10.1098/rspb.1999.0652
- Brown RE, Fedde MR (1993) Airflow sensors in the avian wing. *J Exp Biol* 179:13–30.
- Bühler P (1970) Schädelmorphologie und Kiefermechanik der Caprimulgidae (Aves). *Zeitschrift für Morphol der Tiere* 66:337–399. doi: 10.1007/BF00305707
- Burns RB, Wight PA (1970) The distribution of Herbst corpuscles in the foot of the

- domestic fowl (*Gallus domesticus*). Res Vet Sci 11:585–587. doi: 10.1016/s0034-5288(18)34260-7
- Cardenas S, Cardona LM, Echeverry-Galvis MA, Stevenson PR (2020) Movement patterns and habitat preference of oilbirds (*Steatornis caripensis*) in the southern andes of Colombia. Avian Conserv Ecol 15:1–20. doi: 10.5751/ACE-01564-150205
- Carr CE, Konishi M (1990) A circuit for detection of interaural time differences in the brain stem of the barn owl. J Neurosci 10:3227–46.
- Castro I, Cunningham SJ, Gsell AC, et al (2010) Olfaction in birds: A closer look at the kiwi (Apterygidae). J Avian Biol 41:213–218. doi: 10.1111/j.1600-048X.2010.05010.x
- Chen A, Field DJ (2020) Phylogenetic definitions for Caprimulgimorphae (Aves) and major constituent clades under the International Code of Phylogenetic Nomenclature. Vertebr Zool 70:571–585. doi: 10.26049/VZ70-4-2020-03
- Cleere N (1998) Nightjars. A guide to the Nightjars, Nighthawks and their relatives. Yale University Press, New Haven
- Cleere N (2010) Nightjars, Potoos, Frogmouths, Oilbird, and Owlet-nightjars of the World. Princeton University Press, Princeton, New Jersey
- Cleere N (2006) A new subspecies of Band-winged Nightjar *Caprimulgus longirostris* from central Chile. Bull Br Ornithol Club 126:12–19.
- Coimbra JP, Collin SP, Hart NS (2014) Topographic specializations in the retinal ganglion cell layer correlate with lateralized visual behavior, ecology, and evolution in cockatoos. J Comp Neurol 522:3363–3385. doi: 10.1002/cne.23637
- Coimbra JP, Marceliano MLV, Andrade-da-Costa BLDS, Yamada ES (2006) The retina of tyrant flycatchers: topographic organization of neuronal density and size in the ganglion cell layer of the great kiskadee *Pitangus sulphuratus* and the rusty margined flycatcher *Myiozetetes cayanensis* (Aves: Tyrannidae). Brain Behav Evol 68:15–25. doi: 10.1159/000092310
- Coimbra JP, Trévia N, Marceliano MLV, et al (2009) Number and distribution of neurons in the retinal ganglion cell layer in relation to foraging behaviors of tyrant flycatchers. J Comp Neurol 514:66–73. doi: 10.1002/cne.21992
- Conover MR, Miller DE (1980) Rictal Bristle Function in Willow Flycatcher. Condor 82:469–471.
- Corfield JR, Eisthen HL, Iwaniuk AN, Parsons S (2014) Anatomical specializations for enhanced olfactory sensitivity in Kiwi, *Apteryx mantelli*. Brain Behav Evol 84:214–226. doi: 10.1159/000365564
- Corfield JR, Gsell AC, Brunton D, et al (2011) Anatomical specializations for nocturnality in a critically endangered parrot, the Kakapo (*Strigops habroptilus*). PLoS One 6:e22945. doi: 10.1371/journal.pone.0022945
- Cowles GS (1967) The palate of the Red-necked Nightjar *Caprimulgus ruficollis* with a description of a new feature. Ibis (Lond 1859) 109:260–265.
- Crestol S (2020) Band-winged Nightjar (*Systellura longirostris*). En: Birds of the World. Cornell Lab of Ornithology, <https://doi.org/10.2173/bow.bawnig1.01>,

- Cunningham GB, Nevitt GA (2011) Evidence for olfactory learning in procellariiform seabird chicks. *J Avian Biol* 42:85–88. doi: 10.1111/j.1600-048X.2010.05184.x
- Cunningham SJ (2010) Tactile senses and foraging in birds, with emphasis on kiwi. Massey University, Manawatu, New Zealand
- Cunningham SJ, Alley MR, Castro I, et al (2010) Bill Morphology of Ibises Suggests a Remote-Tactile Sensory System for Prey Detection. *Auk* 127:308–316. doi: 10.1525/auk.2009.09117
- Cunningham SJ, Alley MR, Castro I (2011) Facial bristle feather histology and morphology in New Zealand birds: implications for function. *J Morphol* 272:118–128. doi: 10.1002/jmor.10908
- Cunningham SJ, Corfield JR, Iwaniuk AN, et al (2013) The anatomy of the bill tip of kiwi and associated somatosensory regions of the brain: comparisons with shorebirds. *PLoS One* 8:e80036. doi: 10.1371/journal.pone.0080036
- de Busserolles F, Marshall NJ (2017) Seeing in the deep-sea: Visual adaptations in lanternfishes. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 372:
- De Mendoza RS, Carril J, Degrange FJ, et al (2022) Redefining the simplicity of the craniomandibular complex of nightjars: The case of *Systellura longirostris* (Aves: Caprimulgidae) by means of anatomical network analysis. *J Morphol.* doi: 10.1002/jmor.21482
- Delaunay MG, Charter M, Grant RA (2022) Anatomy of bristles on the nares and rictus of western barn owls (*Tyto alba*). *J Anat* 241:527–534. doi: 10.1111/joa.13655
- Delaunay MG, Larsen C, Lloyd H, et al (2020) Anatomy of avian rictal bristles in Caprimulgiformes reveals reduced tactile function in open-habitat, partially diurnal foraging species. *J Anat* 237:355–366. doi: 10.1111/joa.13188
- Demmel Ferreira MM, Tambussi CP, Degrange FJ, et al (2019) The cranio-mandibular complex of the nightjar *Systellura longirostris* (Aves, Caprimulgiformes): functional relationship between osteology, myology and feeding. *Zoology* 132:6–16. doi: 10.1016/j.zool.2018.11.001
- Dubbeldam JL (1998) The sensory trigeminal system in birds: input, organization and effects of peripheral damage. A review. *Arch Physiol Biochem* 106:338–45. doi: 10.1076/apab.106.5.338.4367
- Dyer M (1976) On the function of rictal bristles, with reference to nigerian birds. *Niger Ornithol Soc Bull* 12:45–48.
- EI-Mansi A, Al-Kahtani M, Abumandour M, et al (2020) Gross Anatomical and Ultrastructural Characterization of the Oropharyngeal Cavity of the Egyptian Nightjar *Caprimulgus aegyptius*: Functional Dietary Implications. *Ornithol Sci* 19:145–158. doi: 10.2326/osj.19.145
- Faunes M, Wild JM (2017) The ascending projections of the nuclei of the descending trigeminal tract (nTTD) in the zebra finch (*Taeniopygia guttata*). *J Comp Neurol* 2832–2846. doi: 10.1002/cne.24247
- Faunes M, Wild JM, Finger T (2017) The sensory trigeminal complex and the organisation of its primary afferents in the zebra finch (*Taeniopygia guttata*). *J Comp Neurol* 2820–2831. doi: 10.1002/cne.24249

- Fenton MB, Fleming TH (1976) Ecological Interactions between Bats and Nocturnal Birds. *Biotropica* 8:104. doi: 10.2307/2989629
- Fernández-Juricic E, Moore BA, Doppler M, et al (2011) Testing the terrain hypothesis: Canada geese see their world laterally and obliquely. *Brain Behav Evol* 77:147–158. doi: 10.1159/000326053
- Ferreira de Vasconcelos M, Cunha Figeredo C, Silva Oliveira R (1999) Táticas de forrageamento do bacurau-da-telha *Caprimulgus longirostris* (Aves, Caprimulgidae) na Serra do Curral, Minas Gerais, Brasil. *Bol do Mus Biol Mello Leitaó (Nova Série)* 10:33–38.
- Filipkowski RK, Rydz M, Berdel B, et al (2000) Tactile experience induces c-Fos expression in rat barrel cortex. *Learn Mem* 7:116–122. doi: 10.1101/lm.7.2.116
- Fuentes J (2020) eBird Checklist: S74677027. In: eBird An online database bird Distrib. abundance [web Appl. <https://ebird.org/ebird/view/checklist/S74677027>. Accessed 2 oct 2022
- Gerkema MP, Davies WIL, Foster RG, et al (2013) The nocturnal bottleneck and the evolution of activity patterns in mammals. *Proc R Soc B* 280:20130508. doi: 10.1098/rspb.2013.0508
- Gottschaldt K-M (1974) Mechanoreceptors in the Beaks of Birds. *Symp Mechanoreception* 109–113. doi: 10.1007/978-3-663-01719-6_8
- Gottschaldt KM, Lausmann S (1974) The peripheral morphological basis of tactile sensibility in the beak of geese. *Cell Tissue Res* 153:477–496. doi: 10.1007/BF00231542
- Gundersen HJG, Jensen EB (1987) The efficiency of systematic sampling in stereology and its prediction*. *J Microsc* 147:229–263.
- Gutiérrez-Ibáñez C, Iwaniuk AN, Lisney TJ, et al (2012) Functional implications of species differences in the size and morphology of the isthmo optic nucleus (ION) in birds. *PLoS One* 7:e37816. doi: 10.1371/journal.pone.0037816
- Gutiérrez-Ibáñez C, Iwaniuk AN, Lisney TJ, Wylie DR (2013) Comparative study of visual pathways in owls (Aves: Strigiformes). *Brain Behav Evol* 81:27–39. doi: 10.1159/000343810
- Habib MB, Witton MP (2013) Functional morphology of anurognathid pterosaurs and the evolution of insectivory in the Pterosauria. En: *International Symposium on Pterosaurs*. pp 74–76
- Hagelin JC (2004) Observations on the olfactory ability of the Kakapo *Strigops habroptilus*, the critically endangered parrot of New Zealand. *Ibis (Lond 1859)* 146:161–164. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2004.00212.x>
- Hall MI, Kamilar JM, Kirk EC (2012) Eye shape and the nocturnal bottleneck of mammals. *Proc R Soc B* 279:4962–4968. doi: 10.1098/rspb.2012.2258
- Hall MI, Ross CF (2007) Eye shape and activity pattern in birds. *J Zool* 271:437–444. doi: 10.1111/j.1469-7998.2006.00227.x
- Head VRL (2015) *The Rarest Bird in the World: The Search for the Nechisar Nightjar*. Pegasus Books, New York

