



**Universidad de Santiago de Compostela**

**Facultad de Óptica y Optometría**

---

# La visión de las aves rapaces diurnas y nocturnas

---

**TRABAJO DE FIN DE GRADO**

Alumno: Cristina González Rodríguez

Titulación: Grado en Óptica y Optometría

Curso académico: 2022/2023

## **1. RESUMEN**

Las aves rapaces diurnas y nocturnas han despertado admiración y fascinación debido a sus habilidades visuales excepcionales. Las aves nocturnas destacan por su visión altamente sensible en condiciones de baja iluminación, mientras que las aves diurnas se caracterizan por su gran agudeza visual. En los últimos años, la ciencia ha confirmado que estas capacidades visuales se deben a una serie de características específicas, como el tamaño relativamente grande de sus ojos, la anatomía de su retina, la capacidad de acomodación, la transmitancia de los medios oculares y su resolución temporal, entre otros factores. Ambas taxonomías presentan adaptaciones visuales específicas, influenciadas por sus diferentes ecologías, como diferencias en los campos visuales o en el tamaño del diámetro corneal, lo que les permite aprovechar al máximo su entorno visual, ya sea en condiciones diurnas o nocturnas, dándoles una importantísima ventaja evolutiva sobre otras especies. Estudios genéticos respaldan esta evolución adaptativa de la visión, influenciada por un tiempo de actividad y comportamientos de caza diferenciados.

Total de palabras del trabajo: 7411

### **PALABRAS CLAVE:**

Aves rapaces; Visión; Fóvea; Retina; Fotorreceptores; Resolución espacial; Campo visual; Ecología visual.

## ÍNDICE DE CONTENIDOS

1. OBJETIVOS.....	2
2. METODOLOGÍA.....	2
3. PLANIFICACIÓN.....	3
4. INTRODUCCIÓN.....	5
5. <b>CAPÍTULO I: ANATOMÍA Y ÓPTICA</b> .....	6
5.1. Transmitancia de los medios oculares.....	7
5.2. Membrana nictitante y sistema lagrimal.....	8
5.3. Acomodación corneal y lenticular.....	9
5.4. La Retina.....	10
5.4.1. Fovea nasal y temporal.....	11
5.4.2. Pecten.....	13
5.4.3. Fotorreceptores.....	14
5.5. Neuronas retinales y vías visuales.....	17
6. <b>CAPÍTULO II: HABILIDADES VISUALES</b> .....	19
6.1. Resolución espacial y agudeza visual.....	19
6.2. Sensibilidad al contraste.....	21
6.3. Campos visuales.....	22
6.3.1. Campo visual de rapaces diurnas.....	22
6.3.2. Campo visual de rapaces nocturnas.....	23
6.4. Resolución temporal.....	24
7. <b>CAPÍTULO III: COMPARACIÓN ENTRE ADAPTACIONES DE RAPACES DIURNAS Y NOCTURNAS</b> .....	26
7.1. Variaciones en la anatomía ocular y habilidades visuales.....	26
7.2. Variaciones genéticas.....	29
8. CONCLUSIÓN.....	30
9. BIBLIOGRAFÍAS.....	31

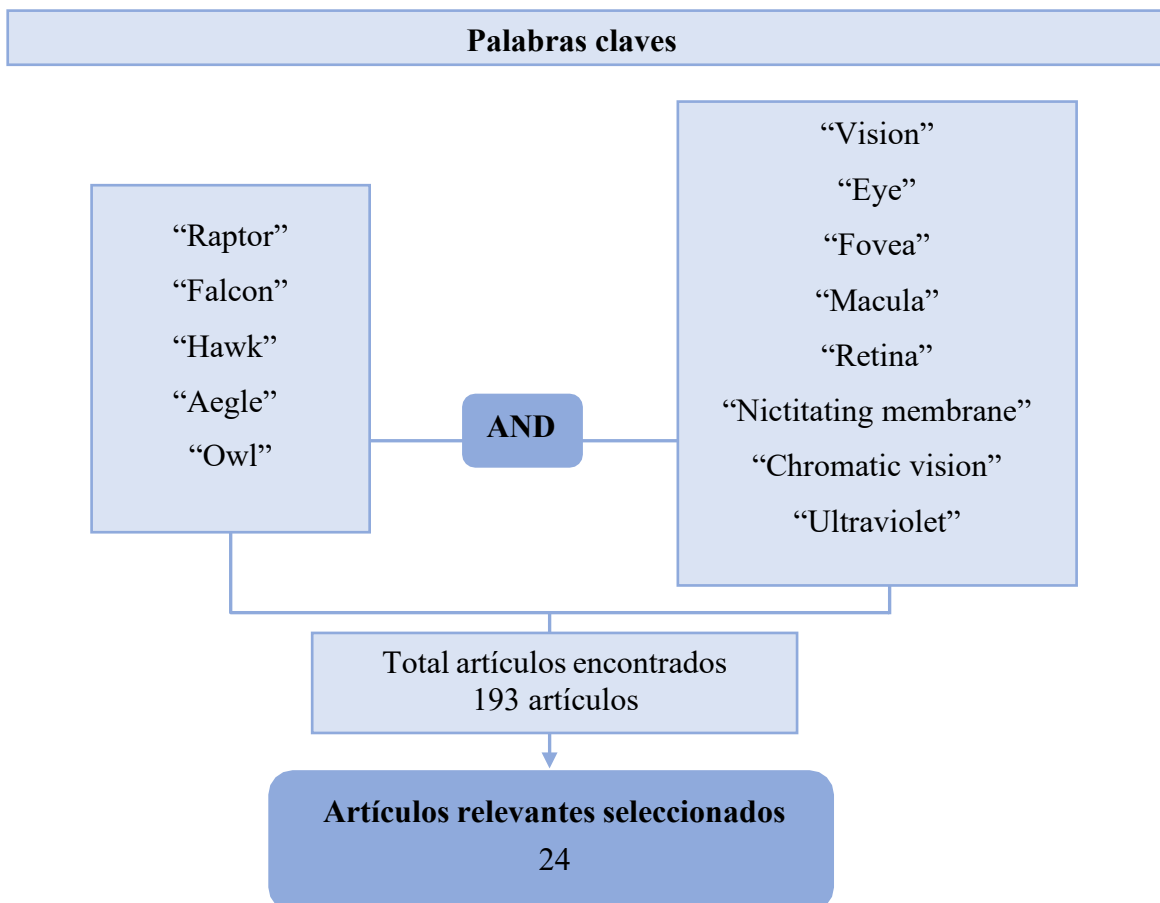
## 1. OBJETIVO

El objetivo de este trabajo es realizar una revisión bibliográfica de la literatura publicada recientemente en relación con el sistema visual de las aves rapaces diurnas y nocturnas.

## 2. METODOLOGÍA

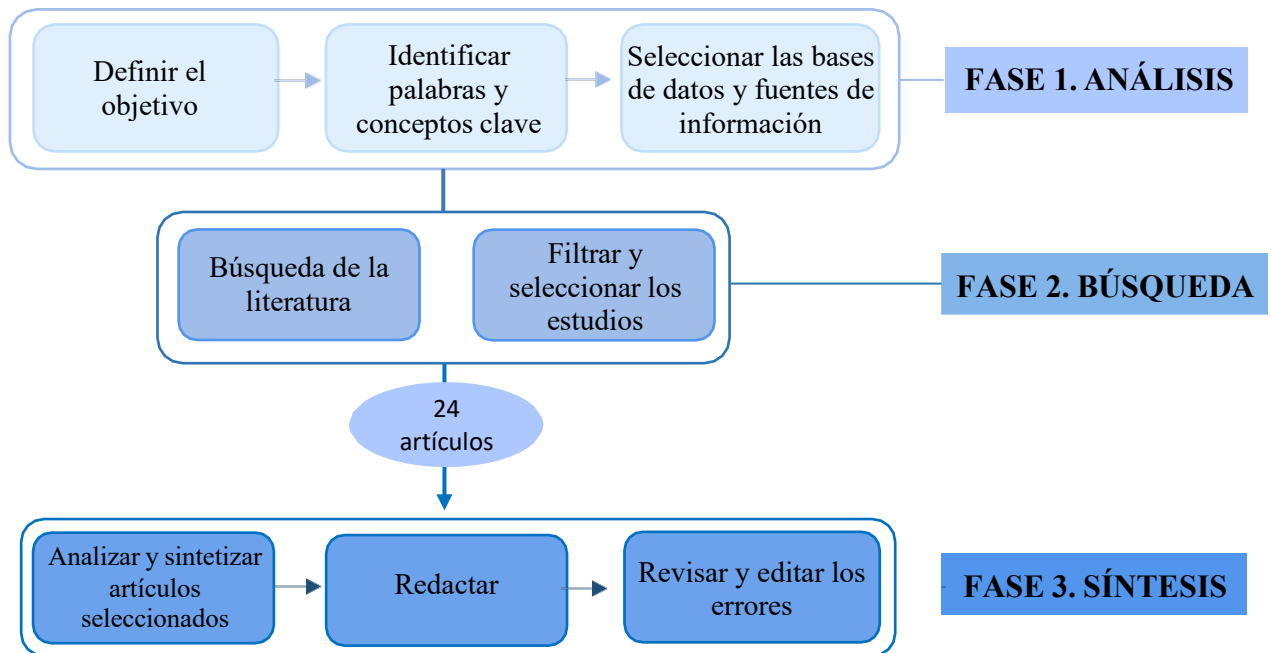
Para llevar a cabo esta revisión bibliográfica sobre la visión de las aves rapaces tanto diurnas como nocturnas se realizó una búsqueda en la base de datos PubMed. El algoritmo de búsqueda utilizado fue (raptor OR falcon OR hawk OR eagle OR owl) AND (vision OR eye OR fovea OR macula OR retina OR «nictitating membrane» OR «chromatic vision» OR ultraviolet). No hubo restricciones temporales y se localizaron un total de 193 artículos.

Tras finalizar la búsqueda, se escogieron solo aquellos artículos que estuvieran directamente relacionados con el tema del trabajo y la bibliografía de estos se utilizó de forma secundaria para ampliar la búsqueda. Consiguiendo un total de 24 artículos.



### 3. PLANIFICACIÓN

En el desarrollo del presente Trabajo de Fin de Grado se ha seguido una serie de fases encaminadas a elaborar una revisión bibliográfica exhaustiva y estructurada sobre la visión de las aves rapaces diurnas y nocturnas. Las fases en las que se dividió el proceso se recogen en el esquema 2.



Esquema 2: Fases del trabajo

El trabajo ha comenzado determinando el propósito de la revisión, estableciendo así los objetivos específicos que se pretenden alcanzar. La siguiente fase fue identificar las palabras clave y conceptos relevantes sobre el tema de investigación que son los que se usaron posteriormente para realizar la búsqueda de literatura en las bases de datos, la base de datos que se utilizó para la búsqueda de artículos fue Pubmed.

No se estableció ningún criterio de exclusión a la hora de la búsqueda, cuyo fin era identificar el mayor número posible de estudios relevantes para el tema de investigación, se examinaron títulos y resúmenes de los artículos, los estudios seleccionados fueron un total de 24 que se leyeron en su totalidad, realizando así una exhaustiva revisión de cada uno de ellos, centrándonos específicamente en dos aspectos principales: la anatomía y las capacidades visuales de las aves rapaces. Finalmente, se

han establecido una serie de conclusiones basadas en el análisis y síntesis de la información recopilada.

En resumen, el trabajo se dividió en tres fases: análisis, búsqueda y síntesis, con una duración total de ocho semanas. La fase de síntesis fue la más larga, con una duración de cinco semanas, en ella se leyeron todos los artículos seleccionados, analizando su contenido y resumiéndolo en el documento final. El informe final presenta las conclusiones obtenidas a lo largo de este proceso.

