

Manuscript Number: OFTALMOLOGIA-D-16-00205R1

Title: EL SISTEMA VISUAL DE LAS RAPACES DIURNAS: REVISIÓN ACTUALIZADA.
THE VISUAL SYSTEM OF DIURNAL RAPTORS: AN UPDATE.

Article Type: Revisión

Keywords: Keywords: raptor; falcon; kestrel; hawk; eagle; vision; visual acuity; eye; macula; fovea; chromatic vision.

Palabras clave: ave de presa; halcón; cernícalo; rapaz; águila; visión; agudeza visual; ojo; mácula; retina; retina; fóvea; visión cromática.

Corresponding Author: Dr. Julio González-Martín-Moro, Ph.D.

Corresponding Author's Institution: Hospital Universitario del Henares

First Author: Julio González-Martín-Moro, Ph.D.

Order of Authors: Julio González-Martín-Moro, Ph.D.; Jose Luis Hernández-Verdejo, Optometrist; Amaya Clement-Corral, M.D.

Abstract: Objective: Diurnal birds of prey are considered the group of animals with highest visual acuity (VA). The purpose of this work is to review all the information recently published about the visual system of this group of animals.

Material and Methods: Bibliographic search, performed in PubMed. The algorithm used was (raptor OR falcon OR kestrel OR hawk OR eagle) AND (vision OR "visual acuity" OR eye OR macula OR retina OR fovea OR nictitating membrane OR "chromatic vision" OR ultraviolet).. The search was restricted to the fields Title and Abstract, and to non-human species, without temporal restriction.

Results: The proposed algorithm locates 97 articles.

Conclusions: Birds of prey are endowed with the highest VA of animal kingdom. However most of the works study one individual or a small group of individuals, and the methodology is heterogeneous. The most studied animal is the Peregrine falcon (*Falco peregrinus*) with an estimated VA of 140 cycles/degree. Some eagles are endowed with similar VA. The tubular shape of the eye, the big pupil and a high density of photoreceptors make possible this extraordinary VA. In some species, histology and optic coherence tomography demonstrate the presence of two foveas. The nasal fovea (deep fovea) has higher VA. Nevertheless, the exact function of each fovea is unknown. The vitreous contained in the deep fovea could behave as a third lens, adding some magnification to the optic system.

Objetivo: Se considera que las aves rapaces diurnas constituyen el grupo de animales con una agudeza visual (AV) más alta. El objetivo de este trabajo es revisar la literatura publicada recientemente en relación con el sistema visual de este grupo de animales.

Material y Métodos: Búsqueda bibliográfica realizada en PubMed. El algoritmo de búsqueda utilizado fue (raptor OR falcon OR kestrel OR hawk

OR eagle) AND (vision OR "visual acuity" OR eye OR macula OR retina OR fovea OR nictitating membrane OR "chromatic vision" OR ultraviolet). La búsqueda se restringió a los campos título y resumen, sólo para otros animales (excluyendo humanos) y sin restricción temporal.

Resultados: El algoritmo propuesto localiza un total de 97 artículos

Conclusiones: Se considera que las rapaces están dotadas de la AV más alta del reino animal, aunque la mayor parte de los trabajos estudian un individuo o un pequeño grupo de individuos y la metodología es heterogénea. Las especie más estudiada es el halcón peregrino (*Falco peregrinus*) con una AV estimada de 140 ciclos/grado, si bien algunas águilas están dotadas de AV similares. La forma tubular del ojo, la gran pupila y la alta densidad de fotorreceptores hacen posible esta extraordinaria AV. En algunas especies, tanto los estudios histológicos como la tomografía de coherencia óptica, demuestran la existencia de dos foveas. Parece que la fovea de localización nasal (profunda) es la que ofrece una AV más alta, sin embargo la función exacta de cada una de éstas se desconoce. El humor vítreo contenido sobre la fovea profunda podría comportarse como una tercera lente y añadir cierta magnificación al sistema óptico.

Suggested Reviewers: Mar Gonzalez Manrique
mar.g.manrique@telefonica.net

Response to Reviewers:

Reviewer #1: El manuscrito titulado "EL SISTEMA VISUAL DE LAS AVES RAPACES: REVISIÓN." ofrece una interesante revisión bibliográfica sobre lo que se conoce del sistema visual de las aves rapaces a lo largo de los años.