- Healy S, Guilford T (1990) Olfactory-Bulb Size and Nocturnality in Birds. *Evolution* (N Y) 44:339–346.
- Heesy CP (2008) Ecomorphology of Orbit Orientation and the Adaptive Significance of Binocular Vision in Primates and Other Mammals. *Brain Behav Evol* 71:54–67. doi: 10.1159/000108621
- Heesy CP, Hall MI (2010) The nocturnal bottleneck and the evolution of mammalian vision. *Brain Behav Evol* 75:195–203. doi: 10.1159/000314278
- Hoffmann D, Epifânio AD, Vasconcelos MF De (2010) Nesting of Band-winged Nightjar *Caprimulgus l. longirostris* in eastern Brazil, including the first description of chicks. *Cotinga* 32:142–145.
- Hoffmann S, Vega-Zuniga T, Greiter W, et al (2016) Congruent representation of visual and acoustic space in the superior colliculus of the echolocating bat *Phyllostomus discolor*. *Eur J Neurosci* 44:2685–2697. doi: 10.1111/ejn.13394
- Holland RA, Wikelski M, Kümme F, Bosque C (2009) The secret life of oilbirds: New insights into the movement ecology of a unique avian frugivore. *PLoS One* 4:1–6. doi: 10.1371/journal.pone.0008264
- Holyoak DT (2001) *Nightjars and Their Allies: The Caprimulgiformes*. Oxford University Press, New York
- Hone DWE (2020) A Review of the Taxonomy and Palaeoecology of the Anurognathidae (Reptilia, Pterosauria). *Acta Geol. Sin. (English Ed.* 94:1676–1692.
- Hörster W (1990) Histological and electrophysiological investigations on the vibration-sensitive receptors (Herbst corpuscles) in the wing of the pigeon (*Columba livia*). *J Comp Physiol A* 166:663–673. doi: 10.1007/BF00240016
- Idé C, Munger BL (1978) A cytologic study of grandry corpuscle development in chicken toe skin. *J Comp Neurol* 179:301–324. doi: 10.1002/cne.901790205
- Ingels J, Oniki Y, Willis EO (1999) Opportunistic adaptations to man-induced habitat changes by some South American caprimulgidae. *Rev Bras Biol - RBB* 59:563–566. doi: 10.1590/S0034-71081999000400005
- Iwaniuk AN, Clayton DH, Wylie DRW (2006) Echolocation, vocal learning, auditory localization and the relative size of the avian auditory midbrain nucleus (MLd). *Behav Brain Res* 167:305–317. doi: 10.1016/j.bbr.2005.09.015
- Iwaniuk AN, Gutierrez-Ibanez C, Pakan JMP, Wylie DR (2010a) Allometric scaling of the tectofugal pathway in birds. *Brain Behav Evol* 75:122–137. doi: 10.1159/000311729
- Iwaniuk AN, Heesy CP, Hall MI (2010b) Morphometrics of the eyes and orbits of the nocturnal Swallow-tailed Gull (*Creagrus furcatus*). *Can J Zool* 88:855–865. doi: 10.1139/Z10-051
- Iwaniuk AN, Heesy CP, Hall MI, Wylie DRW (2008) Relative Wulst volume is correlated with orbit orientation and binocular visual field in birds. *J Comp Physiol A* 194:267–282. doi: 10.1007/s00359-007-0304-0
- Iwaniuk AN, Wylie DR (2020) Sensory systems in birds: What we have learned from studying sensory specialists. *J Comp Neurol* 528:2902–2918. doi:

10.1002/cne.24896

- Iwaniuk AN, Wylie DRW (2006) The evolution of stereopsis and the Wulst in caprimulgid birds: A comparative analysis. *J Comp Physiol A* 192:1313–1326. doi: 10.1007/s00359-006-0161-2
- Jackson HD (2003) A review of foraging and feeding behaviour, and associated anatomical adaptations, in Afrotropical nightjars. *Ostrich* 74:187–204.
- Jackson HD (2007) Measurements and functions of the pectinated claws and rectal bristles of Fiery-necked Nightjars *Caprimulgus pectoralis* and some congeners. *Ostrich* 78:641–643. doi: 10.2989/OSTRICH.2007.78.3.12.323
- Jerison HJ (1973) *Evolution of the Brain and Intelligence*. Academic Press, New York
- Jetz W, Steffen J, Linsenmair KE (2003) Effects of light and prey availability on nocturnal, lunar and seasonal activity of tropical nightjars. *Oikos* 103:627–639. doi: 10.1034/j.1600-0706.2003.12856.x
- Kaplan G (2018) *Tawny Frogmouth*. CSIRO Publishing, Victoria, Australia
- Karten HJ, Hodos W, Nauta WJH, Revzin AM (1973) Neural connections of the 'visual Wulst' of the avian telencephalon. *Experimental studies in the pigeon and owl*. *Comp Neurol* 150:253–278.
- Karten HJ, Nauta WJH (1968) Organization of retinothalamic projections in the pigeon and the owl. *Anat Rec* 160:373.
- Knight EC, Brigham RM, Bayne EM (2022) The Big Boom Theory: The Common Nighthawk wing-boom display delineates exclusive nesting territories. *Ornithology* 139:1–10. doi: 10.1093/ornithology/ukab066
- Knudsen EI (2002) Instructed learning in the auditory localization pathway of the barn owl. *Nature* 417:322–8. doi: 10.1038/417322a
- Knudsen EI (1982) Auditory and Visual Maps of Space in the Optic Tectum of the Owl. *J Neurosci* 2:1177–1194.
- Konishi M, Knudsen EI (1979) The oilbird: hearing and echolocation. *Science* 204:425–427. doi: 10.1126/science.441731
- Krabichler Q, Vega-Zuniga T, Morales C, et al (2015) The visual system of a Palaeognathous bird: Visual field, retinal topography and retino-central connections in the Chilean Tinamou (*Nothoprocta perdicaria*). *J Comp Neurol* 523:226–250. doi: 10.1002/cne.23676
- Labouyrie F (2022) Feather characteristics for eye protection in an insectivorous passerine : the Iberian grey shrike *Lanius meridionalis*, in southern France. *Authorea Prepr* 1–12. doi: 10.22541/au.165836705.56789664/v1
- Land MF, Nilsson D-E (2012) *Animal Eyes*, Second Ed. Oxford University Press, New York
- Le Duc D, Schöneberg T (2016) Adaptation to nocturnality – learning from avian genomes. *BioEssays* 38:694–703.
- Lederer R (1972) The Role of Avian Rictal Bristles. *Wilson Bull* 84:193–197.
- Liang SH, Walther BA, Jen CH, Chen CC (2020) Acoustic preadaptation to transmit vocal individuality of savanna nightjars in noisy urban environments. *Sci Rep* 1–13.

doi: 10.1038/s41598-020-75371-4

- Lisney TJ, Iwaniuk AN, Bandet MV, Wylie DR (2012a) Eye shape and retinal topography in owls (Aves: Strigiformes). *Brain Behav Evol* 79:218–236. doi: 10.1159/000337760
- Lisney TJ, Iwaniuk AN, Kolominsky J, et al (2012b) Interspecific variation in eye shape and retinal topography in seven species of galliform bird (Aves: Galliformes: Phasianidae). *J Comp Physiol A Neuroethol Sens Neural Behav Physiol* 198:717–731. doi: 10.1007/s00359-012-0742-1
- Lisney TJ, Stecyk K, Kolominsky J, et al (2013) Ecomorphology of eye shape and retinal topography in waterfowl (Aves: Anseriformes: Anatidae) with different foraging modes. *J Comp Physiol A* 199:385–402. doi: 10.1007/s00359-013-0802-1
- Lucas AM, Stettenheim PR (1972) *Avian anatomy - Integument*. United States Department of Agriculture, Washington DC
- Luksch H (2003) Cytoarchitecture of the avian optic tectum: neuronal substrate for cellular computation. *Rev Neurosci* 14:85–106.
- Manger PR, Elston GN, Pettigrew JD (2002) Multiple maps and activity-dependent representational plasticity in the anterior Wulst of the adult barn owl (*Tyto alba*). *Eur J Neurosci* 16:743–750. doi: 10.1046/j.1460-9568.2002.02119.x
- Mardon J, Nesterova AP, Traugott J, et al (2010) Insight of scent: experimental evidence of olfactory capabilities in the wandering albatross (*Diomedea exulans*). *J Exp Biol* 213:558–63. doi: 10.1242/jeb.032979
- Marín GE, Rojas LM, Ramírez Y, et al (2012a) Retinal morphology and electroretinography in two visually foraging Charadriiformes birds with different feeding activity rhythms: the Double-striped Thick-knee (*Burhinus bistriatus*) and the Southern lapwing (*Vanellus chilensis*). *Biol* 10:6–23.
- Marín GJ, Durán E, Morales C, et al (2012b) Attentional capture? Synchronized feedback signals from the isthmi boost retinal signals to higher visual areas. *J Neurosci* 32:1110–22. doi: 10.1523/JNEUROSCI.4151-11.2012
- Marín M (2019) Sobre la biología reproductiva de la plasta *Systellura longirostris bifasciatus* en Chile central. *Bol del Mus Nac Hist Nat Chile* 68:83–92.
- Martin GR (2017a) *The Sensory Ecology of Birds*. Oxford University Press, Oxford
- Martin GR (1990) *Birds by Night*. T & AD Poyser, London
- Martin GR (1977) Absolute visual threshold and scotopic spectral sensitivity in the tawny owl *Strix aluco*. *Nature* 268:636–638. doi: 10.1038/268636a0
- Martin GR (2007) Visual fields and their functions in birds. *J Ornithol* 148:547–562. doi: 10.1007/s10336-007-0213-6
- Martin GR (2017b) What Drives Bird Vision? Bill Control and Predator Detection Overshadow Flight. *Front Neurosci* 11:1–16. doi: 10.3389/fnins.2017.00619
- Martin GR (1984) The visual fields of the tawny owl, *Strix aluco* L. *Vision Res* 24:1739–1751. doi: 10.1016/0042-6989(84)90005-1
- Martin GR (1994) Visual fields in the Stone-curlew *Burhinus oediacernus*. *Ibis (Lond 1859)* 136:448–453.