## 4. INTRODUCCIÓN

Este Trabajo Fin de Grado se enfoca en explorar las características anatómicas y ópticas además de las habilidades visuales que dotan a las aves rapaces de una visión tan eficiente, convirtiéndolas, junto con los primates, en el grupo animal con la función visual más desarrollada y dotadas con una agudeza visual considerablemente superior a la humana (1).

En esta revisión, se examinará una amplia gama de investigaciones científicas y estudios previos que abordan diferentes aspectos relacionados con la visión de las aves rapaces. Se explorarán las adaptaciones que subyacen a la excepcional agudeza visual de estas aves que incluyen, entre otras, ojos de tamaño relativamente grande, fóveas libres de bastones, existencia de conos dobles, densidades altas de células ganglionares retinales y una elevada resolución temporal (2). Todas estas adaptaciones surgieron debido a su estilo de vida, que implica la búsqueda de presas inmóviles, así como la persecución aérea de presas muy móviles a largas distancias y actividades en condiciones de escasa luminosidad (3).

Además, analizaremos los mecanismos que permiten a estas aves procesar e interpretar la información visual de manera eficiente. Examinaremos el papel de la visión binocular, así como la resolución espacial, temporal y la sensibilidad al contraste, y también exploraremos la influencia de los distintos factores ambientales en estas habilidades visuales. Por ejemplo, observaremos la sensibilidad al contraste relativamente alta en condiciones escotópicas que se encuentra en los búhos en comparación con otras aves rapaces diurnas (4).

Por último, nos adentraremos en las adaptaciones visuales específicas que han desarrollado las diferentes taxonomías en respuesta a las demandas de su entorno y estilo de vida. Estas aves han evolucionado una amplia variedad de adaptaciones visuales para enfrentar desafíos específicos, entre las cuales se incluyen características anatómicas como una mayor transmitancia de rayos UVA en las rapaces nocturnas y áreas ciegas reducidas en las rapaces diurnas (5, 6).

En resumen, en esta revisión expondremos y compararemos las características anatómicas, ópticas y habilidades visuales que dotan a estas aves de una visión tan eficiente y que pueden servir de inspiración en el futuro para aquellos que nos dedicamos a las ciencias visuales.

## 5. CAPÍTULO I: ANATOMÍA Y ÓPTICA

Las aves son características por poseer ojos grandes tanto en términos relativos como absolutos, pero en especial, las aves rapaces depredadoras, tienen ojos más grandes que otras aves voladoras (7). Algunas rapaces tienen ojos especialmente grandes, con una longitud axial de más de 30 mm, como las águilas filipinas, *Pithecophaga jefferyi*, llegando a pesar un 15% en proporción con el peso de su cráneo, una relación muy superior si la comparamos con los humanos en el que el peso promedio del globo ocular es del 1% (7, 8).

La forma de los ojos de las aves se ha clasificado en tres categorías aproximadas: planos, globosos y tubulares (Figura 1), basándose en la concavidad de la unión esclero-corneal y la relación entre la longitud axial y el diámetro transversal del ojo. Los ojos de las rapaces se describen generalmente como globoso (Figura 1b), aunque en algunas especies de águilas pueden tener una forma tubular (Figura 1c). La concavidad de la unión esclero-corneal está sostenida por un anillo de huesos llamado huesecillos esclerales, los cuales varían en número entre los diferentes grupos de aves (8).

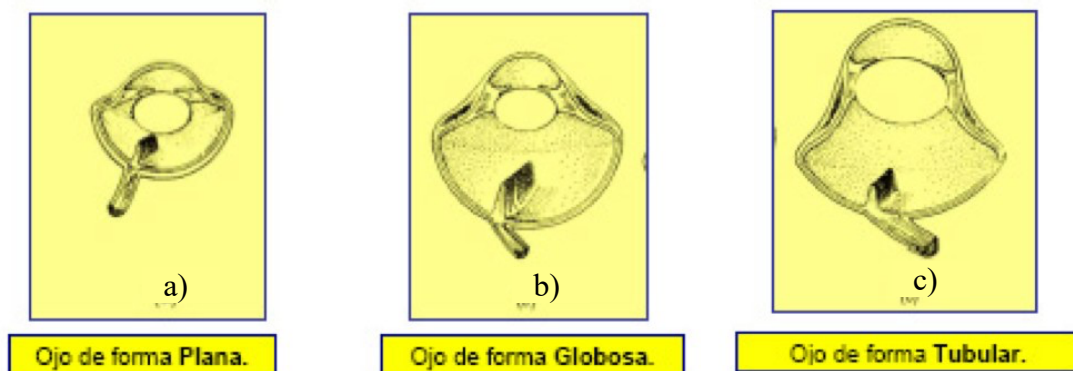


Figura 1. Tipos de ojos de las aves. Imagen modificada de: (I).

Las aves rapaces, al igual que todos los vertebrados, poseen ojos tipo cámara, por lo que la luz antes de llegar a la retina atraviesa una serie de estructuras oculares, incluyendo la córnea, el humor acuoso, el cristalino y el humor vítreo. Ópticamente, estos ojos pueden describirse de manera simplificada mediante dos características:

- Distancia focal anterior (F), estrechamente relacionada con la longitud axial del ojo, por lo que cuanto mayor sea la longitud axial, mayor será la distancia focal, lo que resulta en imágenes retinianas grandes.
- Apertura de la pupila (A), cuanto mayor sea la pupila, mayor será la resolución espacial potencial del objeto y menor será el límite de difracción final.

Sin embargo, pupilas muy midriáticas contribuyen a distancias focales cortas, por lo que tendrán una profundidad de enfoque corta, lo que generará mayores aberraciones ópticas (7).

## 5.1. TRANSMITANCIA DE LOS MEDIOS OCULARES

Como ya se mencionó anteriormente, la luz, antes de llegar a la retina pasa por distintos medios oculares, de los cuales córnea y cristalino absorben parte de la radiación UVA (315 a 400 nm) y toda la radiación UVB (280 a 315 nm) (9).

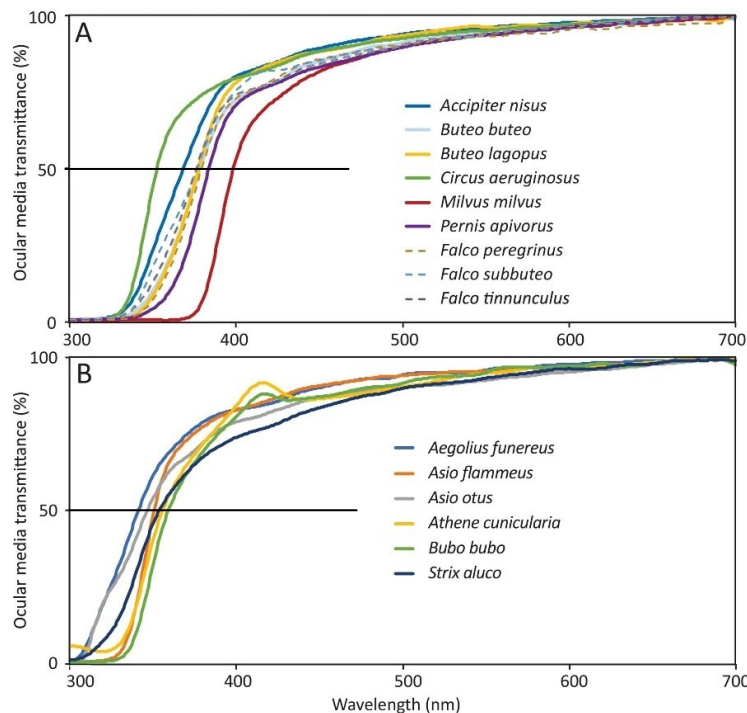


Figura 2. Transmitancia de medios oculares de rapaces diurnas (A) y nocturnas (B) (II).

La transmitancia de los medios oculares (OMT) se describe mediante  $\lambda_{t50}$ , es decir, la longitud de onda en la que se transmite el 50% de la luz entrante, la mayoría de las especies de aves rapaces diurnas poseen una  $\lambda_{t50}$  de  $380\pm 10$  nm (Figura 2 A), lo que permite que menos del 30% de la radiación UVA llegue a la retina, en cambio, los ojos de las rapaces nocturnas (Figura 2 B) permiten el paso a más del 40% de esta radiación, teniendo una  $\lambda_{t50}$  entre 340 y 360 nm (2).

Esta diferencia de transmitancia entre rapaces diurnas y nocturnas es una adaptación de las nocturnas ya que, al anochecer, la luz UV adquiere mayor importancia y contribuye significativamente a la iluminación ambiental. Los bastones, células especializadas de la retina, tienen un pico de sensibilidad en torno a los 350 nm, lo que significa que la luz UV transmitida a través de los medios oculares puede tener un impacto significativo en la sensibilidad visual de las rapaces nocturnas. Sin embargo, la luz ultravioleta tiene una mayor tendencia a dispersarse y contribuye en mayor medida a la aberración cromática, por esta razón muchas aves rapaces diurnas limitan la exposición a la radiación ultravioleta que llega a la retina (2).

## 5.2. MEMBRANA NICTITANTE Y SISTEMA LAGRIMAL

La membrana nictitante o tercer párpado (Figura 3), es una estructura semitransparente controlada por los músculos extraoculares, en concreto, el cuadrado (10), que permite hacer compatible la protección de la superficie ocular con cierta función visual. Esta adaptación evita la desecación que inducen los veloces vuelos de las aves además de empujar los detritos que se depositen en la superficie ocular hacia un punto lagrimal engrosado (9).

La glándula lagrimal se encuentra en el cuadrante temporoinferior (glándula hardeniana) y secreta una lágrima muy viscosa que contribuye a la protección y a evitar la desecación manteniendo los ojos húmedos durante un mayor tiempo (9).



Figura 3. Membrana nictitante en el cernícalo vulgar, *Falco tinnunculus* (III).

### 5.3. ACOMODACIÓN CORNEAL Y LENTICULAR

La principal función de la córnea y el cristalino es conseguir una imagen lo más enfocada posible en la retina, ambas estructuras trabajan en sinergia para obtener una visión aguda y precisa. La mayoría de las aves rapaces diurnas poseen dos mecanismos de acomodación (11):

- Acomodación corneal, la córnea es responsable de aproximadamente dos tercios del poder refractivo del ojo (12) y puede modificar su curvatura gracias a la contracción del músculo de Crampton (Figura 4), algunas aves como las águilas calvas, *Haliaeetus leucocephalus*, y reales, *Aquila chrysaetos*, mostraron entre 3 y 6 dioptrías de acomodación corneal (7).
- Acomodación lenticular, los músculos de Brücke (Figura 4) aprietan el cristalino blando y flexible a través de la pupila, sostenido por un iris musculoso (7). En un estudio realizado por Glasser, Pardue, Andison y Sivak en 1997, se investigó la capacidad de acomodación en diferentes especies de aves rapaces. Se observó que los halcones de cola roja, *Buteo jamaicensis*, demostraron una notable capacidad de acomodación, pudiendo ajustar su enfoque hasta 28 dioptrías (13).