En general, el manuscrito está bien redactado salvo en algunos aspectos específicos que menciono más abajo. No obstante, sugiero cambiar el título por "Actualización sobre el sistema visual de las aves rapaces diurnas", título que parece más adecuado y específico, dado que el trabajo se ha centrado exclusivamente en este grupo de animales. Se ha procedido a cambiar el título, que efectivamente resulta más exacto.

Echo en falta una sección dedicada a la visión de los colores y solicito a los autores que la incluyan.

Se ha ampliado la búsqueda incluyendo los términos ultraviolet y chromatic vision. De este modo la búsqueda localiza 97 artículos en vez de los 91 iniciales. Se ha incluido un párrafo en el que se discute este aspecto de la función visual.

Comentarios específicos:

Página 1, Abstract: cambiar "*Faco peregrinus*" por *Falco peregrinus*. Se ha corregido,

Página 3, Introducción: añadir un par de líneas describiendo los objetivos de este trabajo como último párrafo de la Introducción. Se ha añadido un párrafo en el que se habla de los objetivos. De este modo, ahora conecta mejor con el siguiente apartado.

Página 3, Material y Métodos: se debe indicar la franja temporal de los 91 artículos empleados en la revisión.

No se realizó ninguna restricción temporal, se ha especificado.

Página 3, Resultados: sobre un punto ortográfico en la línea 58.
Se ha corregido.

Página 4, Resultados: añadir algo más de información relativa a lo que se menciona sobre el campo visual en las líneas 20 y 21
Se ha ampliado un poco este tema.

Página 5, Discusión: la redacción del primer párrafo resulta muy poco científica. re-redactarlo adecuadamente.
Se ha redactado de nuevo para darle un tono más científico.

+

Página 5, Discusión, línea 40: sustituir "in vivo" por in vivo. Repasar todo el manuscrito, pues este tipo de locuciones deben escribirse siempre en cursiva.
Se ha cambiado.

Página 7, Discusión, Máxima Agudeza Visual, primer párrafo: añadir el nombre científico del chamango y del cernícalo americano. Además, añadir el nombre común del Aquila audax, dejar el nombre científico entre paréntesis y en cursiva, como el resto, y eliminar la indicación de ser una especie australiana por ser irrelevante.
Se ha corregido, prestando atención a que los nombres de todas las especies que aparecen a lo largo del manuscrito se expresen de este modo, primero el nombre común de la especie y entre paréntesis el nombre en linneo.

Página 8, línea 47: la frase "... el mosaico de fotorreceptores es más denso, esto es, contiene más pixels que nuestra retina" no es correcta. Lo correcto sería expresarlo como sigue: "..., esto es, la capacidad de resolución espacial en estos animales es mayor que en los humanos."
Se ha corregido.

Página 10, línea 36: eliminar "(Flicker fusion frequencies)".
Se ha eliminado.

Página 11, líneas 10 y 12: sustituir "lacrimal" por lagrimal.
Se ha corregido.

Reviewer #3: Se trata de un artículo original y muy interesante.

El resumen esta bien estructurado. Sin embargo se repite. Esta duplicado. Quizá se repite porque según las normas de la revista, aparece en la casilla de resumen y luego al principio del manuscrito.

En la metodología debe de especificarse que se trata de una revisión bibliográfica.
Se ha especificado.

Errores de redacción:

Página 5: Línea 14 : develado no desvelado
Se ha corregido.

Página 6: Línea 52: A qué se refieren con comportamiento temporal?

Se debe de especificar el contexto de este enunciado, a pesar de que más adelante se explica extensamente
Se explica algo mejor.

Página 14; Línea 22: quitar el número 5
No sabemos a que 5 se refiere el revisor.

Estimado director de la revista Archivos de la Sociedad Española de Oftalmología, enviamos el artículo titulado. EL SISTEMA VISUAL DE LAS AVES RAPACES: REVISIÓN En él hemos revisado brevemente lo que se ha publicado en los últimos años acerca del sistema visual de estos animales, considerados los seres vivos con una agudeza visual más alta. Se aborda, tanto la presencia de dos foveas, como la organización del campo visual y la posible acción amplificadora de la fovea convexiclivata. Aunque son numerosos los artículos en Pubmed, hasta la fecha no se ha publicado ninguna revisión sobre el tema. Creemos que el artículo puede tener interés para los oftalmólogos al repasar las razones anatómicas y fisiológicas que hacen posible esta extraordinaria agudeza visual. El trabajo incluye cuatro imágenes, y una tabla en la que se compara la agudeza visual estimada de distintas especies. Esperamos que lo considere adecuado para su publicación en su revista.