- Martin GR (2009) What is binocular vision for? A birds' eye view. *J Vis* 9:1–19. doi: 10.1167/9.11.14.Introduction
- Martin GR, Katzir G (1999) Visual fields in Short-toed Eagles, *Circaetus gallicus* (Accipitridae), and the function of binocularity in birds. *Brain Behav Evol* 53:55–66. doi: 6582
- Martin GR, Rojas LM, Ramirez Figueroa YM, McNeil R (2004a) Binocular vision and nocturnal activity in Oilbirds (*Steatornis caripensis*) and Pauraques (*Nyctidromus albicollis*): Caprimulgiformes. *Ornitol Neotrop* 15:233–242.
- Martin GR, Rojas LM, Ramírez Y, McNeil R (2004b) The eyes of oilbirds (*Steatornis caripensis*): pushing at the limits of sensitivity. *Naturwissenschaften* 91:26–29. doi: 10.1007/s00114-003-0495-3
- Martin GR, Wilson K-J, Martin Wild J, et al (2007) Kiwi forego vision in the guidance of their nocturnal activities. *PLoS One* 2:e198. doi: 10.1371/journal.pone.0000198
- Mayr G (2010) Phylogenetic relationships of the paraphyletic 'caprimulgid' birds (nightjars and allies). *J Zool Syst Evol Res* 48:126–137. doi: 10.1111/j.1439-0469.2009.00552.x
- McNeil R, McSween A, Lachapelle P (2005) Comparison of the retinal structure and function in four bird species as a function of the time they start singing in the morning. *Brain Behav Evol* 65:202–14. doi: 10.1159/000083881
- McNeil R, Rojas LM, Marín G, Figueroa YMR (2004) Actividad nocturna y visión en aves playeras de la región neotropical. *Ornitol Neotrop* 15:223–232.
- Menegaz RA, Kirk EC (2009) Septa and processes: convergent evolution of the orbit in haplorhine primates and strigiform birds. *J Hum Evol* 57:672–687. doi: 10.1016/j.jhevol.2009.04.010
- Mengel RM, Sharpe RS, Woolfenden GE (1972) Wing Clapping in Territorial and Courtship Behavior of the Chuck-Will's-Widow and Poor-Will (Caprimulgidae). *Auk* 89:440–444. doi: 10.2307/4084219
- Mitkus M, Chaib S, Lind O, Kelber A (2014) Retinal ganglion cell topography and spatial resolution of two parrot species: budgerigar (*Melopsittacus undulatus*) and Bourke's parrot (*Neopsephotus bourkii*). *J Comp Physiol A* 200:371–384. doi: 10.1007/s00359-014-0894-2
- Mouritsen H, Feenders G, Liedvogel M, et al (2005) Night-vision brain area in migratory songbirds. *Proc Natl Acad Sci U S A* 102:8339–44. doi: 10.1073/pnas.0409575102
- Nafstad P (1986) On the avian Merkel cells. *J Anat* 25–33.
- Nafstad PHJ, Andersen AE (1970) Ultrastructural investigation on the innervation of the Herbst corpuscle. *Zeitschrift für Zellforsch und Mikroskopische Anat* 103:109–114. doi: 10.1007/BF00335404
- Nevitt GA (2000) Olfactory foraging by Antarctic procellariiform seabirds: life at high Reynolds numbers. *Biol Bull* 198:245–53.
- Nevitt GA (2008) Sensory ecology on the high seas: the odor world of the procellariiform seabirds. *J Exp Biol* 211:1706–13. doi: 10.1242/jeb.015412
- Nevitt GA, Losekoot M, Weimerskirch H (2008) Evidence for olfactory search in

- wandering albatross, *Diomedea exulans*. Proc Natl Acad Sci U S A 105:4576–4581. doi: 10.1073/pnas.0709047105
- Nicol JAC, Arnott HJ (1974) Tapeta Lucida in the Eyes of Goatsuckers (Caprimulgidae). Proc R Soc B Biol Sci 187:349–352. doi: 10.1098/rspb.1974.0079
- Nieuwenhuys R, Donkelaar HJ, Nicholson C, et al (1998) The central nervous system of vertebrates. Springer, Berlin
- Nikolaev YA, Feketa V V., Anderson EO, et al (2020) Lamellar cells in Pacinian and Meissner corpuscles are touch sensors. Sci Adv 6:1–10. doi: 10.1126/sciadv.abe6393
- Ollivier FJ, Samuelson DA, Brooks DE, et al (2004) Comparative morphology of the tapetum lucidum (among selected species). Vet Ophthalmol 7:11–22. doi: 10.1111/j.1463-5224.2004.00318.x
- Omi M, Harada H, Nakamura H (2011) Identification of retinotectal projection pathway in the deep tectal laminae in the chick. J Comp Neurol 519:2615–2621. doi: 10.1002/cne.22642
- Peña JL, DeBello WM (2010) Auditory processing, plasticity, and learning in the barn owl. ILAR J 51:338–352. doi: 10.1093/ilar.51.4.338
- Petersen CCH (2019) Sensorimotor processing in the rodent barrel cortex. Nat Rev Neurosci 20:533–546. doi: 10.1038/s41583-019-0200-y
- Pettigrew JD (1986) The evolution of binocular vision. En: Pettigrew JD, Sanderson K, Levick W (eds) Visual neuroscience. Cambridge University Press, Cambridge, pp 208–222
- Pettigrew JD, Dreher B, Hopkins CS, et al (1988) Peak Density and Distribution of Ganglion Cells in the Retinae of Microchiropteran Bats: Implications for Visual Acuity. Brain Behav Evol 32:39–56.
- Pettigrew JD, Konishi M (1984) Some observations on the visual system of the oilbird, *Steatornis caripensis*. Nat Geo Soc Res Rep 16:439–450.
- Pettigrew JD, Konishi M (1976) Neurons selective for orientation and binocular disparity in the visual wulst of the barn owl (*Tyto alba*). Science (80-) 193:675–678. doi: 10.1126/science.948741
- Piersma T, Aelst R Van, Kurk K, et al (1998) A new pressure sensory mechanism for prey detection in birds: the use of principles of seabed dynamics? Proc R Soc B Biol Sci 265:1377–1383. doi: 10.1098/rspb.1998.0445
- Pulgar G, Guardiola R, Abarca J (2020) eBird Checklist: S75040196. In: eBird An online database bird Distrib. abundance [web Appl. <https://ebird.org/ebird/view/checklist/S75040196>. Accessed 2 oct 2022
- Ravache A, Bourgeois K, Thibault M, et al (2020) Flying to the moon: Lunar cycle influences trip duration and nocturnal foraging behavior of the wedge-tailed shearwater *Ardenna pacifica*. J Exp Mar Bio Ecol 525:151322. doi: 10.1016/j.jembe.2020.151322
- Rebbeck M, Corrick R, Eaglestone B, Stainton C (2001) Recognition of individual European Nightjars *Caprimulgus europaeus* from their song. Ibis (Lond 1859) 143:468–475. doi: 10.1111/j.1474-919X.2001.tb04948.x

- Reino L, Porto M, Santana J, Osiejuk TS (2015) Influence of moonlight on nightjars' vocal activity: a guideline for nightjar surveys in Europe. *Biologia (Bratisl)* 70:968–973. doi: 10.1515/biolog-2015-0099
- Rojas LM, Ramírez F YM, Marín G, McNeil R (2004a) Capacidad visual en Caprimulgiformes. *Ornitol Neotrop* 15:251–260.
- Rojas LM, Ramírez Y, McNeil R, et al (2004b) Retinal morphology and electrophysiology of two Caprimulgiformes birds: The cave-living and nocturnal oilbird (*Steatomis caripensis*), and the crepuscularly and nocturnally foraging common pauraque (*Nyctidromus albicollis*). *Brain Behav Evol* 64:19–33. doi: 10.1159/000077540
- Salazar JE (2015) Evidencias de la transición evolutiva desde hábitos nocturnos a diurnos en la estructura anatómica de las vías visuales en aves: Un estudio en el linaje de las Gallinas Ciegas y Picaflores (Aves: Strisores). MSc Thesis. Universidad de Chile
- Salazar JE (2018) Gallina ciega chica: *Systellura decussata*. En: Medrano F, Barros R, Norambuena H V, et al. (eds) Atlas de las aves nidificantes de Chile. Red de Observadores de Aves y Vida Silvestre de Chile, pp 144–145
- Salazar JE, Barros R (2018) Gallina ciega común: *Systellura longirostris*. En: Medrano F, Barros R, Norambuena H V, et al. (eds) Atlas de las aves nidificantes de Chile. Red de Observadores de Aves y Vida Silvestre de Chile, pp 142–143
- Salazar JE, Severin D, Vega-Zuniga T, et al (2019) Anatomical specializations related to foraging in the visual system of a nocturnal insectivorous bird, the Band-winged Nightjar (Aves: Caprimulgiformes). *Brain Behav Evol* 94:27–36. doi: 10.1159/000504162
- Sallaberry M, Yury Yáñez R, Rubilar-Rogers D, Soto S (2007) La colección osteológica de aves de la Facultad De Ciencias, Universidad De Chile. *Not Mens Mus Nac Hist Nat* 358:33–38.
- Sandoval L, Escalante I (2011) Song description and individual variation in males of the common pauraque (*Nyctidromus albicollis*). *Ornitol Neotrop* 22:173–185.
- Saxod R (1988) Morphogenetic Interactions in the Development of Avian Cutaneous Sensory Receptors. En: Hnik P, Soukup T, Vejsada R, Zelena J (eds) *Mechanoreceptors: Development, Structure and Function*. Springer, Boston,
- Schildmacher H (1931) Untersuchungen über die Funktion der Herbstschen Körperchen. *J Ornithol* 79:374–415.
- Schmitz L, Motani R (2010) Morphological differences between the eyeballs of nocturnal and diurnal amniotes revisited from optical perspectives of visual environments. *Vision Res* 50:936–946. doi: 10.1016/j.visres.2010.03.009
- Schneider ER, Anderson EO, Mastrotto M, et al (2017) Molecular basis of tactile specialization in the duck bill. *Proc Natl Acad Sci U S A* 114:13036–13041. doi: 10.1073/pnas.1708793114
- Schneider ER, Mastrotto M, Laursen WJ, et al (2014) Neuronal mechanism for acute mechanosensitivity in tactile-foraging waterfowl. *Proc Natl Acad Sci U S A* 111:14941–6. doi: 10.1073/pnas.1413656111

- Schulenberg T, Robbins M (2015) Proposal (677) to South American Classification Committee: Recognize *Systellura longirostris ruficervix*, *Systellura longirostris roraimae*, and *Systellura longirostris decussata* as species. <https://www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACCprop677.htm>. Accessed 29 sep 2022
- Seneviratne SS, Jones IL (2008) Mechanosensory function for facial ornamentation in the whiskered auklet, a crevice-dwelling seabird. *Behav Ecol* 19:784–790. doi: 10.1093/beheco/arn029
- Sigurðsson S, Cracraft J (2014) Deciphering the diversity and history of New World nightjars (Aves: Caprimulgidae) using molecular phylogenetics. *Zool J Linn Soc* 170:506–545. doi: 10.1111/zoj.12109
- Snow DW (1962) The natural history of the oilbird, *Steatornis caripensis*, in Trinidad, W.I. Part 2. Population, breeding ecology and food. *Zool Sci Contrib New York Zool Soc* 47:199–221. doi: 10.5962/p.203332
- Stager KE (1967) Avian olfaction. *Am Zool* 7:415–420. doi: 10.1093/icb/7.3.415
- Staiger JF (2006) Immediate-early gene expression in the barrel cortex. *Somatosens Mot Res* 23:135–146. doi: 10.1080/08990220601045411
- Staiger JF, Masannek C, Bisler S, et al (2002) Excitatory and inhibitory neurons express c-Fos in barrel-related columns after exploration of a novel environment. *Neuroscience* 109:687–699. doi: 10.1016/S0306-4522(01)00501-2
- Stettenheim PR (2000) The Integumentary Morphology of Modern Birds--An Overview. *Integr Comp Biol* 40:461–477. doi: 10.1093/icb/40.4.461
- Stevenson PR, Cardona LM, Acosta-Rojas DC, et al (2017) Diet of oilbirds (*Steatornis caripensis*) in Cueva de los Guacharos National Park (Colombia): Temporal variation in fruit consumption, dispersal, and seed morphology. *Ornitol Neotrop* 28:295–307.
- Suthers RA, Hector DH (1985) The physiology of vocalization by the echolocating oilbird, *Steatornis caripensis*. *J Comp Physiol A* 156:243–266. doi: 10.1007/BF00610867
- Thomas RJ, Székely T, Cuthill IC, et al (2002) Eye size in birds and the timing of song at dawn. *Proc Biol Sci* 269:831–7. doi: 10.1098/rspb.2001.1941
- Troscianko J, von Bayern AMP, Chappell J, et al (2012) Extreme binocular vision and a straight bill facilitate tool use in New Caledonian crows. *Nat Commun* 3:1110. doi: 10.1038/ncomms2111
- Tyrrell LP, Moore BA, Loftis C, Fernández-Juricic E (2013) Looking above the prairie: localized and upward acute vision in a native grassland bird. *Sci Rep* 3:3231. doi: 10.1038/srep03231
- Ullmann JFP, Moore BA, Temple SE, et al (2011) The retinal wholemount technique: a window to understanding the brain and behaviour. *Brain Behav Evol* 79:26–44. doi: 10.1159/000332802
- van Buskirk RW, Nevitt GA (2008) The influence of developmental environment on the evolution of olfactory foraging behaviour in procellariiform seabirds. *J Evol Biol* 21:67–76. doi: 10.1111/j.1420-9101.2007.01465.x