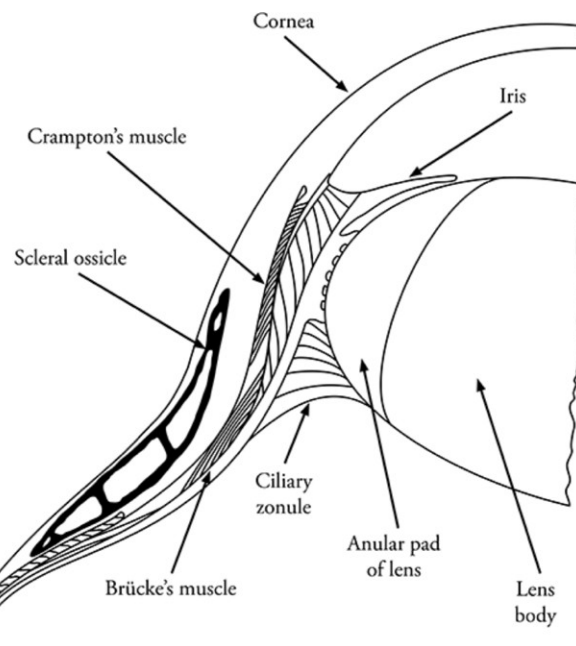


Figura 4. Alojamiento aviar. Aparato de alojamiento semidiagramático de un halcón (IV).

Las aves rapaces diurnas, a diferencia de las nocturnas, poseen la capacidad de acomodar simétricamente cuando enfocan objetos en el campo de visión binocular, pero monocularmente cuando ven objetos en el campo monocular. Esta diferencia entre especies puede estar relacionada con los hábitos alimentarios. Mientras que los búhos tienen un hábito alimentario de ingerir presas enteras, las aves rapaces diurnas desgarran la carne de sus presas. Esta diferencia en el método de alimentación puede explicarse por qué las rapaces diurnas necesitan una imagen enfocada para una coordinación precisa entre su pico y garras. Por otro lado, los búhos pueden compensar su incapacidad para enfocar objetos muy cercanos mediante un diámetro corneal relativamente grande para maximizar el brillo de la imagen y constricción de la pupila, lo que aumenta la profundidad de enfoque (2, 9).

#### 5.4. LA RETINA

La estructura de la retina en las aves rapaces presenta el diseño invertido característico de todos los vertebrados. Antes de alcanzar los fotorreceptores, la luz atraviesa diferentes capas neuronales distintas, las cuales están identificadas por sus nombres y abreviaturas en la Figura 5. Aunque la disposición general de estas capas se mantiene constante en toda la retina, a excepción de la fovea (donde se presentan especializaciones específicas), se ha observado que la retina tiende a ser más delgada en la periferia. En el caso de las rapaces, la retina central tiene un grosor de aproximadamente 400 a 500µm, lo cual la hace más gruesa en comparación con otras aves (200-350µm), así como en comparación con los humanos (230–250µm) (7).

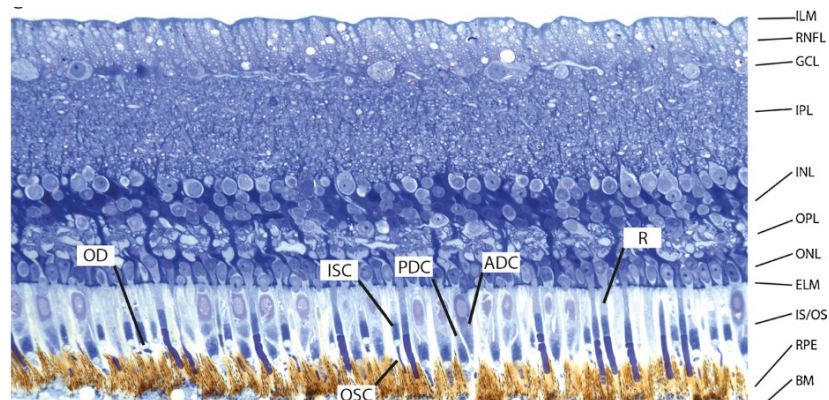


Figura 5. Partes de la retina de gavián de cola corta, *Buteo brachyurus* (II). Abreviaturas: ILM, membrana limitante interna; RNFL, capa de fibras nerviosas de la retina; GCL, capa de células ganglionares; IPL, capa plexiforme interna; INL, capa nuclear interna; OPL, capa plexiforme externa; ONL, capa nuclear exterior; ELM, membrana limitante externa; IS/OS, segmentos interior/exterior del fotorreceptor; RPE, epitelio pigmentario de la retina; BM, membrana de Bruch; C, coroides; OD, gota de aceite; ISC, segmento interior del cono único; OSC, segmento exterior del cono único; PDC, miembro principal del doble cono; ADC, elemento accesorio del doble cono; R, varilla.

#### 5.4.1 FÓVEA NASAL Y TEMPORAL

La fovea es una estructura en forma de invaginación con hendiduras en la retina interna que cubre un área con una alta densidad de fotorreceptores especializados para una visión de alta agudeza. La fovea contiene un número excepcionalmente elevado de fotorreceptores y neuronas, lo que le confiere la capacidad de ofrecer la máxima resolución visual (14).

La mayoría de las rapaces depredadoras tienen dos foveas: una fovea central profunda y una fovea temporal poco profunda (14). Las dos foveas presentan diferencias en su histología y probablemente en su fisiología, esta organización histológica ha sido recientemente confirmada *in vivo* gracias a su estudio mediante tomografía de coherencia óptica (OCT) (Figura 6) (9).

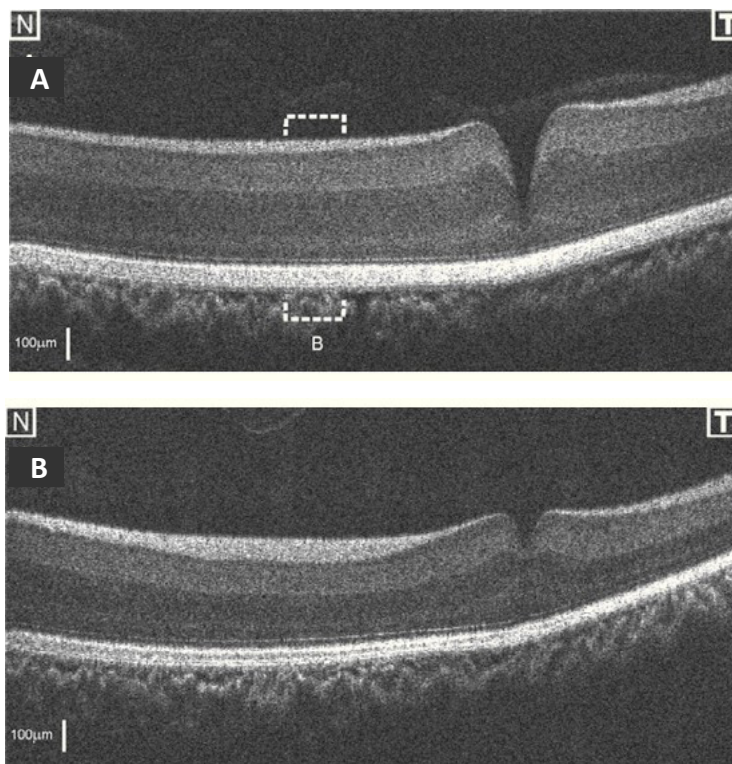


Figura 6. Tomografía de coherencia óptica que demuestra la presencia de 2 foveas: (A) fovea nasal y (B) fovea temporal en el gavilán de cola corta, *Buteo brachyurus*. Imagen modificada de: (III).

La fovea nasal es más profunda y tiene paredes más escarpadas, por lo que se la conoce como fovea profunda. En contraste, la fovea temporal se denomina fovea superficial. Estas distinciones en la estructura y ubicación de las foveas pueden tener

implicaciones en la visión y la percepción de las aves rapaces, permitiéndoles enfocar con mayor precisión en diferentes áreas del campo visual (9).

La peculiar anatomía de la fovea profunda de las rapaces ha inspirado a los científicos a buscar una explicación funcional de esta estructura. En 1948 el científico británico Pumphrey propuso una hipótesis en relación con la fovea de las aves rapaces. Calculó que el aumento foveal no sería uniforme y, por lo tanto, podría distorsionar la imagen, lo que implicaba que los efectos del aumento serían insignificantes para mejorar la resolución espacial. En cambio, planteó que la ampliación y la distorsión en las pendientes foveales podrían contribuir a mejorar la detección y fijación de pequeños objetos en movimiento. Sin embargo, aún no se ha proporcionado evidencia experimental para respaldar esta hipótesis (14).

Se cree que la fovea profunda proporciona una agudeza visual superior, pero por su orientación temporal no se corresponde sensorialmente con el campo visual del otro ojo y, por ello, no puede ofrecer estereopsis (Figura 7). Se ha sugerido que las dos foveas presentan estados refractivos diferentes. La fovea profunda, que es monocular, se considera emétrope, es decir, tiene una refracción óptima. Por otro lado, se cree que la fovea superficial, que es binocular, es

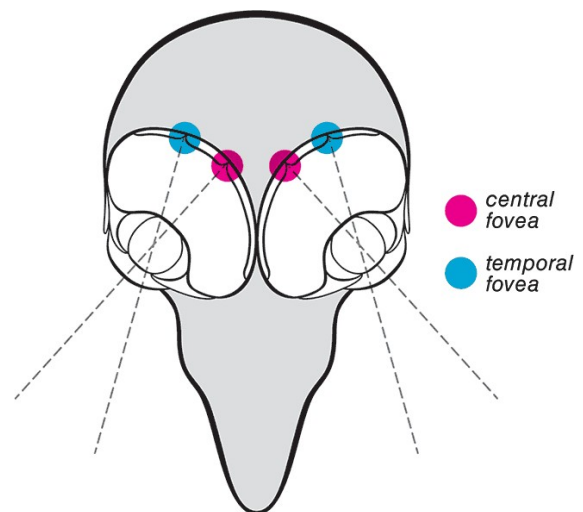


Figura 7. Ejes visuales de la fovea central (monocular) y temporal (binocular) (III).

miope, lo que le permite proporcionar una mejor visión espacial en las etapas finales de la captura, alimentación y construcción del nido. Esta adaptación permitiría a las aves rapaces tener una visión más precisa y detallada en distancias cortas (9).

Se ha planteado la idea de que las capacidades de ambas foveas podrían explicar la trayectoria que los halcones siguen durante sus picados. Según esta propuesta, al inicio del picado, el ave utilizaría su fovea nasal (monocular) para localizar a su presa potencial y seguiría manteniéndola en su campo visual nasal mientras realiza un descenso en espiral. En los últimos metros del picado, la fovea nasal cedería el

protagonismo a la fóvea temporal (binocular), lo que permitiría al halcón calcular de manera más precisa el momento del impacto. Esta alternancia entre las dos fóveas proporcionaría al ave rapaz una mayor precisión en la persecución y captura de su presa durante el vuelo en picado. Esta trayectoria curvada o en espiral permite mantener la imagen de la presa en la fóvea nasal sin necesidad de girar la cabeza. Este comportamiento es especialmente relevante debido a las altas velocidades que alcanzan durante sus picados, que pueden rondar los 300 km/h. Mantener la imagen de la presa en la fóvea nasal a lo largo de una trayectoria directa requeriría girar la cabeza, lo cual tendría un impacto significativo en la aerodinámica al aumentar la resistencia y generar una tendencia a la rotación. Por lo tanto, la adopción de una trayectoria curvada o en espiral les permite a los halcones maximizar su eficiencia aerodinámica mientras mantienen una visión constante y precisa de su presa (9).

#### **5.4.2 PECTEN**

El pecten es una estructura plegada en forma de abanico, pigmentada y altamente vascularizada, que se extiende desde la base del nervio óptico en el cuadrante ventrotemporal del fondo del ojo y se proyecta hacia el vítreo generando un área ciega en el campo visual (Figuras 8 y 9) (15). Según el científico Pettigrew, el pecten realiza movimientos sacádicos en dirección ortogonal a su eje largo, posiblemente para mejorar la irrigación sanguínea de la retina. Sin embargo, se han propuesto otras funciones potenciales para esta estructura como un papel en la termorregulación y la absorción de la luz (16) y continúa siendo objeto de debate en la actualidad (2).