Un saludo:

Julio González Martín-Moro

Título: EL SISTEMA VISUAL DE LAS AVES RAPACES: REVISIÓN.

RAPTORS VISUAL SYSTEM : A REVIEW.

Autores:

Julio González-Martín-Moro^{1,2} (M.D.; Ph.D.)

Jose Luis Hernández-Verdejo³ (DO.; PhD)

Amaya Clement Corral¹ (M.D)

- (1) Servicio de Oftalmología. Hospital Universitario del Henares. Coslada. Madrid. España.
- (2) Universidad Francisco de Vitoria. Madrid. España.
- (3) Facultad de Óptica y Optometría, Universidad Complutense de Madrid, Madrid, España.

Keywords: raptor; falcon; kestrel; hawk; eagle; vision; visual acuity; eye; macula; retina; fovea.

Palabras clave: ave de presa; halcón; cernícalo; rapaz; águila; visión; agudeza visual; ojo; mácula; retina; fóvea.

Autor para correspondencia:

Julio González Martín-Moro

Américo Castro 102 6ªA

28050 Madrid España

juliogmm@yahoo.es

Financiación: No

Conflicto de interés: No

RAPACES DIURNAS: REVISIÓN ACTUALIZADA.

DIURNAL RAPTORS VISUAL SYSTEM: AN UPDATE.

Objective: Diurnal birds of prey are considered the group of animals with highest visual acuity (VA). The purpose of this work is to review all the information recently published about the visual system of this group of animals.

Material and Methods: Bibliographic search, performed in PubMed. The algorithm used was (raptor OR falcon OR kestrel OR hawk OR eagle) AND (vision OR "visual acuity" OR eye OR macula OR retina OR fovea OR nictitating membrane OR "chromatic vision" OR ultraviolet).. The search was restricted to the fields Title and Abstract, and to non-human species, without temporal restriction.

Results: The proposed algorithm locates 97 articles.

Conclusions: Birds of prey are endowed with the highest VA of animal kingdom. However most of the works study one individual or a small group of individuals, and the methodology is heterogeneous. The most studied animal is the Peregrine falcon (*Falco peregrinus*) with an estimated VA of 140 cycles/degree. Some eagles are endowed with similar VA. The tubular shape of the eye, the big pupil and a high density of photoreceptors make possible this extraordinary VA. In some species, histology and optic coherence tomography demonstrate the presence of two foveas. The nasal fovea (deep fovea) has higher VA. Nevertheless, the exact function of each fovea is unknown. The vitreous

1
2
3
4 contained in the deep fovea could behave as a third lens, adding some magnification to the
5
6 optic system.
7
8
9

10
11
12
13 **Objetivo:** Se considera que las aves rapaces diurnas constituyen el grupo de animales con
14
15 una agudeza visual (AV) más alta. El objetivo de este trabajo es revisar la literatura
16
17 publicada recientemente en relación con el sistema visual de este grupo de animales.
18
19
20

21 **Material y Métodos:** Búsqueda bibliográfica realizada en PubMed. El algoritmo de
22
23 búsqueda utilizado fue (raptor OR falcon OR kestrel OR hawk OR eagle) AND (vision OR
24
25 "visual acuity" OR eye OR macula OR retina OR fovea OR nictitating membrane OR
26
27 "chromatic vision" OR ultraviolet). La búsqueda se restringió a los campos título y
28
29 resumen, sólo para otros animales (excluyendo humanos) y sin restricción temporal.
30
31
32

33
34 **Resultados:** El algoritmo propuesto localiza un total de 97 artículos
35
36
37

38 **Conclusiones:** Se considera que las rapaces están dotadas de la AV más alta del reino
39
40 animal, aunque la mayor parte de los trabajos estudian un individuo o un pequeño grupo de
41
42 individuos y la metodología es heterogénea. Las especie más estudiada es el halcón
43
44 peregrino (*Falco peregrinus*) con una AV estimada de 140 ciclos/grado, si bien algunas
45
46 águilas están dotadas de AV similares. La forma tubular del ojo, la gran pupila y la alta
47
48 densidad de fotorreceptores hacen posible esta extraordinaria AV. En algunas especies,
49
50 tanto los estudios histológicos como la tomografía de coherencia óptica, demuestran la
51
52 existencia de dos fóveas. Parece que la fóvea de localización nasal (profunda) es la que
53
54 ofrece una AV más alta, sin embargo la función exacta de cada una de éstas se desconoce.
55
56
57
58
59