- Vega-Zuniga T, Medina FS, Fredes F, et al (2013) Does Nocturnality Drive Binocular Vision? Octodontine Rodents as a Case Study. PLoS One 8:e84199. doi: 10.1371/journal.pone.0084199
- Vernaschi T (2009) Osteologia craniana de Nyctibiidae (Aves , Caprimulgiformes). Pap Avulsos Zool 49:257–276. doi: 10.1590/S0031-10492009002100001
- Waap S, Symondson WOC, Granadeiro JP, et al (2017) The diet of a nocturnal pelagic predator, the Bulwer's petrel, across the lunar cycle. Sci Rep 7:1384. doi: 10.1038/s41598-017-01312-3
- Wallman J, Pettigrew JD (1985) Conjugate and disjunctive saccades in two avian species with contrasting oculomotor strategies. J Neurosci 5:1418–1428. doi: 10.1523/jneurosci.05-06-01418.1985
- Warrant EJ (1999) Seeing better at night: Life style, eye design and the optimum strategy of spatial and temporal summation. Vision Res 39:1611–1630. doi: 10.1016/S0042-6989(98)00262-4
- Wei X, Pêgas RV, Shen C, et al (2021) *Sinomacrops bondei*, a new anurognathid pterosaur from the Jurassic of China and comments on the group. PeerJ 9:1–37. doi: 10.7717/peerj.11161
- White DW (2017) Unraveling the evolutionary history of nocturnality in birds, with a focus on strisores. PhD Thesis. University of Maryland
- Wild JM, Kubke MF, Peña JL (2008) A pathway for predation in the brain of the barn owl (*Tyto alba*): projections of the gracile nucleus to the “claw area” of the rostral wulst via the dorsal thalamus. J Comp Neurol 509:156–66. doi: 10.1002/cne.21731
- Wood CA (1917) The fundus oculi of birds, especially as viewed by the ophthalmoscope; a study in comparative anatomy and physiology. Lakeside Press, Chicago
- Wu Y, Wang H (2019) Convergent evolution of bird-mammal shared characteristics for adapting to nocturnality. Proc R Soc B Biol Sci. doi: 10.1098/rspb.2018.2185
- Wylie DRW, Gutierrez-Ibanez C, Pakan JMP, Iwaniuk AN (2009) The optic tectum of birds: mapping our way to understanding visual processing. Can J Exp Psychol 63:328–338. doi: 10.1037/a0016826
- Zelená J, Halata Z, Szeder V, Grim M (1997) Crural Herbst corpuscles in chicken and quail: numbers and structure. Anat Embryol (Berl) 196:323–33.
- Ziolkowski LH, Gracheva EO, Bagriantsev SN (2022) Tactile sensation in birds: Physiological insights from avian mechanoreceptors. Curr. Opin. Neurobiol. 74:102548.
- Zwart MC, Baker A, McGowan PJK, Whittingham MJ (2014) The use of automated bioacoustic recorders to replace human wildlife surveys: An example using nightjars. PLoS One. doi: 10.1371/journal.pone.0102770

Descripción neuroetológica de los sistemas sensoriales asociados al forrajeo en un ave insectívora nocturna, la Gallina ciega (*Systellura longirostris*).

Tesis para optar al grado de Doctor en Ciencias con mención en Biología molecular, celular y neurociencias, Facultad de Ciencias Universidad de Chile. © Juan Esteban Salazar, 2023

Anatomical Specializations Related to Foraging in the Visual System of a Nocturnal Insectivorous Bird, the Band-Winged Nightjar (Aves: Caprimulgiformes)

Juan Esteban Salazar^{a, b} Daniel Severin^{a, c} Tomas Vega-Zuniga^d
Pedro Fernández-Aburto^e Alfonso Deichler^a Michel Sallaberry A.^b
Jorge Mpodozis^a

^aLaboratorio de Neurobiología y Biología del Conocer, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago, Chile; ^bLaboratorio de Zoología de Vertebrados, Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago, Chile; ^cMind/Brain Institute, Johns Hopkins University, Baltimore, MD, USA; ^dInstitute of Science and Technology Austria (IST Austria), Klosterneuburg, Austria; ^eInstitute of Molecular and Cell Biology, A*STAR, Singapore, Singapore

Keywords

Scotopic · Visual fields · Binocularity · Caprimulgiformes · Retinal ganglion cells

Abstract

Nocturnal animals that rely on their visual system for foraging, mating, and navigation usually exhibit specific traits associated with living in scotopic conditions. Most nocturnal birds have several visual specializations, such as enlarged eyes and an increased orbital convergence. However, the actual role of binocular vision in nocturnal foraging is still debated. Nightjars (Aves: Caprimulgidae) are predators that actively pursue and capture flying insects in crepuscular and nocturnal environments, mainly using a conspicuous “sit-and-wait” tactic on which pursuit begins with an insect flying over the bird that sits on the ground. In this study, we describe the visual system of the band-winged nightjar (*Systellura longirostris*), with emphasis on anatomi-

cal features previously described as relevant for nocturnal birds. Orbit convergence, determined by 3D scanning of the skull, was 73.28°. The visual field, determined by ophthalmoscopic reflex, exhibits an area of maximum binocular overlap of 42°, and it is dorsally oriented. The eyes showed a nocturnal-like normalized corneal aperture/axial length index. Retinal ganglion cells (RGCs) were relatively scant, and distributed in an unusual oblique-band pattern, with higher concentrations in the ventrotemporal quadrant. Together, these results indicate that the band-winged nightjar exhibits a retinal specialization associated with the binocular area of their dorsal visual field, a relevant area for pursuit triggering and prey attacks. The RGC distribution observed is unusual among birds, but similar to that of some visually dependent insectivorous bats, suggesting that those features might be convergent in relation to feeding strategies.

© 2019 S. Karger AG, Basel

Introduction

The nightjar and nighthawk clade (Aves: Caprimulgidae) is a group composed of nocturnal and crepuscular species, with a highly specialized foraging method, based on the pursuit and capture of flying insects in scotopic conditions [Martin, 1990; Cleere, 1998; Holyoak, 2001]. Species of this group exhibit several behavioral strategies for insect capture. In nightjars (Caprimulginae), the most common foraging strategy is a “sit-and-wait” tactic (Fig. 1), which involves a behavioral sequence that has been described for several nightjar species [Brigham and Barclay, 1992; Ferreira de Vasconcelos et al., 1999; Holyoak, 2001]: sitting on the ground, nightjars wait until a prey is spotted; then, a brief aerial pursuit begins, leading to approaches and attacks coming from below, and ending when the prey is engulfed in the nightjar’s notoriously wide mouth [Bühler, 1970; Demmel Ferreira et al., 2019]. Some species exhibit variations of this scheme, on which pursuit starts from an elevated perch, or in mid-flight. Elicitation of aerial pursuit [Jackson, 2003] and prey tracking and discrimination [Brigham and Barclay, 1995] are visually dependent, based on a mechanism of dark object discrimination against a brighter background, such as the moonlit sky [Martin, 1990, 2017]. This model might explain variations observed in nightjar activity between nights with different levels of moon illumination [Brigham and Barclay, 1992; Jetz et al., 2003]. The observations that pursuit is triggered by a stimulus coming from above, and that nightjars attack prey from below, both suggest that the dorsal visual field is particularly significant in the specialized foraging mechanisms observed in these species.

However, little is known about the visual anatomy of nightjars, as well as the neural substrates of their conspicuous foraging behavior. Most anatomical and behavioral studies of the visual system in Caprimulgiformes have focused on species such as the oilbird (*Steatornis caripensis*), a frugivorous bird that has a large rod-to-cone ratio and a unique retinal arrangement among birds, consisting of several superimposed rod layers [Martin et al., 2004a, b; Rojas et al., 2004b], and is capable of navigating inside its nesting caves by means of echolocation [Koniishi and Knudsen, 1979; Brinkløv et al., 2013, 2017]. Within caprimulgid species, an early bird survey performed by Casey Albert Wood described the fundus of the eye of the European nightjar (*Caprimulgus europaeus*), finding a non-protruding pecten, and a short and broad optic papilla [Wood, 1917]. Since then, it has been shown that several nightjar species have a lower rod-to-cone ratio compared to oilbirds [Rojas et al., 2004a, b], but species

such as the common pauraque (*Nyctidromus albicollis*) are better suited for prey tracking in crepuscular conditions as a consequence of their retinal morphology and physiology (rod distribution, cone proportion, and electroretinogram response) [Rojas et al., 2004b]. Besides this, the common pauraque has a dorsal binocular visual field of 25° (maximum width), which is similar in extension to diurnal birds, despite its nocturnal habits [Martin et al., 2004b]. Other studies have compared the ocular morphology of a wide range of species, finding that nightjars have eyes with a large aperture, a pattern that can be found in many nocturnal species [Hall and Ross, 2007; Schmitz and Motani, 2010]. Nevertheless, there are no detailed descriptions of retinal anatomy or accounts of possible anatomical specializations related to the dorsal visual field, a particularly relevant area for visual detection and tracking of prey in nightjars, as suggested by their behavior.

In order to understand the relation between visual anatomy and foraging behavior in this species, we performed an anatomical characterization of the visual system of the band-winged nightjar (*Systellura longirostris*), a widely distributed South American caprimulgid species, with nocturnal habits. In this study, we analyzed several traits previously shown to have different features in nocturnal species, compared to their diurnal relatives: binocular field extension, orbit orientation, ocular morphology, and retinal ganglion cell (RGC) density and distribution along the retina. We predict that if there is a specialized neural substrate for visually guided foraging, some degree of anatomical specialization should be expected to be found among those traits, in particular related to the dorsal area of the visual field.