El pecten se encuentra tanto en rapaces diurnas como nocturnas, mide entre 12 a 14 mm de largo en su base y se proyecta de 7 a 8 mm en la cámara vítrea. Los pectens de los búhos son generalmente más pequeños que los de las aves rapaces diurnas, por lo que su tamaño no se correlaciona con el tamaño de los ojos, sino que depende en gran medida del desarrollo evolutivo y difiere entre especies diurnas o nocturnas (2, 17).

También se ha sugerido que el pecten podría actuar como sombra intraocular, reduciendo así los efectos negativos del deslumbramiento en la agudeza visual que resultan de la imagen del sol que cae sobre la retina (7).

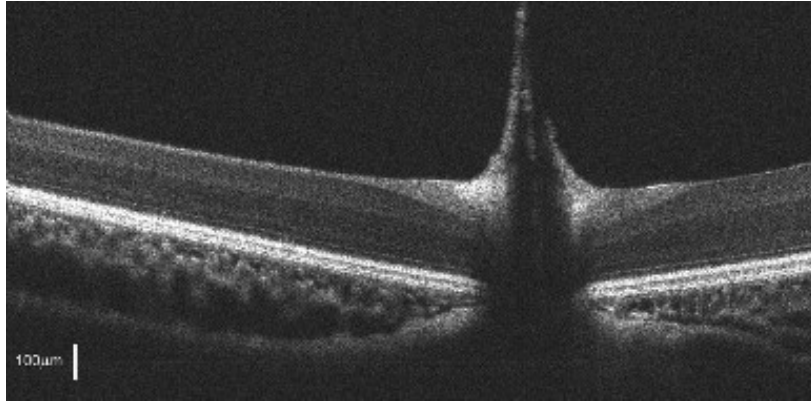


Figura 8. Imagen OCT del pecten en el ojo izquierdo de un halcón de alas anchas (V).

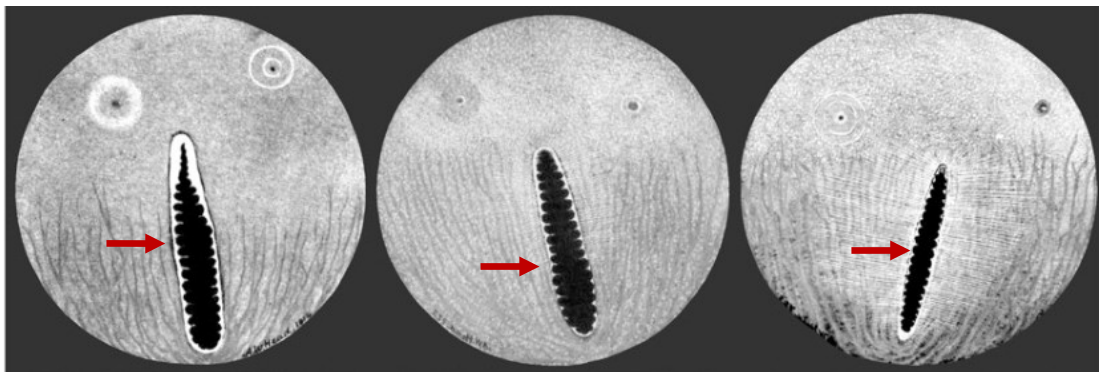


Figura 9. Fondo de ojo en aves rapaces bifoveales. De izquierda a derecha: quebrantahuesos, *Gypaetus barbatus*, águila marina de vientre blanco, *Haliaeetus leucogaster*, y cernícalo vulgar, *Falco tinnunculus*. El pecten (señalado por la flecha) se encuentra sobre la cabeza del nervio óptico que está rodeada por fibras nerviosas. Imagen modificada de: (VI).

#### 5.4.2 FOTORRECEPTORES

En la retina de las aves rapaces encontramos 3 tipos de fotorreceptores: un tipo de bastón que media en la visión con poca luz, un tipo de cono doble (Figura 10) y cuatro tipos de cono simple. Todos los conos están equipados con gotitas de aceite, pequeños orgánulos esféricos situados entre el interior y el exterior. Estas gotas de aceite coloreadas reducen la sensibilidad espectral de los conos y los desplazan hacia longitudes de onda más largas, sin embargo, aún no se han llevado a cabo investigaciones exhaustivas sobre ellas (7).

Los bastones representan aproximadamente el 20-25% de los fotorreceptores en las aves rapaces diurnas. En las especies de rapaces diurnas, tienden a estar ausentes en las foveas, lo que permite una mayor concentración de conos y, por lo tanto, una mayor

resolución espacial en condiciones de luz intensa. Sin embargo, en la retina de las rapaces nocturnas, los bastones están presentes en ambas foveas y son el tipo de fotorreceptor más predominante, constituyendo el 90% de todos los fotorreceptores de la retina. Esta adaptación les permite tener una visión más efectiva en condiciones de poca luz y les ayuda en sus actividades de caza nocturna, proporcionándoles una visión nocturna extraordinaria (2, 7).

Además de los conos simples, como se mencionó anteriormente, las rapaces, como otras aves, tienen conos dobles (Figura 10), que constituyen entre  $\approx 20$  y  $\approx 60\%$  en las aves rapaces diurnas, pero no se encuentran en la fovea profunda. En cambio, los conos dobles son más frecuentes que los conos simples en los búhos. Se cree que median la visión acromática y la detección de movimiento. Sin

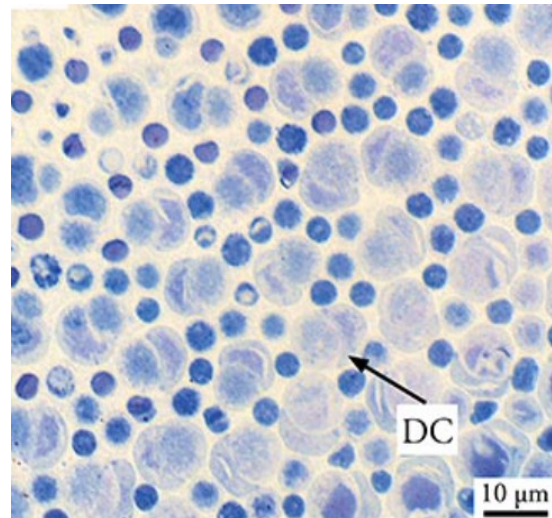


Figura 10. Sección transversal en la que se aprecia la presencia de conos dobles (DC) (IV).

embargo, su ausencia en la fovea profunda de la mayoría de las especies estudiadas, así como sus grandes diámetros transversales, sugiere que podrían no ser los receptores óptimos que contribuyen a la visión de alta resolución en las aves rapaces (2).

La visión del color está mediada por cuatro tipos de conos (Figuras 10 y 11) sensibles a diferentes porciones del espectro de luz (Figura 12): conos UV/VS, sensible al violeta (con máxima sensibilidad de 405 nm); conos S, sensibles al azul (449 nm); conos M, sensibles al verde (504 nm) y conos L, sensibles al rojo (567 nm) (19).

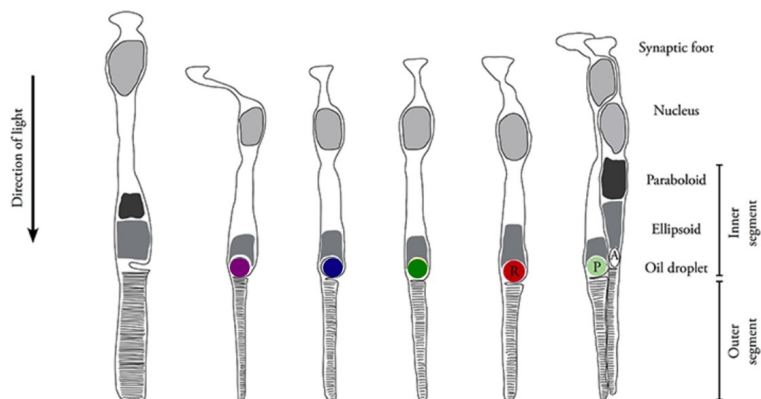


Figura 11. Representación esquemática del complemento fotorreceptor en la retina de una rapaz diurna (IV).

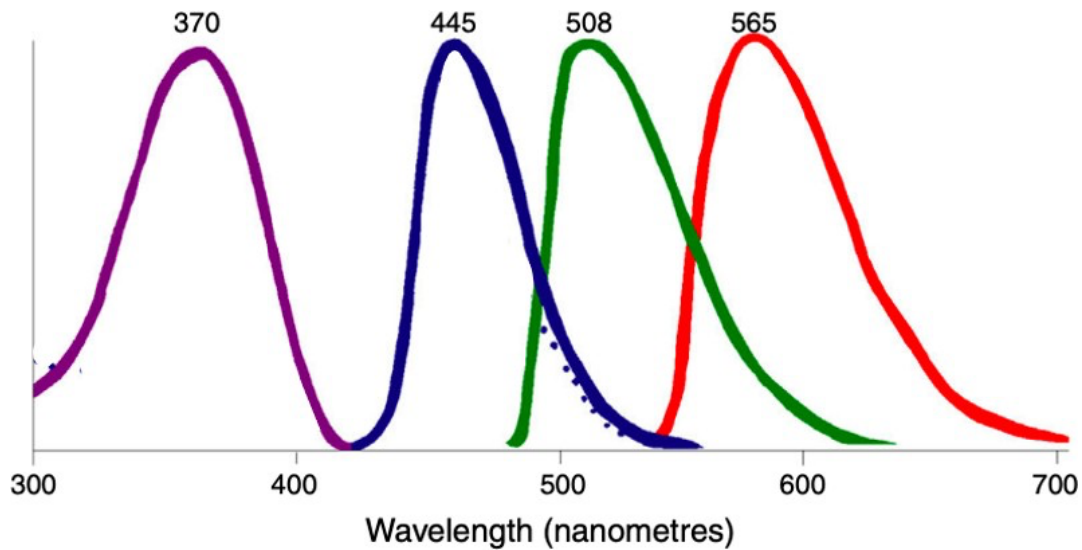


Figura 12. Espectro de absorción de cada uno de los 4 tipos de conos presentes en la retina de la mayor parte de las aves. Imagen modificada de: (III).

Los fotorreceptores de las aves rapaces, especialmente los conos foveales, tienen una alta densidad y un diámetro más delgado en comparación con los humanos. Las águilas pueden tener hasta 1 millón de conos por  $m^2$ , mientras que los humanos tienen una densidad máxima de conos foveales de 98.000-324.000 por  $m^2$ . Los fotorreceptores aviares más delgados tienen un diámetro de aproximadamente  $1 \mu m$ , siendo menor que en los humanos ( $1,6-2,2 \mu m$ ). Un diámetro por debajo de  $1 \mu m$  haría que el receptor fuese translúcido debido a la reflexión interna total. En resumen, estas adaptaciones permiten a las aves rapaces una mayor concentración de fotorreceptores y una mayor sensibilidad visual en relación con los humanos (14).

Curiosamente, varias aves rapaces como los halcones de cola roja, *B. jamaicensis*, o los azores, *Accipiter sp.*, tienen proporciones mucho más altas de fotorreceptores foveales a células ganglionares de 3:1 a 6:1. Una proporción relativamente alta, comparándola con la de los humanos que es de 1:1, esto reduce la agudeza espacial local, pero aumenta la sensibilidad. El aumento de la sensibilidad retiniana es más importante en los ojos grandes que en los pequeños porque una mayor proporción de luz (en particular, de longitudes de onda cortas) se dispersa en la parte anterior de los ojos grandes (14).

## 5.4. NEURONAS RETINALES Y VÍAS VISUALES

En las aves rapaces, al igual que en la mayoría de los vertebrados, las señales de los fotorreceptores se envían a las células ganglionares de la retina (RGC) a través de células bipolares, con células horizontales y amacrinas que proporcionan interacciones intrarretinianas (Figura 13) (2).

Los axones de las células ganglionares retinianas (RGC) llegan al cerebro a través del nervio óptico, después de un cruce nervioso completo (quiasma óptico). La información visual se procesa en tres sistemas visuales paralelos: la vía tectofugal, la vía talamofugal y el sistema óptico accesorio (7). Representadas en el esquema 3:

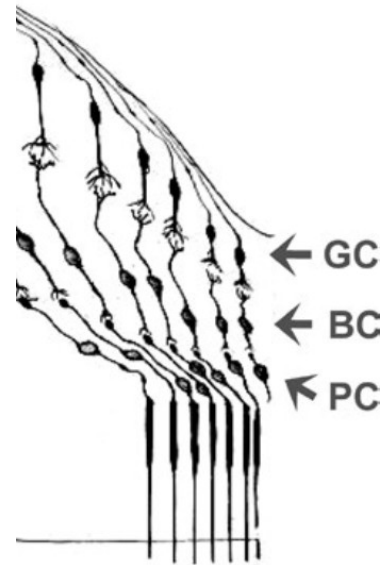
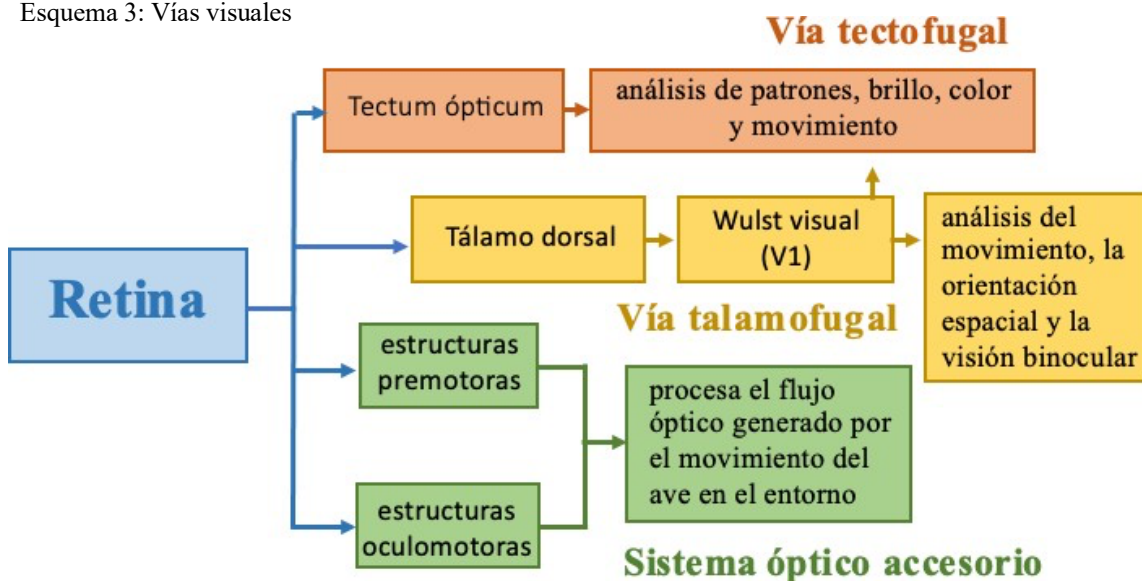


Figura 13. Neuronas retinianas. Abreviaturas: GC. Células ganglionares, BC. Células bipolares, PC. Fotorreceptores. Imagen modificada de: (VI).

Esquema 3: Vías visuales



La vía tectofugal se encarga del análisis de patrones, brillo, color y movimiento, y la mayoría de las RGC contribuyen a esta vía.

En la vía talamofugal, solo las regiones temporales tienen una representación extendida en el Wulst visual (región cerebral especializada en el procesamiento visual en aves y que se considera análoga a la corteza visual primaria de los mamíferos), que

está involucrado en el análisis del movimiento, la orientación espacial y la visión binocular (7).

Además, las aves tienen un sistema óptico accesorio que procesa el flujo óptico generado por el movimiento del ave en el entorno. Este sistema proporciona información sobre la estructura 3D del entorno y el movimiento del ave. Aunque no se sabe mucho sobre el sistema óptico accesorio en las rapaces, se ha demostrado que los halcones de Harris, *Parabuteo unicinctus*, utilizan las tasas de expansión de movimiento para cronometrar su aterrizaje (7).

Mediante el uso de un sistema de resonancia magnética de alta resolución de 3,0 Tesla, se llevaron a cabo estudios anatómicos en varias especies de rapaces diurnas (Figuras 14 y 15). Estos estudios proporcionaron un nivel detallado de visualización de estructuras oculares como el quiasma óptico, el lóbulo y los nervios ópticos. El gran tamaño de estas estructuras puede reflejar el patrón de actividad diurna y la alta agudeza visual de las aves rapaces diurnas (18).

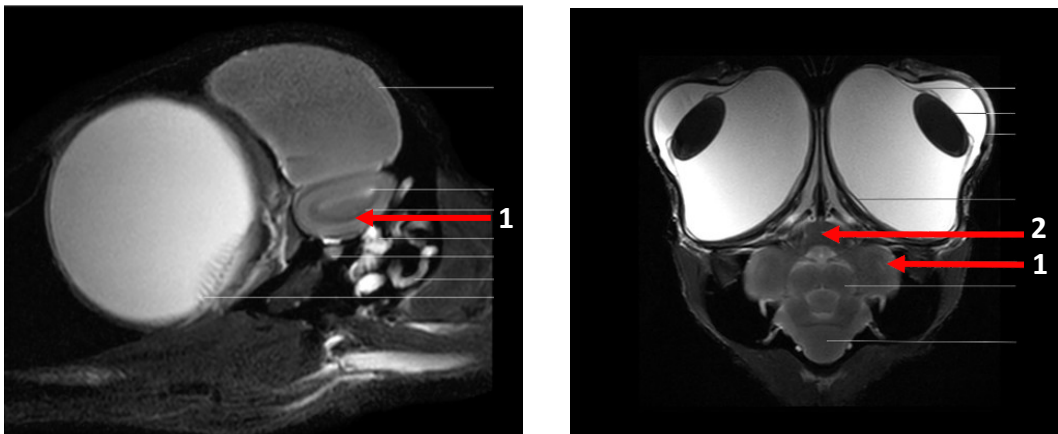


Figura 14. Imagen parasagital (A) y dorsal (B) del cerebro de un ratonero común, *Buteo buteo*. (1) lóbulo óptico, (2) quiasma óptico. Imagen modificada de: (VII).

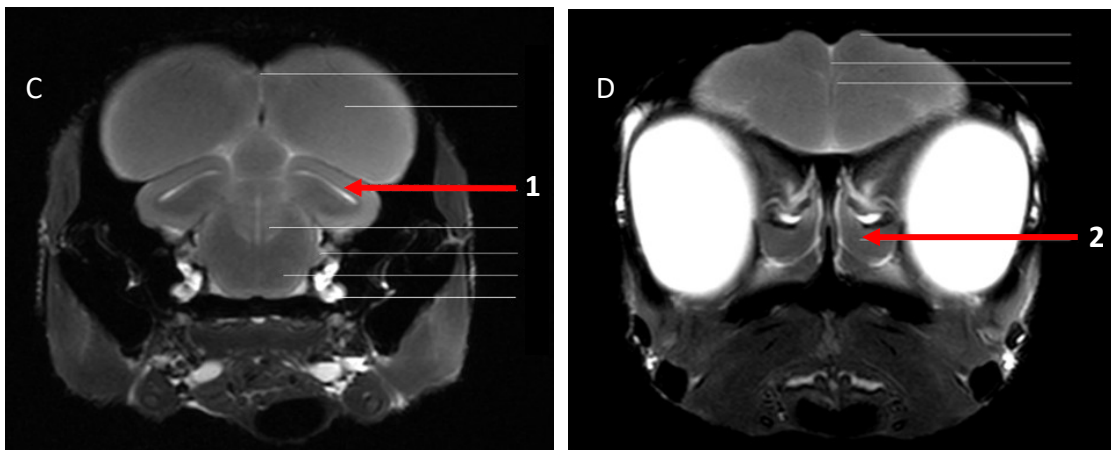


Figura 15. Imágenes transversales (C y D) del cerebro de un milano real, *Milvus milvus*. (1) lóbulo óptico, (2) nervio óptico. Imagen modificada de: (VII).

## **6. CAPÍTULO II: HABILIDADES VISUALES**

Las aves rapaces necesitan habilidades visuales especializadas para su estilo de vida. Como ya se mencionó anteriormente pueden ser principalmente nocturnas o diurnas en su actividad. Debido a estas diferencias en sus patrones de actividad, se podrían predecir grandes variaciones en sus habilidades visuales. Estas aves han desarrollado adaptaciones visuales únicas para satisfacer sus necesidades específicas, lo que les confiere una ventaja distintiva en la caza y la supervivencia. A través de este capítulo, exploraremos las habilidades visuales excepcionales de las aves rapaces y cómo estas se relacionan con su estilo de vida y comportamiento (1, 7).

### **6.1. RESOLUCIÓN ESPACIAL Y AGUDEZA VISUAL**

La resolución espacial describe la capacidad de un ojo para resolver los detalles espaciales en la escena visual (19). En las aves rapaces se puede estimar tanto a través de su anatomía, como a través de experimentos de comportamiento. La estimación basada en la anatomía proporciona un límite superior de la resolución espacial, considerando la óptica y las densidades celulares. Por otro lado, los análisis de comportamiento miden la agudeza visual funcional, es decir, la capacidad visual utilizada por el ave en situaciones de comportamiento específicas (7).

Anatómicamente podemos estimarla en función de la densidad de los fotorreceptores, cuanto más fino sea el mosaico de fotorreceptores, más detalles se pueden capturar de la imagen retiniana. Para una resolución espacial máxima, las foveas deben contener solo aquellos fotorreceptores que contribuyen a una visión de alta resolución (7).

En los estudios de comportamiento, el método más utilizado es un método similar al de la mirada preferencial. Se entrena a un animal para que elija entre dos estímulos diferentes presentados simultáneamente, generalmente un campo gris uniforme y una rejilla de rayas blancas y negras y con la misma luminancia (9). La resolución espacial se ha estudiado en distintas especies mediante ambas formas (Tabla 1).

<b>Especie</b>	<b>Resolución espacial (ciclos/grados)</b>	<b>Método</b>	<b>Referencias</b>
Águila de cola de cuña, <i>Aquila audax</i>	140	Espaciamiento de receptores	(20)
Buitre leonado, <i>Gyps fulvus</i>	138	Comportamiento	(7)
Halcón marrón, <i>Falco berigora</i>	76	Espaciamiento de receptores	(20)
Chimango caracara, <i>Phalcoboenus chimango</i>	73	Comportamiento	(20)
Gran búho gris, <i>Strix nebulosa</i>	24,6	Comportamiento	(21)
Mochuelo de madriguera, <i>Athene cunicularia</i>	14,6	Densidad de RGC	(21)

Tabla 1. Resolución espacial de rapaces medida usando varios métodos. Para datos anatómicos, se dan valores promedio, para otros métodos, el rango cuando esté disponible. RGC: Célula ganglionar de la retina

Comprobando los resultados, puede verse que existe una gran disparidad entre la resolución espacial de las rapaces nocturnas (considerablemente inferior) y la de las rapaces diurnas. Especies como el águila de cola de cuña o el buitre leonado tienen una resolución espacial mucho mayor que los humanos (60 ciclos/min), pero esto no es cierto para todas las aves rapaces diurnas, ya que en algunas especies la resolución espacial es muy similar, como en el halcón marrón. En cambio, la resolución espacial de las aves rapaces diurnas, a diferencia que las nocturnas, disminuye rápidamente a medida que disminuyen los niveles de luz (7).