Materials and Methods

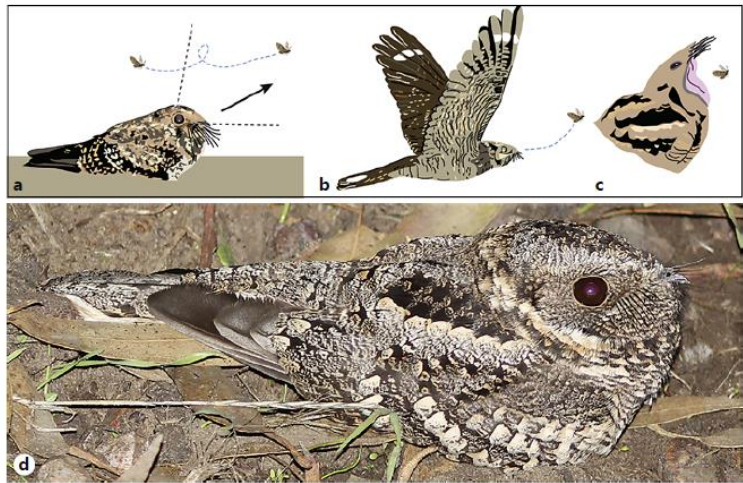
Animals

Three band-winged nightjars (2 females and 1 male) were captured during the night using mist nets at a long-term research site (the German Greve Silva Research Station, in Rinconada de Maipú, Santiago, Chile). The birds were put in a cage, transported to the laboratory, and fed a liquid solution of freshly blended tenebrionid larvae (2–5 mL, twice a day), with water provided ad libitum. The capture procedures (number, sex, and location) were approved by the Chilean Wildlife Authority, SAG (permits 8171-2011 and 796-2014). Experimental procedures were approved by the University of Chile’s Faculty of Science Bioethics Committee.

Visual Fields

The animals were anesthetized using a gaseous mixture of isoflurane 5% (Forane, Abbott Laboratories, Chile) in oxygen, administered with a custom adapter. Individuals were placed in a

Fig. 1. Foraging behavior of nightjars. **a** Standing on the ground, nightjars wait until a prey is spotted. Aerial pursuit of flying insects is triggered by their pass over the dorsal visual field. **b** Attack of prey occurs from below. **c** Final stage of hunting: the prey is engulfed in the notoriously wide mouth. Note that when the mouth is open, the nightjar's eyes no longer face forwards, but upwards, relative to prey location (illustrations: Javiera Mendez Cereceda and J. E. Salazar). **d** The nightjar species analyzed in this study (*S. longirostris*), in its usual cryptic resting position prior to prey detection (image: M. Sallaberry).



stereotaxic apparatus, using the rostrocaudal axis formed by the bill tip and auditory openings (fixation points) as a horizontal reference (producing a head orientation similar to its resting position in natural conditions). Mydriasis was induced by administration of 2–3 drops of 1% tropicamide (Mydriacyl, Laboratorios ALCON, Chile). The visual field shape was determined for the right eye in each individual, using the ophthalmoscope reflex technique (with a 3.5V Autostep ophthalmoscope, Welch Allyn, Skaneateles Falls, NY, USA). The edges of the retina were determined using a standard protocol [Martin, 2007]. Azimuth and elevation of the retinal border (and bill tip position) were measured with a rotating custom campimeter (placing the head, stereotaxically fixed, at the center of the wheel), graduated in 5° and 10° increments, respectively. Those measurements were used to construct a spherical projection of the binocular field, using a script in Adobe Photoshop CS5 (Adobe Systems, CA, USA).

Orbit Orientation

Orbit orientation was assessed using the skull of a single individual, obtained from the ornithological collection of the Vertebrate Zoology Laboratory at Universidad de Chile [Sallaberry et al., 2007]. This parameter was determined following a protocol described in previous studies of avian orbit orientation [Iwaniuk et al., 2008], by measuring the dihedral convergence angle of a single orbit (α) formed by the midsagittal and orbital planes of the skull, established by the position of six landmarks in the skull: the anterior-most point of the skull (A), the intersection of the inter-nasal and inter-premaxillary sutures (N), the posterior-most projection on the skull, at the superior-most portion of the occipital complex (P), the central portion of the lacrimal bone (OA, *orbitale anterius*), the mid-point of the quadratojugal bar (OI, *orbitale inferius*), and point on the orbital margin that is directly opposite and furthest from OI (OS, *orbitale superius*). Those landmarks were measured with a 3D digitizer (MicroScribe G2L, Immersion Corp., San Jose, CA, USA). Bilateral orbit convergence (β -angle) was obtained by multiplying the single convergence angle (α) by 2.

Ocular Morphology and Retinal Tissue Processing

Once the visual field was measured, animals were deeply anesthetized with a mixture of ketamine/xylazine (in a 7:3 proportion, 0.003 mL per g of body mass, approximately 18 μ L of total solution) and intracardially perfused with a 0.01 M phosphate buffer solution. After that, the eyes were removed, and perfusion was followed by the application of 4% paraformaldehyde. Three morphometric parameters were measured in each eye (immediately after extraction), using a digital caliper [Hall and Ross, 2007]: axial length (AL), equatorial diameter (ED), and corneal diameter (CD). Morphometric indexes were calculated following standardized protocols: sphericity index AL/ED [Rojas et al., 2004b] and normalized CD/AL [Hall and Ross, 2007], a measure of eye shape that is indicative of pupil aperture. Corresponding indexes for similar species (common pauraque and oilbird) were obtained from the same sources for comparison. As both sources provided similar but different AL values, each index was obtained or calculated independently. In addition to the eyes from individuals euthanized for this study, eyes from two additional nightjars were obtained from another project. Those eyes were processed and measured following the same procedure described above.

Four retinal whole mounts were prepared using the following protocol [Ullmann et al., 2012]: retinæ were extracted by making a small equatorial cut in each eye, followed by lens removal. Then they were flattened over a slide with the photoreceptor layer facing downwards, and several minor cuts were made to ensure optimal flattening. Retinæ were fixed using paraformaldehyde vapors, and a standard Nissl protocol was used for cell staining. Two eyes were put in a 4% formaldehyde solution overnight, then immersed in a 30% sucrose solution until sinking, embedded in 10% gelatin (Sigma-Aldrich, St. Louis, MO, USA), and cut in dorsoventral sections of 60 μ m thickness using a freezing stage microtome. These sections were stained using the same Nissl protocol. Reference images were taken before and after retinal extraction in both procedures, for orientation purposes.

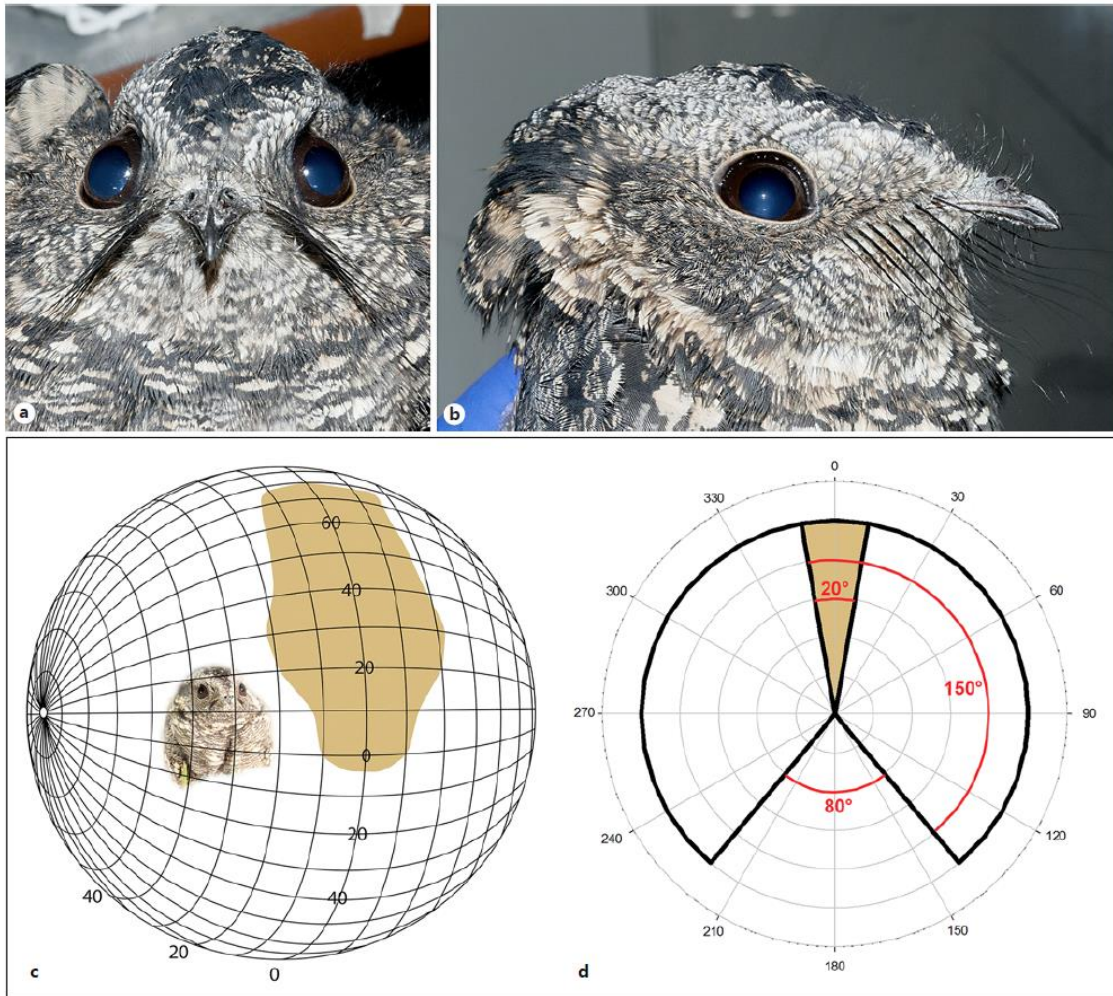


Fig. 2. Visual field anatomy of the band-winged nightjar. Frontal (a) and lateral (b) views of the head, with large protruding and frontally oriented eyes, and ventrally oriented rictal bristles. c Spherical projection of the binocular visual field (brown), with a

frontal-dorsal orientation, and a maximum width of approximately 42°. d Schematic section of the binocular visual field at the horizontal plane (with the tip of the bill at 0°). The posterior blind area at this elevation is 80°, and single eye field extends for 150°.