## 6.2. SENSIBILIDAD AL CONTRASTE

La función de sensibilidad al contraste se describe mediante la relación entre el detalle espacial resoluble y su contraste. Es muy importante ya que, en la mayoría de las situaciones, el objeto de interés ya sea un depredador, una presa o el plumaje de otra ave, no tiene un 100% de contraste con su respectivo fondo. Incluso en un sistema óptico ideal, el contraste de altas frecuencias espaciales tiende a disminuir. Esto significa que, en la práctica, las aves rapaces no pueden aplicar su máxima agudeza visual en todas las situaciones. Aunque algunas tienen una visión excepcionalmente aguda, hay limitaciones físicas que afectan su capacidad para percibir detalles finos y contrastes sutiles en condiciones de luz y contraste desfavorables (7).

Hasta la fecha, se ha determinado la sensibilidad al contraste sólo para dos especies de rapaces diurnas, cernícalo americano, *Falco sparverius*, y águilas calvas, *H. leucocephalus* (Figura 16). Estas aves presentan sensibilidades más bajas que muchos mamíferos estudiados hasta la fecha. Mientras que la sensibilidad al contraste en los humanos es de 10 ciclos/grado permitiéndonos ver contrastes del 0,4%, el límite para el cernícalo americano y el águila calva se sitúa en el 3,2 % y el 7,1 % (sensibilidad al contraste de 31 y 14 respectivamente). Es importante recalcar que, al igual que la agudeza visual máxima, la sensibilidad al contraste en rapaces diurnas se deteriora a medida que disminuyen los niveles de luz (2, 7).

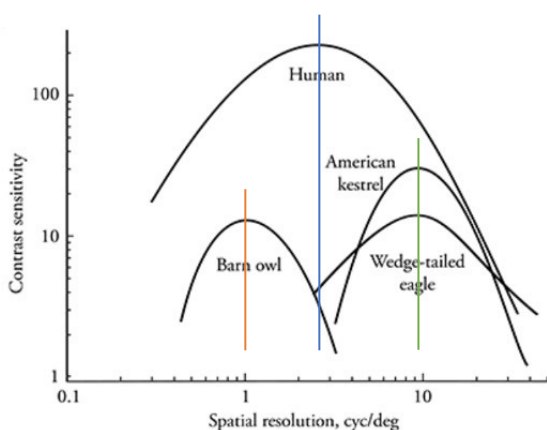


Figura 16. Función de sensibilidad al contraste para cernícalo americano, *F. sparverius*, águila de cola de cuña, *A. audax*, y lechuza común, *T. alba*. Imagen modificada de: (IV).

En rapaces nocturnas, la sensibilidad al contraste se midió en una serie de experimentos de comportamiento con tres niveles de luz diferentes (fotópica, mesópica y escotópica) en tres lechuzas, *Tyto alba*. La sensibilidad al contraste de las lechuzas fue más alta a 1 ciclos/grado y disminuyó hacia frecuencias más altas y más bajas. La sensibilidad a frecuencias espaciales altas disminuyó cuando se redujo la luminancia, pero a diferencia de las diurnas, se mantuvo constante a frecuencias espaciales bajas (22).

### 6.3. CAMPOS VISUALES

El campo visual de las aves rapaces varía, como resultado del contexto de la ecología de cada especie (búsqueda de alimento, depredación...), en el tamaño relativo de las tres áreas que lo componen (Figura 17): área binocular (involucrada en el manejo de presas, alimentación de crías, etc.), área monocular (abarca la fovea profunda) y área ciega (área sin cobertura visual). Los tamaños relativos de estas tres áreas pueden ser buenos indicadores de las adaptaciones sensoriales a las condiciones ambientales (15).

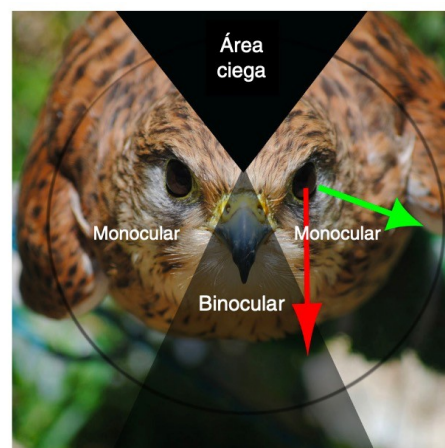


Figura 17. Organización del campo visual y orientación de la fovea nasal (flecha verde) y temporal (flecha roja) en el cernícalo vulgar, *F. tinnunculus* (III).

La orientación de la órbita en el cráneo puede tener un gran impacto en el tamaño del campo binocular. En general, se espera que las especies con órbitas que convergen hacia la parte frontal del cráneo tengan campos binoculares más amplios debido a una mayor superposición de los campos visuales de ambos ojos. Además, los movimientos oculares desempeñan un papel importante no solo en el seguimiento visual de objetos, sino también en la modificación de la cobertura visual. Sin embargo, en general, las aves rapaces no se caracterizan por exhibir un alto grado de movimientos oculares (15).

Se encuentra una gran variación entre los campos visuales de las rapaces nocturnas y diurnas, a continuación, se destacaron los más notables.

#### 6.3.1 CAMPOS VISUALES DE RAPACES NOCTURNAS

Las rapaces nocturnas como los búhos tienen una disposición de ojos frontal, lo que les permite tener amplios campos visuales binoculares frontales. En el caso del cárabo común, *Strix aluco*, cada uno de sus ojos tubulares tiene un campo visual relativamente estrecho de aproximadamente 120° de ancho, y los ejes visuales de los ojos divergen en un ángulo de 55°. Este ángulo es considerablemente mayor en comparación con los humanos, cuyos ejes visuales son paralelos, pero más pequeños que los de muchas otras aves (2).

Esto resulta en un campo ciclópeo (Figura 18), que es la extensión horizontal de los campos visuales de ambos ojos, de  $201^\circ$ . El campo binocular frontal abarca  $71^\circ$  verticalmente y tiene una máxima extensión horizontal de  $48^\circ$ . Sin embargo, existe un sector ciego de  $159^\circ$  de extensión horizontal detrás de la cabeza (2).

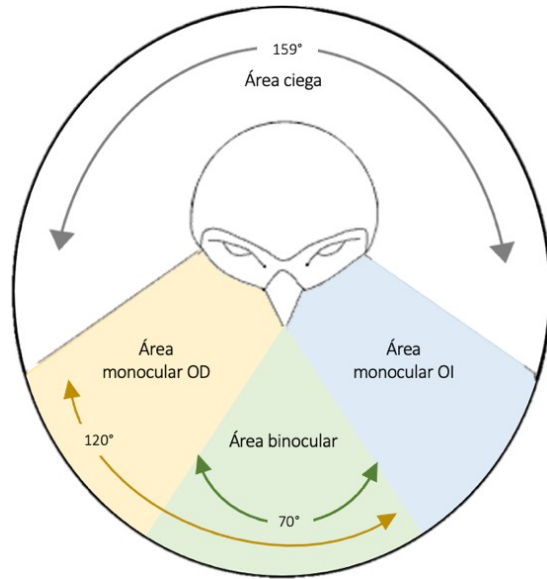


Figura 18. Campo visual del cárabo común, *S. aluco*.

Estos campos visuales son fijos debido a que los grandes ojos de los búhos están parcialmente fuera del cráneo, y los músculos orbitales que los mantienen en su lugar solo pueden moverlos dentro de la órbita en un rango de menos de  $1,5^\circ$  (como en el caso del búho americano, *Bubo virginianus*). Desafortunadamente, los campos visuales no se han determinado en otras especies de búhos (2).

### 6.3.2 CAMPOS VISUALES DE RAPACES DIURNAS

Las aves rapaces diurnas, como el halcón de cola roja, *B. jamaicensis*, presentan mayores divergencias de los ejes ópticos, alcanzando hasta  $112^\circ$ , y una amplia extensión horizontal de los campos visuales monoculares, llegando a  $122^\circ$  en el caso de esta especie (Figura 19). Esto resulta en una superposición binocular menor a  $60^\circ$ , a menudo entre  $20$  y  $30^\circ$ , e incluso tan estrecha como de  $5$  a  $10^\circ$  en algunas especies. Debido a esta gran divergencia de los ejes ópticos, el campo visual total de estas aves es amplio. Muchas especies tienen solo una estrecha región ciega detrás de la cabeza, y algunas poseen una cobertura visual completa tanto alrededor como por encima de la cabeza (7).

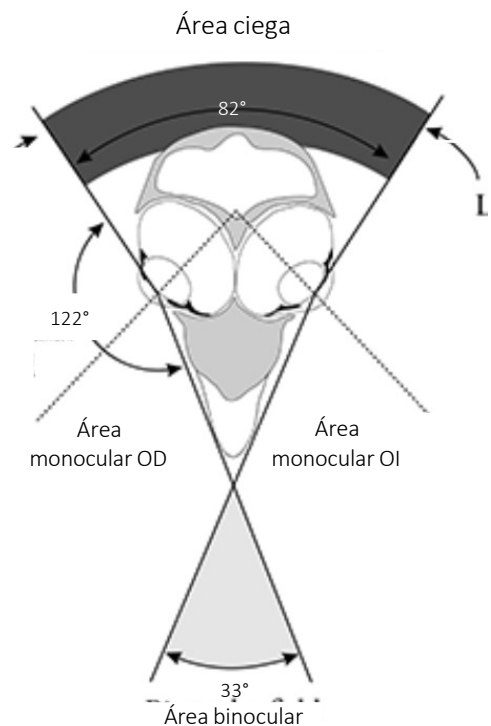


Figura 19. Campo visual del halcón de cola roja, *B. jamaicensis*. Imagen modificada de: (IV).

### 6.3. RESOLUCIÓN TEMPORAL

La resolución temporal permite detectar y procesar rápidamente los cambios visuales, lo que resulta crucial en situaciones donde el movimiento rápido es relevante, como seguir objetos en movimiento, reaccionar a estímulos dinámicos o interactuar con el entorno en tiempo real. Se expresa generalmente en hercios (Hz) y representa la cantidad de veces que un estímulo puede cambiar por segundo y aún ser percibido como un cambio separado. Dado que estas aves cazan a velocidades muy altas, es presumible que la alta resolución espacial deba ir acompañada de una resolución temporal muy alta (9, 23).

Al igual que la resolución espacial, también podemos estimarla de manera anatómica o comportamental. En un estudio anatómico complejo en el que se debe analizar diferentes factores como el tiempo de respuesta de los fotorreceptores y la densidad de sinapsis y conexiones neuronales. Para la medición de manera comportamental también se emplea el método de mirada preferencial, pero en este caso en vez de láminas con franjas, los estímulos son dos luces, una con una frecuencia alta considerada perceptivamente constante y otra con frecuencias más bajas (1).

En 2018 el biólogo Simon Potier realizó un experimento de comportamiento en el que midió la resolución temporal de tres halcones (halcón de Harris, *P. unicinctus*, halcón sacre, *Falco cherrug*, y halcón peregrino, *Falco peregrinus*, obteniendo los siguientes resultados (1):

Especie	Método	CFF medio (Hz)	Referencia
Halcón de Harris, <i>Parabuteo unicinctus</i>	conductual	77,7	(1)
Halcón sacre, <i>Falco cherrug</i>	conductual	102	(1)
Halcón peregrino, <i>Falco peregrinus</i>	conductual	124,5	(1)

Tabla 2. Resultados de las frecuencias medias del estudio para las tres especies.

La resolución temporal más alta que se encontró en el estudio fue la de el halcón peregrino, conocido como el ave más veloz del mundo y que caza presas de escape rápido como palomas, con una media de 124,5 Hz, muy superior a la media del ser

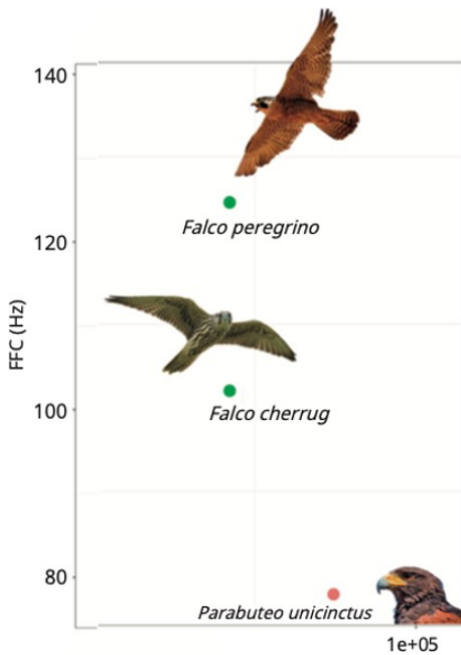


Figura 20. Frecuencia crítica de fusión del parpadeo (FFC) de las tres aves probadas conductualmente (VIII).

humano (50/60 Hz). Por el contrario, el halcón de Harris, que vuela a velocidades más bajas y se alimenta principalmente de mamíferos como roedores, conejos y liebres, mostró una resolución temporal considerablemente menor. Estos resultados respaldan la sugerencia de que las especies de vuelo rápido que persiguen presas en movimiento rápido tienen una alta resolución temporal. Para estas especies, una alta resolución temporal es crucial para integrar rápidamente la información visual, el seguimiento del movimiento y la percepción de la profundidad. Sin embargo, los experimentos de comportamiento revelaron que los halcones de Harris tienen una resolución temporal similar a la de los pollos (87 Hz) (1), que se alimentan de semillas. Esto

sugiere que una alta resolución temporal también puede ser esencial para otros comportamientos, como la evasión de depredadores, como una respuesta de escape inmediato (1).

## 7. CAPÍTULO III: COMPARACIÓN ENTRE ADAPTACIONES DE RAPACES DIURNAS Y NOCTURNAS

Si bien algunas características generales son bastante similares entre las aves, la ecología de alimentación de muchas rapaces puede exigir adaptaciones visuales específicas y ha llevado a la evolución de extremos tales como la mayor resolución temporal en los grandes halcones que buscan comida a altas velocidades y una sensibilidad mayor en las rapaces nocturnas por la noche. La comparación entre las rapaces diurnas, por un lado, y nocturnas por el otro, ha revelado algunas de las adaptaciones que parecen sintonizarse sutilmente con los desafíos que plantea la realización de tareas específicas, especialmente la búsqueda de alimento, y, por lo tanto, las capacidades sensoriales, en específico la visual, se considera una parte vital de la ecología de cada especie (7, 24).

A continuación, se compararán las variaciones en la anatomía, genética y habilidades visuales que reflejan las diferencias evolutivas de estas aves.

### 7.1. VARIACIONES EN LA ANATOMÍA OCULAR Y HABILIDADES VISUALES

Los ojos de las rapaces son grandes en comparación con los de otras aves (Figura 21 A), tanto en términos de longitud axial como de volumen. Entre las rapaces, las estrigiformes (nocturnas) presentan ojos más grandes que los de las rapaces predominantemente diurnas (Figura 21 B), este aumento les permite capturar la mayor cantidad de luz posible, lo cual es crucial para ver en condiciones de poca luz, lo que además los optimiza para la sensibilidad visual (2, 4).

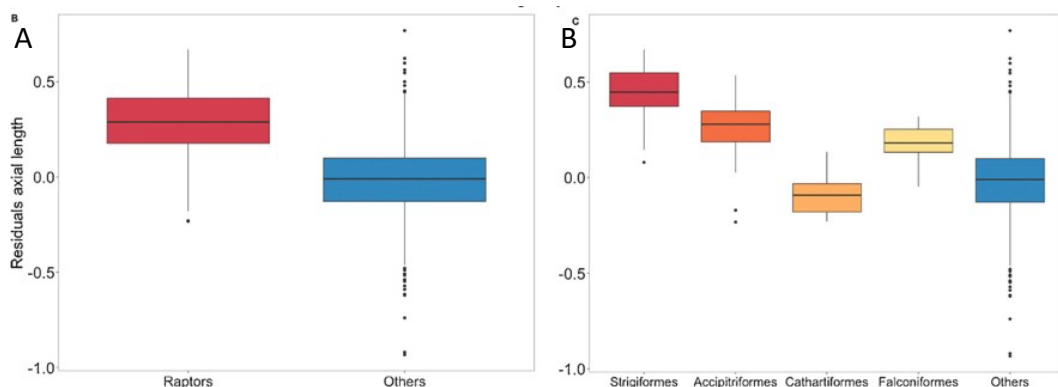


Figura 21. La diferencia en la longitud axial residual entre especies rapaces y no rapaces (A) y entre todas las órdenes de aves rapaces y no rapaces (B). Imagen modificada de: (II).

En cuanto a la transmitancia de los medios oculares, las rapaces diurnas, al igual que los humanos, poseen pigmentos que absorben los rayos UV lo que permite que menos del 30 % de la radiación UVA llegue a la retina, en cambio las rapaces nocturnas permiten un mayor paso de la luz UVA (más del 40%) ya que es la longitud de onda más abundante durante la noche, en comparación con otras del visible. Por otro lado, esta luz se dispersa y contribuye a mayores aberraciones cromáticas disminuyendo la agudeza visual, siendo esta la razón principal por la cual la mayoría de las rapaces diurnas limitan la llegada a la retina de esta radiación (2).

Como ya se comentó en el apartado 5.3, la acomodación en estas especies es tanto corneal como lenticular pero no tiene el mismo funcionamiento para diurnas como para nocturnas, mientras que las primeras acomodan simétricamente cuando enfocan objetos en el campo de visión binocular, pero monocularmente cuando ven objetos en el campo monocular, las nocturnas solo presentan acomodación simétrica en ambos ojos, es decir, no pueden acomodar de forma monocular (2).

Esto puede estar influenciado por la diferencia entre los campos visuales de ambas taxonomías determinados por la orientación de la órbita en el cráneo. Las rapaces nocturnas, al tener los ojos colocados frontalmente, presentan grandes campos binoculares frontales, pero como consecuencia, también conlleva una mayor área ciega, para suplir esto, las rapaces nocturnas a diferencia de los humanos y muchas otras especies, tienen una estructura ósea única en sus cuellos que les permite girar la cabeza hasta casi 270 grados en algunas especies. Esta rotación excepcional les proporciona una visión panorámica y les permite detectar presas o posibles depredadores desde diferentes ángulos sin tener que mover todo su cuerpo. Por otro lado, las aves rapaces diurnas tienen mayores divergencias de los ejes ópticos, esto conlleva a un área monocular mucho más amplia y un área binocular más estrecha. Los campos visuales están influenciados por estructuras como el pico y las cejas. A diferencia de los búhos, muchas rapaces diurnas pueden mover los ojos en varios grados. Hacen movimientos oculares independientes cuando enfocan objetos en el campo visual monocular, o movimientos coordinados de ambos ojos cuando miran binocularmente objetos posicionados frontalmente (2).

En cuanto a la retina, las rapaces nocturnas, a diferencia de las diurnas, presentan una mayor cantidad de bastones, llegando a conformar, en algunos búhos, el 90% de todos los receptores, siendo el receptor más frecuente en la fovea de las rapaces nocturnas. En cambio, en rapaces diurnas solo constituyen un 20-25% de los receptores y están ausentes en sus foveas permitiendo así densidades más altas de conos (2).

Esta gran densidad de fotorreceptores y el gran tamaño del ojo que permite un diámetro de pupila más amplio y una longitud axial más larga facilita a las rapaces diurnas una alta resolución espacial mucho mayor que la de los humanos, por otro lado, se ha observado que la resolución espacial de estas aves disminuye rápidamente a medida que disminuyen los niveles de luz. En contraste, las aves rapaces nocturnas presentan una resolución espacial generalmente inferior a la de los seres humanos, pero que se mantienen constantes, aunque disminuyan los niveles de luz, esto puede ser debido a las aberraciones que crea la alta transmitancia de luz UVA y la alta densidad de bastones en la composición de la retina (9).

En un estudio de la Universidad de Montpellier se halló que todos los depredadores estudiados tenían una fovea central y una temporal, en cambio, todos los carroñeros poseían solo la fovea central; y que los ojos más grandes generalmente tenían una fovea central más profunda tanto en depredadores como en carroñeros (Figura 22). Estos resultados sugirieron que el sistema visual de las aves rapaces diurnas puede estar altamente adaptado a la estrategia de alimentación, excepto por la profundidad foveal, que parece depender principalmente del tamaño de los ojos, dependiendo más de la filogenia que de la ecología (24).

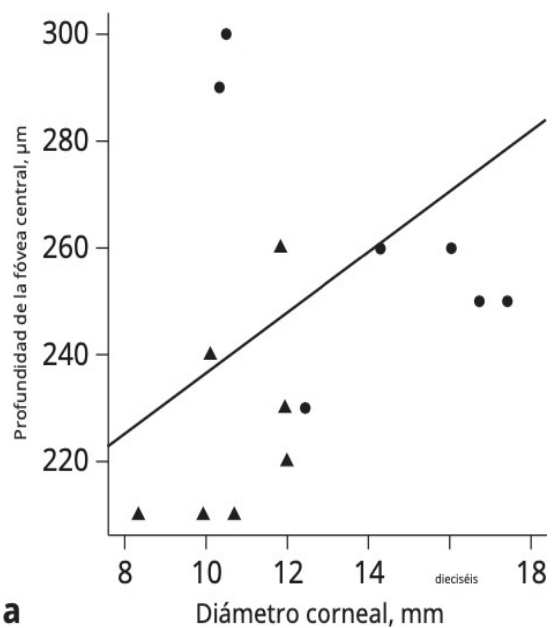


Figura 22. Relación entre el diámetro corneal y la profundidad máxima de la fovea. Círculos, depredadores; triángulos, carroñeros. La línea muestra la regresión lineal (IX).

En la siguiente tabla se incluye un resumen de todas las adaptaciones dependientes tanto de la ecología como de la filogenia de las dos taxonomías.

Adaptaciones		Rapaces diurnas	Rapaces nocturnas
<b>Anatomía</b>	Transmitancia	< 30% rayos UVA	> 40% rayos UVA
	Acomodación	Monocular y binocular	Solo binocular
	Longitud axial	Menor	Mayor
	Retina	20-25% bastones y ausencia en las 2 fóveas	90% bastones presencia en las 2 fóveas
<b>Habilidades visuales</b>	Resolución espacial	Mayor que en humanos	Mucho menor
	Sensibilidad al contraste	Menor y disminuye rápidamente en condiciones de baja iluminación	Mayor y se mantiene constante, aunque disminuya la iluminación
	Campos visuales	Mayor área monocular	Mayor área binocular y área ciega

## 7.2. VARIACIONES GENÉTICAS

En un estudio comparativo publicado por la Universidad Normal del Noroeste (Shenyang, China), se llevó a cabo un análisis evolutivo que examinó 120 genes relacionados con la visión en aves de cuatro grupos taxonómicos diferentes, utilizando la secuenciación del transcriptoma de la retina (4). Se encontraron modificaciones visuales más significativas en los búhos en comparación con sus parientes mayormente diurnos. Los resultados revelaron una fuerte selección para la visión nocturna en los búhos, lo cual puede compensar la pérdida de genes implicados en la visión diurna y en la percepción del color, sugiriendo una adaptación sensorial compensatoria (4).