Retinal Ganglion Cell Distribution

The retinal ganglion cell density was estimated using a stereological protocol. The total cell number was estimated using the optical fractionator probe of Stereo Investigator 8 software (MBF Bioscience, Williston, VT, USA). RGC counts were made using an 80 × 80 μm counting frame and 800 × 800 μm sampling grid, with the same counting parameters across the retina, in a motorized stage microscope (Nikon Eclipse E400) with a 100× oil immersion objective. The Gundersen error coefficient (CE) was lower than

0.1 [Gundersen and Jensen, 1987]. In line with previous studies [Krabichler et al., 2015], it was not possible to distinguish between displaced amacrine cells and RGCs using an unambiguous criterion, so both cell types were included in the counting process. Other glial cell types were excluded from counting based on cytological criteria [Lisney et al., 2012; Coimbra et al., 2014]. The cell number at each site was estimated by multiplying the cell count at the site by the inverse of the area sampling factor (the quotient between counting frame and sampling grid areas). Then, the re-

Table 1. Orbit orientation and ocular morphometrics of the band-winged nightjar and other caprimulgid birds

	Orbital convergence (β -angle), degrees	Transversal (equatorial) diameter, mm	Corneal diameter, mm	Axial length, mm	AL/ED (sphericity) index	CD/AL index (normalized) index
Band-winged nightjar (<i>S. longirostris</i>)	73.28 (<i>n</i> = 1) ^a	14.07±0.94 (SD, <i>n</i> = 10) ^a	10.25±0.56 (SD, <i>n</i> = 10) ^a	12.84±0.41 (SD, <i>n</i> = 10) ^a	0.91 ^a	-0.098 ^a
Common pauraque (<i>N. albicollis</i>)	62.7 (<i>n</i> = 3) ^b	14.3±0.1 (95% CI, <i>n</i> = 4) ^c	10 (<i>n</i> = 3) ^d	13.5±0.1 (95% CI, <i>n</i> = 4) ^c 13.4 (<i>n</i> = 3) ^d	0.94 ^c	-0.1271 ^d
Oilbird (<i>S. caripensis</i>)	52.43 (<i>n</i> = 2) ^b	17.4±0.3 (95% CI, <i>n</i> = 4) ^c	11.07 (<i>n</i> = 3) ^d	16.1±0.2 (95% CI, <i>n</i> = 4) ^c 15.47 (<i>n</i> = 3) ^d	0.93 ^c	-0.1453 ^d

^a This study. ^b Iwaniuk et al. [2008]. ^c Rojas et al. [2004b]. ^d Hall and Ross [2007].

sult was transformed to density units (cells/mm²). The coordinates of each site were registered, and an isodensity map of RGCs was constructed using a previously described model [Vega-Zuniga et al., 2017].

Results

Visual Fields

The binocular visual field extends dorsal to the horizontal plane, with a maximum dorsal to ventral extension of 80°, and a maximum lateral extension of 42°, which occurs at approximately 30° elevation (Fig. 2). The bill tip is located in the ventral margin of the binocular field (at 0° elevation, see Materials and Methods). At the horizontal plane (0° elevation), the binocular field is 20° wide, with a single eye visual field that covers 150°, leaving a posterior blind area (not covered by any eye) that extends for 80°.

According to the visual field classification proposed by Martin [2007], the band-winged nightjar exhibits features that categorize it into type 3: bill tip placement occurs in the lower periphery of the frontal field, the posterior blind area is wide, and maximum binocular field extension exceeds the range specified for type 1 visual fields (20°–30°), with a value similar to species described as having type 3 visual fields (approx. 50°).

Orbit Orientation and Ocular Morphology

Orbital convergence (β -angle) measured in the nightjar skull was 73.28°, a value higher than that described for other Caprimulgiformes (Table 1), and similar to other nocturnal species (owls), but also to some falcons [Iwaniuk et al., 2008]. The ocular morphometric values are

shown in Table 1. Compared to both the common pauraque and oilbird, the eye of the band-winged nightjar has a similar transverse diameter, equatorial diameter, and AL/ED index (comparable sphericity), but it possesses a lesser axial length and a larger relative aperture (CD/AL index). This index (-0.098) is higher than the range described for diurnal avian species, and lies within the range of nocturnal birds [Hall and Ross, 2007].

Retinal Ganglion Cell Density and Distribution

The overall RGC number in the band-winged nightjar's retina was estimated to be 860,000. RGCs presented an oblique distribution pattern (Fig. 3a), with the highest densities found in the ventrotemporal quadrant of the retina (Fig. 3b–c). The peak density was found in this area and was 10,479 cells/mm². The oblique band extends from the ventrotemporal area to the dorsonasal area of the retina, which possesses maximum densities close to 5,000 cells/mm². A small pecten was observed in the ventrotemporal retina, adjacent to the area of peak RGC density, and close to the retinal midpoint.

Discussion

Visual Fields, Orbit Orientation, and Ocular Morphology

The binocular visual field found in the band-winged nightjar is broader than that described in related species. The common pauraque (*N. albicollis*), a closely related species, has a maximum binocular extension of 25° [Martin et al., 2004b]. Although both species are similar in body length and weight [Holyoak, 2001], the former has its eyes oriented more frontally than the pauraque, as de-

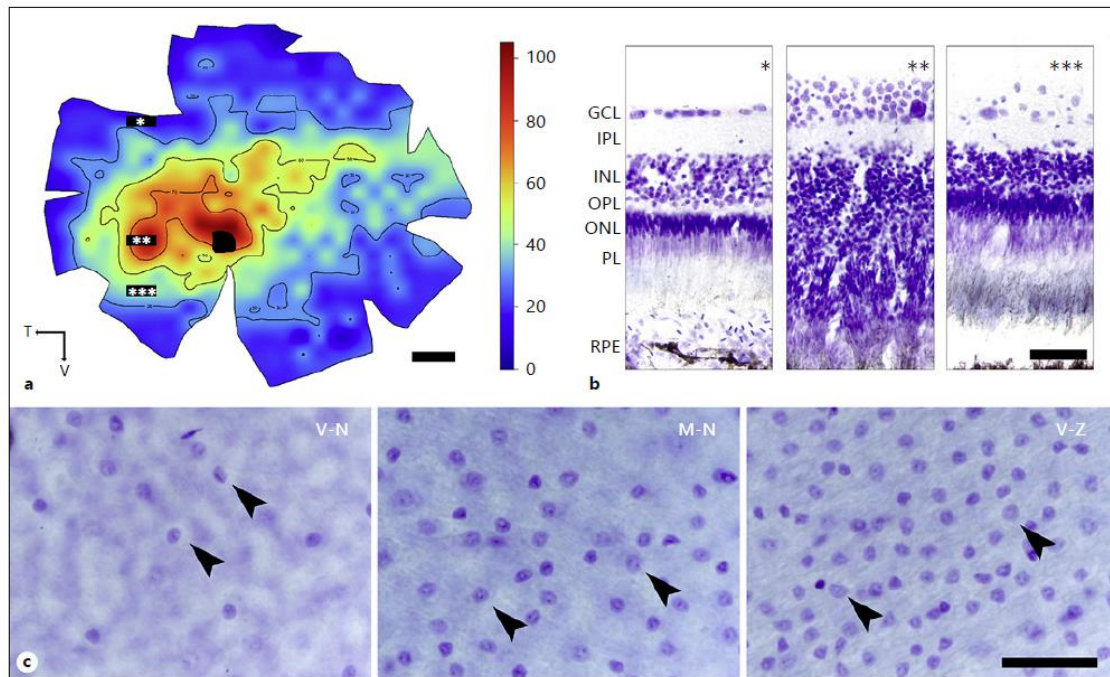


Fig. 3. Distribution of RGCs in the retina of the band-winged nightjar. **a** Isodensity map. The highest RGC density is located at the ventrotemporal quadrant of the retina. An oblique pattern of high density extends from this area to the dorsonasal quadrant. The dark area represents the pecten. Cell density is shown in units of 100 cells/mm². Scale bar, 2 mm. **b** Retinal profiles at the temporal hemisphere, the area of peak RGC density, for several dorso-ventral positions (as shown in **a**), * dorsal, ** medioventral,

*** ventral. GCL, ganglion cell layer; IPL, inner plexiform layer; INL, inner nuclear layer; OPL, outer plexiform layer; ONL, outer nuclear layer; PL, photoreceptor layer; RPE, retinal pigment epithelium. Scale bar, 50 μ m. **c** RGC density in different retinal quadrants, V-N: ventronasal retina (low RGC density), M-N: medianasal retina (medium RGC density), V-T: ventrotemporal retina (high RGC density). Arrowheads indicate individual RGCs. Scale bar, 20 μ m.

terminated by the orbit convergence (β -angle), a fact that might explain the contrast in binocular field extension. Ocular morphology is also similar between both species, with a comparable sphericity factor. However, AL is slightly shorter in the band-winged nightjar, causing a higher CD/AL index. This could have an effect in the extension of each visual field, thus causing an increase in binocular field enlargement, but the consequences of an increased aperture on visual field morphology are yet to be explored in nocturnal birds.

The relation between nocturnal habits and binocularity has not been clearly defined, with evidence suggesting a direct link of those traits in cases such as the nocturnal bottleneck in the origin of mammals and its relation with stereopsis [Heesy, 2008; Heesy and Hall, 2010; Hall et al., 2012; Gerkema et al., 2013] and the diversification of oc-

todontid rodents [Vega-Zuniga et al., 2013, 2017], but with different interpretations of this phenomenon in birds [Pettigrew, 1986; Martin, 2009]. Large binocular visual fields can be found in diurnal species, like some birds of prey [Martin and Katzir, 1999] and tool-using Passeriformes [Troscianko et al., 2012], suggesting that nocturnality might not be the only driving force behind orbit frontalization and binocular visual field enlargement in birds [Iwaniuk et al., 2010; Martin, 2017]. Nevertheless, the most extreme binocular convergence in birds occurs in nocturnal species [Martin, 2007], which also possess an increased orbital convergence [Menegaz and Kirk, 2009]. Here we describe a case of a nocturnal bird with a wide binocular field, that does not belong to (and it is not related to) Strigiformes, and that has a more convergent orbit and a wider binocular visual field than a closely re-

lated, mainly crepuscular species (the pauraque). This scenario resembles what has been described for octodontid rodents: the degu (*Octodon degus*), a diurnal species, has narrower binocular visual fields and a lower normalized CD/AL index than a closely related nocturnal rodent, the moon-toothed degu (*O. lunatus*), suggesting that nocturnal habits might produce an enhancement of traits related to binocular vision [Vega-Zuniga et al., 2013]. The contrast between visual anatomy of the pauraque and the band-winged nightjar could be a consequence of differences in the degree of their nocturnal habits. Some authors describe dissimilar patterns of scotopic behavior among those species: Holyoak [2001] states that the pauraque is normally crepuscular (being able to forage during the day) and the band-winged nightjar is mainly nocturnal, but other sources classify both of them as crepuscular and nocturnal [Cleere, 1998]. If there is a difference in their activity patterns, the contrast in binocular field extension in closely related nightjar species could be a new instance of the “nocturnal restriction hypothesis” in birds.

RGC Distribution

The oblique band pattern found in the band-winged nightjar, with a ventrotemporal area of high cell density, is unusual within birds. In budgerigars (*Melopsittacus undulatus*), there is a slightly oblique band pattern, but the highest cell density occurs at the central area of the retina [Mitkus et al., 2014]. This pattern is also found in waterfowl [Fernández-Juricic et al., 2011; Lisney et al., 2013], but in these species, feeding occurs with the head inclined, which results in a functional horizontal visual streak in the retina. The Eastern meadowlark (*Sturnella magna*) has a ventrotemporal high density area, but its RGC distribution exhibits a circular pattern [Tyrrell et al., 2013], and the area of high cellular density is closer to the retinal midpoint than in the band-winged nightjar. Other diurnal insectivorous species (tyrant flycatchers) usually have a RGC arrangement with a central fovea and a temporal area, both on the midline of the dorsoventral axis [Coimbra et al., 2006, 2009]. Within Caprimulgid birds, the oilbird has a higher RGC density in the ventrotemporal retina, but the pauraque has a peak RGC density in the medial retina [Rojas et al., 2004b]. However, the RGC distribution in that study was determined by dividing the retina into nine sections, a procedure that probably does not account for slight differences in RGC density. This is the first study to produce a detailed RGC distribution map on Caprimulgidae, so further comparisons require addi-

tional descriptions of this trait throughout the Caprimulgiformes, as well as within Strisores (a larger clade that includes hummingbirds and swifts, the Apodiformes, in addition to Caprimulgiformes).

Convergence in RGC Distribution between Nightjars and Microchiropteran Bats

Currently, there is no other avian species known to possess an RGC distribution pattern and associated behavior comparable to those found in the band-winged nightjar. Nevertheless, there is a remarkable similarity in retinal morphology between the band-winged nightjar and several bat species. The degree of visual dependence in food gathering exhibited by bats is variable across species. Although it has been assumed that bats have a poorly developed visual system, vision has an important role in navigation and prey capture [Eklöf and Jones, 2003; Rydell and Eklöf, 2003; Heffner et al., 2007, 2008; Eklöf et al., 2014; Scalia et al., 2015], even being complementary to echolocation, with each sensorial mode having advantages in different conditions [Boonman et al., 2013]. Retinal morphology in bats has features that can be associated to behavioral traits, such as the prey capture method, as well as phylogeny. In microchiropteran bats, several species that use echolocation and capture insects have an area of highest RGC density located in the ventrotemporal quadrant of the retina [Pettigrew et al., 1988; Koay et al., 1998; Heffner et al., 2001; Hoffmann et al., 2016], in a similar way to that of the band-winged nightjar. Another coincidence between those microchiropteran bats and the band-winged nightjar is the horizontal oblique pattern of RGC isodensity lines. However, in this retinal arrangement, the oblique patterns tend to have wider streaks, with some species having an almost circular distribution. On the other hand, there are variations regarding those features in bat species that have feeding strategies different to aerial insect foraging, or with other phylogenetic affinities. For instance, in some frugivorous bats, the area of maximum RGC density is located in the dorsal hemisphere of the retina, spanning along nasal and temporal quadrants [Heffner et al., 2007], and in megachiropteran species, RGCs are organized in horizontal streaks with variable width and density, in relation to habitat openness [Coimbra et al., 2017]. Our results show the existence of convergent morphological features in the retina of nightjars and microchiropteran echolocating and visual insectivorous bats, an idea sustained also by the similar feeding patterns that occur in both groups, pointing to a shared ecotype among visually dependent nocturnal insectivores.

RGC Distribution, Orbit Orientation, and Dorsal Binocularity: A Possible Retinal Specialization

The area of higher RGC density found in the retina of the band-winged nightjar (ventrotemporal retina) is roughly the same area onto which the binocular visual field is projected (dorsonasal visual field). This segment of the visual space is relevant to foraging behavior, as the most prevalent feeding strategy of nightjars is aerial pursuit of flying insects, triggered when an insect crosses the dorsal visual field, and attacks come from below the prey [Jackson, 2003]. The fact that both maximum binocular field extension and peak RGC density occur in correspondence to the portion of the visual field in which aerial pursuit is elicited, points to an involvement of these anatomical features in feeding behavior, and a basis for a retinal specialization associated with visual foraging in this species. Moreover, the portion of the optic tectum that receives projections from the ventrotemporal retina, the dorsal rostral tectum [Wylie et al., 2009], appears to be enlarged in the band-winged nightjar [Salazar et al., unpubl. data], providing additional evidence for this specialization. It is possible that binocular disparity in the dorsal visual field might have a role in prey detection and tracking, in the form of stereopsis. However, anatomical evidence suggests that nightjars probably do not have stereopsis: in this group of Caprimulgiformes, the Wulst is not enlarged, compared to the owl-nightjars and potoos, which have a relative Wulst volume similar to owls, and are believed to possess some degree of stereopsis [Iwaniuk and Wylie, 2006]. Also, a survey of several caprimulgid species failed to provide evidence of disparity-sensitive neurons [Pettigrew, 1986]. Although a relation between visual field morphology, RGC distribution, and behavior in nightjar prey capture is plausible, any mechanistic interpretation of those features requires a systematic assessment of the visual pathways in the nightjar's brain, as well as more detailed accounts of their foraging behavior.

Vision Is Not Enough

Behavioral evidence suggests that a vision-only mechanism might not be sufficient to account for nocturnal foraging in nightjars. Final stages of prey capture include a wide opening of the mouth, which operates as an insect net [Bühler, 1970; Demmel Ferreira et al., 2019]. At this point, as a consequence of their dorsal position, the eyes become posteriorly oriented, therefore no longer being able to observe the prey. There is some evidence of a possible tactile behavior in prey capture, [Jackson, 2003], based on the presence of conspicuous ventrally oriented

rietal bristles (Fig. 1a, b), although it has been alternatively proposed that these feathers can be used to protect the large and protruding eyes of nightjars from small bits of prey that can escape from ingestion and might damage the eyes [Lederer, 1972]. Tactile receptors (Herbst corpuscles) have been found in the base of bristles in several bird species [Cunningham et al., 2011]. Rictal bristles could have a tactile role in prey detection around the ventral portion of the head, complementing dorsal visual specializations and other putative tactile structures, such as the distinctive vascular and enlarged palate of nightjars [Cowles, 1967]. On the other hand, it has been suggested that nightjars might have some form of auditory prey detection [Jackson, 2003]. Echolocation in birds is only present in species related to nightjars. Both the oilbird and several swiftlet species (Apodidae) use echolocation for orientation, but not for prey capture [Konishi and Knudsen, 1979; Price et al., 2004; Brinkløv et al., 2013, 2017]. To date, no evidence of echolocation in nightjars has been found, and auditory nucleus (MLd) enlargement described in oilbirds is not present in nightjars [Iwaniuk et al., 2006]. The relation between visual and auditory prey capture mechanisms must be addressed in nightjars in order to understand why their visual anatomy possesses convergent features with some echolocating bats, in which both systems seem to be complementary in prey capture.

Acknowledgements

The authors want to express gratitude to Elisa Sentis and Solano Henriquez for their valuable assistance. Thanks to the German Greve Silva station staff (Marcelo Orellana and Rosa Peralta), SAG and Andres Sazo, Carlos Pino, Sergio Soto-Acuna, Isaac Pena-Villalobos, Mario Villena, Francisco Zamorano, Hugo Diaz, Daniel Smith, Daniela Perez, Daniel Nunez, Javier Rodriguez, Claudio Velloso, Pablo Sabat, and Natalia Bustamante for their fieldwork support, and German Manriquez for facilitating access to 3D scanning equipment (MicroScribe). In addition, João Paulo Coimbra, Gonzalo Marin, Quirin Krabichler, Maximo Fernandez, and Cristian Morales collaborated with very useful and constructive comments, as well as productive discussions. Finally, we express our gratitude to Graham R. Martin and Nigel Cleere, who provided important information concerning key aspects of nightjar anatomy and behavior. This work was funded by CONICYT-PFA Scholarship 21171660 (J.E.S.) and FONDECYT 1170027 (J.M.).

Statement of Ethics

Capture procedures (number, sex, and location) were approved by the Chilean Wildlife Authority, SAG (permits 8171-2011 and 796-2014). Experimental procedures were approved by the University of Chile's Faculty of Science Bioethics Committee.

Disclosure Statement

The authors have no conflicts of interest to declare.

Author Contributions

J.E.S., D.S., and J.M. designed the experiments. J.E.S., D.S., P.F.-A., and A.D. performed the experiments. J.E.S., D.S., T.V.-Z., P.F.-A., and J.M. analyzed the data. J.E.S., T.V.-Z., P.F.-A., M.S.A., and J.M. elaborated the figures and wrote the manuscript. J.E.S., M.S.A., and J.M. performed fieldwork related to sample collection. J.E.S. and J.M. obtained funding for this study.