Se identificaron en los halcones un conjunto de genes de visión relacionados con la recuperación de la respuesta a la luz y la adaptación a los cambios lumínicos, considerados cruciales para la detección de movimientos. Además, se observó la presencia de un gen específico de visión en penumbra (SLC24A1) y dos sustituciones de aminoácidos críticos en los genes LWS y SWS2, que están asociados con la adaptación a la longitud de onda corta de la luz. Estos hallazgos sugieren una posible evolución convergente o paralela en búhos y halcones, adaptándose a condiciones de luz crepuscular de manera similar (4).

Estos descubrimientos están en línea con los patrones de comportamiento observados en los halcones, quienes se caracterizan por ser cazadores aéreos de alta velocidad. Las adaptaciones visuales encontradas en ambos grupos de aves podrían estar relacionadas con su estilo de caza y las demandas visuales específicas que enfrentan en sus respectivos hábitats (4).

En resumen, este análisis evolutivo comparativo de genes de visión reveló adaptaciones visuales más notables en los búhos en comparación con las aves rapaces diurnas. Se encontró una selección positiva para la visión nocturna en los búhos, así como similitudes genéticas relacionadas con la adaptación a condiciones de luz crepuscular en búhos y halcones. Estos hallazgos contribuyen a nuestra comprensión de la evolución de las habilidades visuales en las aves rapaces y su relación con los comportamientos de caza y los entornos específicos en los que se desenvuelven (4).

## 8. CONCLUSIÓN

Finalmente, y tras llevar a cabo el objetivo principal de este trabajo, podemos señalar que existen una serie de adaptaciones específicas de las aves rapaces nocturnas y diurnas motivadas por sus distintas ecologías que las llevaron a poseer uno de los sistemas visuales más desarrollados de todas las especies de vertebrados.

En primer lugar, anatómicamente, presentan unos ojos relativamente grandes, transmitancia de los medios al UV en rapaces nocturnas, sistema de protección ocular especializado para sus rápidos vuelos, doble poder de acomodación, retina especializada con máxima densidad de fotorreceptores y tres vías visuales paralelas que permiten procesar la información.

En segundo lugar, tanto estudios anatómicos como comportamentales indican que presentan una resolución espacial realmente alta para el tamaño de su cuerpo, en cambio la máxima sensibilidad al contraste es similar a la de otras aves y decrece rápidamente en rapaces diurnas a medida que disminuye los niveles de luz. Una de las mayores diferencias que encontramos entre ambas taxonomías son los campos visuales debido a la orientación y divergencia de los ejes visuales, en este aspecto las rapaces nocturnas como los búhos presentan área binocular y ciega mucho mayor.

En resumen, todas estas conclusiones ilustran que el ojo perfecto no es necesariamente un ojo con un alto rendimiento en todos los dominios, sino un ojo adaptado al comportamiento y la ecología de una especie.

## 10. BIBLIOGRAFÍA

1. Potier S, Lieuvin M, Pfaff M, Kelber A. How fast can raptors see?. *J Exp Biol.* 2020; 223(1). Disponible en: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/31822552/>
2. Potier S, Mitkus M, Kelber A. Visual adaptations of diurnal and nocturnal raptors. *Semin Cell Dev Biol.* 2020;106:116-26. Disponible en: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/32654971/>
3. Boström JE, Dimitrova M, Canton C, Håstad O, Qvarnström A, Ödeen A. Ultra-Rapid Vision in Birds. *PLoS One.* 2016;11(3). Disponible en: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/26990087/>
4. Wu Y, Hadly EA, Teng W, Hao Y, Liang W, Liu Y, et al. Retinal transcriptome sequencing sheds light on the adaptation to nocturnal and diurnal lifestyles in raptors. *Sci Rep.* 2016;6. Disponible en: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/27645106/>
5. Tripathy BK, Reddy Maddikunta PK, Pham QV, Gadekallu TR, Dev K, Pandya S, et al. Harris Hawk Optimization: A Survey on Variants and Applications. *Comput Intell Neurosci.* 2022;2022. Disponible en: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/35795744/>
6. Guzman-Pando A, Chacon-Murguia MI. DeepFoveaNet: Deep Fovea Eagle-Eye Bioinspired Model to Detect Moving Objects. *IEEE Transactions on Image Processing.* 2021;30:7090-100.
7. Mitkus M, Potier S, Martin GR, Duriez O, Kelber A. Raptor Vision. *Oxford Research Encyclopedia of Neuroscience.* 2018; Disponible en: <https://oxfordre.com/neuroscience/display/10.1093/acrefore/9780190264086.001.0001/acrefore-9780190264086-e-232>
8. Soto Piñeiro CJ, Bert DE. Valoración de las afectaciones al sistema visual de las aves. 2011;11(1); Disponible en: <http://www.veterinaria.org/revistas/redvet-http://revista.veterinaria.orgVol.12,No1Enero/2011-http://www.veterinaria.org/revistas/redvet/n010111.html>
9. González-Martín-Moro J, Hernández-Verdejo JL, Clement-Corral A. The visual system of diurnal raptors: updated review. *Arch Soc Esp Oftalmol.* 2017;92(5):225-32. Disponible en: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/28209509/>

10. Plochocki JH, Segev T, Grow W, Hall MI. Extraocular muscle architecture in hawks and owls. *Vet Ophthalmol.* 2018;21(6):595-600. Disponible en: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/29411483/>
11. Glasser A, Howland HC. A History of Studies of Visual Accommodation in Birds. <https://doi.org/10.1086/419554>. 1996;71(4):475-509. Disponible en: <https://www.journals.uchicago.edu/doi/10.1086/419554>
12. Machovsky-Capuska GE, Howland HC, Raubenheimer D, Vaughn-Hirshorn R, Würsig B, Hauber ME, et al. Visual accommodation and active pursuit of prey underwater in a plunge-diving bird: the Australasian gannet. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences.* 2012;279(1745):4118. Disponible en: </pmc/articles/PMC3441088/>
13. Glasser A, Pardue MT, Andison ME, Sivak JG. A behavioral study of refraction, corneal curvature, and accommodation in raptor eyes. <https://doi.org/10.1139/z97-834>. 2011;75(12):2010-20. Disponible en: <https://cdnsiencepub.com/doi/10.1139/z97-834>
14. Bringmann A. Structure and function of the bird fovea. *Anat Histol Embryol.* 2019;48(3):177-200. Disponible en: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/30734347/>
15. O'Rourke CT, Hall MI, Pitlik T, Fernández-Juricic E. Hawk Eyes I: Diurnal Raptors Differ in Visual Fields and Degree of Eye Movement. *PLoS One.* 2010;5(9):1-8. Disponible en: </pmc/articles/PMC2943905/>
16. Zehtabvar O, Masoudifard M, Ekim O, Ghorbani F, Davudypoor S, Memarian I, et al. Anatomical study of the scleral ring and eyeball of the long-eared owl (*Asio otus*) with anatomical methods and diagnostic imaging techniques. *Vet Med Sci.* 2022;8(4):1735-49. Disponible en: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/35506884/>
17. Ruggeri M, Major JC, McKeown C, Knighton RW, Puliafito CA, Jiao S. Retinal Structure of Birds of Prey Revealed by Ultra-High Resolution Spectral-Domain Optical Coherence Tomography. *Invest Ophthalmol Vis Sci.* 2010;51(11):5789-95.
18. Stańczyk EK, Velasco Gallego ML, Nowak M, Hatt JM, Kircher PR, Carrera I. 3.0 Tesla magnetic resonance imaging anatomy of the central nervous system, eye, and inner ear in birds of prey. *Vet Radiol Ultrasound.* 2018;59(6):705-14. Disponible en: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/29978528/>

19. Mitkus M, Olsson P, Toomey MB, Corbo JC, Kelber A. Specialized photoreceptor composition in the raptor fovea. *J Comp Neurol.* 2017; 525(9):2152-63. Disponible en: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/28199005/>
20. Reymond L. Spatial visual acuity of the eagle *Aquila audax*: a behavioural, optical and anatomical investigation. *Vision Res.* 1985;25(10):1477-91.
21. Lisney TJ, Iwaniuk AN, Bandet M V., Wylie DR. Eye Shape and Retinal Topography in Owls (Aves: Strigiformes). *Brain Behav Evol.* 2012;79(4):218-36. Disponible en: <https://karger.com/bbe/article/79/4/218/326437/Eye-Shape-and-Retinal-Topography-in-Owls-Aves>
22. Orłowski J, Harmening W, Wagner H. Night vision in barn owls: Visual acuity and contrast sensitivity under dark adaptation. 2010; Disponible en: <http://www.journalofvision.org/content/12/13/4>
23. Wagner H, Pappé I, Nalbach HO. Optocollic responses in adult barn owls (*Tyto furcata*). *J Comp Physiol A Neuroethol Sens Neural Behav Physiol.* 2022;208(2):239-51. Disponible en: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/34812911/>
24. Potier S, Mitkus M, Bonadonna F, Duriez O, Isard PF, Dulaurent T, et al. Eye Size, Fovea, and Foraging Ecology in Accipitriform Raptors. *Brain Behav Evol.* 2017;90(3):232-42. Disponible en: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/29020667/>

## BIBLIOGRAFÍA FIGURAS

- I. Soto Piñeiro CJ, Bert DE. Valoración de las afectaciones al sistema visual de las aves. *REDVET.* 2011; 11(1). Disponible en: <http://www.veterinaria.org/revistas/redvet->
- II. Potier S, Mitkus M, Kelber A. Visual adaptations of diurnal and nocturnal raptors. *Semin Cell Dev Biol.* 2020;106. Disponible en: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/32654971/>
- III. González-Martín-Moro J, Hernández-Vermejo JL, Clement-Corral A. The visual system of diurnal raptors: updated review. *Arch Soc Esp Oftalmol.* 2017;92(5). Disponible en: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/28209509/>
- IV. Mitkus M, Potier S, Martin GR, Duriez O, Kelber A. Raptor Vision. *Oxford Research Encyclopedia of Neuroscience.* 2018. Disponible en: <https://oxfordre.com/neuroscience/display/10.1093/acrefore/9780190264086.001.0001/acrefore-9780190264086-e-232>

- V. Ruggeri M, Major JC, McKeown C, Knighton RW, Puliafito CA, Jiao S. Retinal Structure of Birds of Prey Revealed by Ultra-High Resolution Spectral-Domain Optical Coherence Tomography. *Invest Ophthalmol Vis Sci.* 2010;51(11).
- VI. Bringmann A. Structure and function of the bird fovea. *Anat Histol Embryol.* 2019;48(3). Disponible en: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/30734347/>
- VII. Stańczyk EK, Velasco Gallego ML, Nowak M, Hatt JM, Kircher PR, Carrera I. 3.0 Tesla magnetic resonance imaging anatomy of the central nervous system, eye, and inner ear in birds of prey. *Vet Radiol Ultrasound.* 2018 ;59(6). Disponible en: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/29978528/>
- VIII. Potier S, Lieuvin M, Pfaff M, Kelber A. How fast can raptors see?. *J Exp Biol.* 2020;223(1). Disponible en: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/31822552/>
- IX. Potier S, Mitkus M, Bonadonna F, Duriez O, Isard PF, Dulaurent T, et al. Eye Size, Fovea, and Foraging Ecology in Accipitriform Raptors. *Brain Behav Evol.* 2017;90(3). Disponible en: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/29020667/>