References

- Boonman A, Bar-On Y, Cvikel N, Yovel Y. It's not black or white – on the range of vision and echolocation in echolocating bats. *Front Physiol.* 2013 Sep;4:248.
- Brigham RM, Barclay RM. Lunar influence on foraging and nesting activity of common poorwills (*Phalaenoptilus nuttallii*). *Auk.* 1992;109(2):315–20.
- Brigham RM, Barclay RM. Prey detection by common nighthawks - does vision impose a constraint. *Ecoscience.* 1995;2(3):276–9.
- Brinklov S, Elemans CP, Ratcliffe JM. Oilbirds produce echolocation signals beyond their best hearing range and adjust signal design to natural light conditions. *R Soc Open Sci.* 2017 May;4(5):170255.
- Brinklov S, Fenton MB, Ratcliffe JM. Echolocation in oilbirds and swiftlets. *Front Physiol.* 2013 May;4:123.
- Bähler P. Schädelmorphologie und Kiefermechanik der Caprimulgidae (Aves). *Z Morphol Tiere.* 1970;66:337–99.
- Cleere N. Nightjars. A guide to the Nightjars, Nighthawks and their relatives. New Haven: Yale University Press; 1998.
- Coimbra JP, Collin SP, Hart NS. Topographic specializations in the retinal ganglion cell layer correlate with lateralized visual behavior, ecology, and evolution in cockatoos. *J Comp Neurol.* 2014 Oct;522(15):3363–85.
- Coimbra JP, Marceliano ML, Andrade-da-Costa BL, Yamada ES. The retina of tyrant flycatchers: topographic organization of neuronal density and size in the ganglion cell layer of the great kiskadee *Pitangus sulphuratus* and the rusty margined flycatcher *Myiozetetes cayanensis* (Aves: Tyrannidae). *Brain Behav Evol.* 2006;68(1):15–25.
- Coimbra JP, Pettigrew JD, Kaswera-Kyamakya C, Gilissen E, Collin SP, Manger PR. Retinal ganglion cell topography and spatial resolving power in African megachiropterans: influence of roosting microhabitat and foraging. *J Comp Neurol.* 2017 Jan;525(1):186–203.
- Coimbra JP, Trévia N, Marceliano ML, da Silveira Andrade-Da-Costa BL, Picanço-Diniz CW, Yamada ES. Number and distribution of neurons in the retinal ganglion cell layer in relation to foraging behaviors of tyrant flycatchers. *J Comp Neurol.* 2009 May;514(1):66–73.
- Cowles GS (1967). The palate of the Red-necked Nightjar *Caprimulgus ruficollis* with a description of a new feature. *Ibis.* 1967;109: 260–5.
- Cunningham SJ, Alley MR, Castro I. Facial bristle feather histology and morphology in New Zealand birds: implications for function. *J Morphol.* 2011 Jan;272(1):118–28.
- Demmel Ferreira MM, Tambussi CP, Degrange FJ, Pestoni S, Tirao GA. The cranio-mandibular complex of the nightjar *Systellura longirostris* (Aves, Caprimulgiformes): functional relationship between osteology, myology and feeding. *Zoology.* 2019 Feb;132:6–16.
- Eklöf J, Jones G. Use of vision in prey detection by brown long-eared bats, *Plecotus auritus*. *Anim Behav.* 2003;66(5):949–53.
- Eklöf J, Šuba J, Petersons G, Rydell J. Visual acuity and eye size in five European bat species in relation to foraging and migration strategies. *Environ Exp Biol.* 2014;12:1–6.
- Fernández-Juricic E, Moore BA, Doppler M, Freeman J, Blackwell BF, Lima SL, et al. Testing the terrain hypothesis: Canada geese see their world laterally and obliquely. *Brain Behav Evol.* 2011;77(3):147–58.
- Ferreira de Vasconcelos M, Cunha Figeredo C, Silva Oliveira R. Táticas de forrageamento do bacurau-da-telha *Caprimulgus longirostris* (Aves, Caprimulgidae) na Serra do Curral, Minas Gerais, Brasil. *Bol Mus Biol Mello Leitão Nova Sér.* 1999;10:33–8.
- Gerkema MP, Davies WI, Foster RG, Menaker M, Hut RA. The nocturnal bottleneck and the evolution of activity patterns in mammals. *Proc Biol Sci.* 2013 Jul;280(1765):20130508.
- Gundersen HJ, Jensen EB. The efficiency of systematic sampling in stereology and its prediction. *J Microsc.* 1987 Sep;147(Pt 3):229–63.
- Hall MI, Kamil JM, Kirk EC. Eye shape and the nocturnal bottleneck of mammals. *Proc Biol Sci.* 2012 Dec;279(1749):4962–8.
- Hall MI, Ross CF. Eye shape and activity pattern in birds. *J Zool (Lond).* 2007;271(4):437–44.
- Heesy CP. Ecomorphology of orbit orientation and the adaptive significance of binocular vision in primates and other mammals. *Brain Behav Evol.* 2008;71(1):54–67.
- Heesy CP, Hall MI. The nocturnal bottleneck and the evolution of mammalian vision. *Brain Behav Evol.* 2010;75(3):195–203.
- Heffner RS, Koay G, Heffner HE. Sound localization in a new-world frugivorous bat, *Artibeus jamaicensis*: acuity, use of binaural cues, and relationship to vision. *J Acoust Soc Am.* 2001 Jan;109(1):412–21.
- Heffner RS, Koay G, Heffner HE. Sound-localization acuity and its relation to vision in large and small fruit-eating bats: I. Echolocating species, *Phyllostomus hastatus* and *Carollia perspicillata*. *Hear Res.* 2007 Dec;234(1-2):1–9.
- Heffner RS, Koay G, Heffner HE. Sound localization acuity and its relation to vision in large and small fruit-eating bats: II. Non-echolocating species, *Eidolon helvum* and *Cynopterus brachyotis*. *Hear Res.* 2008 Jul;241(1-2): 80–6.
- Hoffmann S, Vega-Zuniga T, Greiter W, Krabichler Q, Bley A, Matthes M, et al. Congruent representation of visual and acoustic space in the superior colliculus of the echolocating bat *Phyllostomus discolor*. *Eur J Neurosci.* 2016 Nov;44(9):2685–97.
- Holyoak DT. *Nightjars and Their Allies: The Caprimulgiformes*. New York: Oxford University Press; 2001.
- Iwaniuk AN, Clayton DH, Wylie DR. Echolocation, vocal learning, auditory localization and the relative size of the avian auditory mid-brain nucleus (MLD). *Behav Brain Res.* 2006 Feb;167(2):305–17.
- Iwaniuk AN, Gutierrez-Ibanez C, Pakan JM, Wylie DR. Allometric scaling of the tectofugal pathway in birds. *Brain Behav Evol.* 2010; 75(2):122–37.
- Iwaniuk AN, Heesy CP, Hall MI, Wylie DR. Relative Wulst volume is correlated with orbit orientation and binocular visual field in birds. *J Comp Physiol A Neuroethol Sens Neural Behav Physiol.* 2008 Mar;194(3):267–82.
- Iwaniuk AN, Wylie DR. The evolution of stereopsis and the Wulst in caprimulgiform birds: A comparative analysis. *J Comp Physiol A Neuroethol Sens Neural Behav Physiol.* 2006 Dec; 192(12):1313–26.
- Jackson HD. A review of foraging and feeding behaviour, and associated anatomical adaptations, in Afrotropical nightjars. *Ostrich.* 2003; 74(3-4):187–204.
- Jetz W, Steffen J, Linsenmair KE. Effects of light and prey availability on nocturnal, lunar and seasonal activity of tropical nightjars. *Oikos.* 2003;103(3):627–39.
- Koay G, Kearns D, Heffner HE, Heffner RS. Passive sound-localization ability of the big brown bat (*Eptesicus fuscus*). *Hear Res.* 1998 May;119(1-2):37–48.
- Konishi M, Knudsen EI. The oilbird: hearing and echolocation. *Science.* 1979 Apr;204(4391): 425–7.

- Krabichler Q, Vega-Zuniga T, Morales C, Luksch H, Marín GJ. The visual system of a palaeognathous bird: visual field, retinal topography and retino-central connections in the Chilean tinamou (*Nothoprocta perdicaria*). *J Comp Neurol*. 2015 Feb;523(2):226–50.
- Lederer R. The role of avian rictal bristles. *Wilson Bull*. 1972;84:193–7.
- Lisney TJ, Iwaniuk AN, Bandet MV, Wylie DR. Eye shape and retinal topography in owls (Aves: strigiformes). *Brain Behav Evol*. 2012; 79(4):218–36.
- Lisney TJ, Stecyk K, Kolominsky J, Schmidt BK, Corfield JR, Iwaniuk AN, et al. Ecomorphology of eye shape and retinal topography in waterfowl (Aves: Anseriformes: Anatidae) with different foraging modes. *J Comp Physiol A Neuroethol Sens Neural Behav Physiol*. 2013 May;199(5):385–402.
- Martin GR. Birds by night. London: T & AD Poyser; 1990.
- Martin GR. Visual fields and their functions in birds. *J Ornithol*. 2007;148(S2):547–62.
- Martin GR. What is binocular vision for? A birds' eye view. *J Vis*. 2009 Oct;9(11):1–19.
- Martin GR. The sensory ecology of birds. Oxford: Oxford University Press; 2017. <https://doi.org/10.1093/oso/9780199694532.001.0001>.
- Martin GR, Katzir G. Visual fields in short-toed eagles, *Circus gallicus* (Accipitridae), and the function of binocular vision in birds. *Brain Behav Evol*. 1999;53(2):55–66.
- Martin GR, Rojas LM, Ramirez Y, McNeil R. The eyes of oilbirds (*Steatornis caripensis*): pushing at the limits of sensitivity. *Naturwissenschaften*. 2004a Jan;91(1):26–9.
- Martin GR, Rojas LM, Ramirez Figueroa YM, McNeil R. Binocular vision and nocturnal activity in Oilbirds (*Steatornis caripensis*) and Pauraques (*Nyctidromus albicollis*): caprimulgiformes. *Ornitol Neotrop*. 2004b; 15:233–42.
- Menegaz RA, Kirk EC. Septa and processes: convergent evolution of the orbit in haplorhine primates and strigiform birds. *J Hum Evol*. 2009 Dec;57(6):672–87.
- Mitkus M, Chaib S, Lind O, Kelber A. Retinal ganglion cell topography and spatial resolution of two parrot species: budgerigar (*Melopsittacus undulatus*) and Bourke's parrot (*Neopsephotus bourkii*). *J Comp Physiol A Neuroethol Sens Neural Behav Physiol*. 2014 May;200(5): 371–84.
- Pettigrew JD. The evolution of binocular vision. In: Pettigrew JD, Sanderson K, Levick W, editors. *Visual neuroscience*. Cambridge: Cambridge University Press; 1986. pp. 208–22.
- Pettigrew JD, Dreher B, Hopkins CS, McCall MJ, Brown M. Peak density and distribution of ganglion cells in the retinae of microchiropteran bats: implications for visual acuity. *Brain Behav Evol*. 1988;32(1):39–56.
- Price JJ, Johnson KP, Clayton DH. The evolution of echolocation in swiftlets. *J Avian Biol*. 2004; 35:135–43.
- Rojas LM, Ramirez FY, Marín G, McNeil R. Capacidad visual en Caprimulgiformes. *Ornitol Neotrop*. 2004a;15:251–60.
- Rojas LM, Ramirez Y, McNeil R, Mitchell M, Marín G. Retinal morphology and electrophysiology of two caprimulgiformes birds: the cave-living and nocturnal oilbird (*Steatornis caripensis*), and the crepuscularly and nocturnally foraging common pauraque (*Nyctidromus albicollis*). *Brain Behav Evol*. 2004b; 64(1):19–33.
- Rydell J, Eklöf J. Vision complements echolocation in an aerial-hawking bat. *Naturwissenschaften*. 2003 Oct;90(10):481–3.
- Sallaberry M, Yury Yáñez R, Rubilar-Rogers D, Soto S. La colección osteológica de aves de la Facultad De Ciencias, Universidad De Chile. *Not Mens Mus Nac Hist Nat*. 2007;358:33–8.
- Scalia F, Rasweiler JJ 4th, Danias J. Retinal projections in the short-tailed fruit bat, *Carollia perspicillata*, as studied using the axonal transport of cholera toxin B subunit: comparison with mouse. *J Comp Neurol*. 2015 Aug; 523(12):1756–91.
- Schmitz L, Motani R. Morphological differences between the eyeballs of nocturnal and diurnal amniotes revisited from optical perspectives of visual environments. *Vision Res*. 2010 May;50(10):936–46.
- Troscianko J, von Bayern AM, Chappell J, Rutz C, Martin GR. Extreme binocular vision and a straight bill facilitate tool use in New Caledonian crows. *Nat Commun*. 2012;3(1):1110.
- Tyrrell LP, Moore BA, Loftis C, Fernández-Juricic E. Looking above the prairie: localized and upward acute vision in a native grassland bird. *Sci Rep*. 2013 Dec;3(1):3231.
- Ullmann JF, Moore BA, Temple SE, Fernández-Juricic E, Collin SP. The retinal wholemount technique: a window to understanding the brain and behaviour. *Brain Behav Evol*. 2012; 79(1):26–44.
- Vega-Zuniga T, Medina FS, Fredes F, Zuniga C, Severin D, Palacios AG, et al. Does nocturnality drive binocular vision? Octodontine rodents as a case study. *PLoS One*. 2013 Dec; 8(12):e84199.
- Vega-Zuniga T, Medina FS, Marín G, Letelier JC, Palacios AG, Némec P, et al. Selective binocular vision loss in two subterranean caviomorph rodents: *Spalacopus cyanus* and *Ctenomys talarum*. *Sci Rep*. 2017 Feb;7(1):41704.
- Wood CA. The fundus oculi of birds, especially as viewed by the ophthalmoscope; a study in comparative anatomy and physiology. Chicago: Lakeside Press; 1917. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.63624>.
- Wylie DR, Gutierrez-Ibanez C, Pakan JM, Iwaniuk AN. The optic tectum of birds: mapping our way to understanding visual processing. *Can J Exp Psychol*. 2009 Dec;63(4):328–38.

NOTA

El señor

Juan Esteban Salazar Salazar

se encuentra en proceso de cambio de nombre legal, a

Juan Esteban Salazar Arrué.

Por tanto, esta tesis está firmada utilizando aquel último nombre.

Santiago, marzo de 2023.