1
2
3
4 El humor vítreo contenido sobre la fovea profunda podría comportarse como una tercera
5
6 lente y añadir cierta magnificación al sistema óptico.
7
8

9 10 INTRODUCCIÓN

11
12 Aunque las aves son capaces de oír y algunos experimentos recientes demuestran que en
13
14 ciertos casos también están dotadas de olfato(1), sin duda la modalidad sensorial más
15
16 desarrollada en estos animales es la visión. Las aves rapaces necesitan usar su visión para
17
18 cazar y para detectar obstáculos durante el vuelo y desde la antigüedad han sido admiradas
19
20 por sus capacidades visuales. La ciencia en las últimas décadas ha confirmado que estas
21
22 aves, junto a los primates, constituyen el grupo de animales con una función visual más
23
24 desarrollada y ha desvelado algunos de los secretos que hacen posible que águilas y
25
26 halcones estén dotados de una agudeza visual considerablemente superior a la humana. En
27
28 los últimos años ha surgido una corriente que recibe el nombre de *biomimicry* o
29
30 *biomimetics*, que pretende encontrar en la naturaleza la solución a problemas tecnológicos.
31
32 Aunque el término *biomimicry* fue acuñado hace casi medio siglo, lo cierto es que su uso se
33
34 ha hecho popular durante la última década(2-5). En esta revisión expondremos las
35
36 características anatómicas e histológicas que hacen posible estas capacidades, que
37
38 consideramos pueden servir de inspiración en el futuro para aquellos que nos dedicamos a
39
40 las ciencias visuales.
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

1
2
3
4 MATERIAL Y MÉTODOS
5
6

7 Revisión bibliográfica en PUBMED, el algoritmo de búsqueda utilizado fue (raptor OR
8 falcon OR kestrel OR hawk OR eagle) AND (vision OR "visual acuity" OR eye OR macula
9 OR retina OR fovea OR nictitating membrane OR "chromatic vision" OR ultraviolet). La
10 búsqueda, se centró en las rapaces diurnas, excluyendo aquellos artículos que tratan sobre
11 las rapaces nocturnas, se restringió a los campos título y resumen y a especies "no
12 humanos", pero sin restricciones temporales y localizó un total de 97 artículos. La
13 bibliografía de estos artículos se utilizó de forma secundaria para ampliar la búsqueda.
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27

28 RESULTADOS
29
30
31

32 De los 97 artículos localizados, cabe destacar que es el halcón peregrino (*Falco peregrinus*)
33 el ave más frecuentemente citada en los trabajos.(6-10) El hecho de que se trate de una de
34 las especies más utilizadas en la práctica de la cetrería, probablemente justifica este hecho.
35 Cuatro artículos estudian la AV del halcón, tratando de relacionar las técnicas de caza que
36 utilizan en sus picados y aproximaciones con la existencia de dos foveas.(7, 11-13)
37
38
39
40
41
42
43
44

45 Un artículo evalúa mediante tomografía de coherencia óptica (OCT) *in vivo* la anatomía de
46 la retina de las aves de presa(14), constatando de igual modo la presencia de dos foveas. La
47 fovea nasal habitualmente tiene un perfil muy profundo y algunos trabajos especulan con la
48 posibilidad de que la pequeña cantidad de vítreo contenida en el interior de esta depresión
49 tenga una función óptica y se comporte como una tercera lente añadiendo cierta
50 magnificación a la imagen. Algunos trabajos estudian la AV de otras rapaces y concluyen
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

1
2
3
4 que, a excepción de algunas especies de águilas (15) , ésta es considerablemente inferior a
5
6 la de los halcones.(16, 17)
7

8
9
10 También se han publicado varios trabajos sobre la extensión del campo visual (y su
11
12 carácter monocular o binocular) en distintas especies(16, 18-21), así como sobre la visión
13
14 cromática de estas aves.(22-33)
15
16

17
18 Otros trabajos abordan distintos aspectos del sistema visual de estos animales, como las
19
20 propiedades multifocales de la córnea,(34) la acomodación corneal(35) o las adaptaciones
21
22 de la superficie ocular para proteger el ojo durante el vuelo (glándulas lagrimales especiales
23
24 que protegen el ojo de la desecación y tercer párpado).(8)
25
26

27
28 En general, falta homogeneidad en cuanto a la forma de comunicar los resultados; algunos
29
30 trabajos utilizan métodos comportamentales para determinar la AV (mediante
31
32 adiestramiento y premio cuando el animal reconoce un estímulo de una frecuencia espacial
33
34 determinada), mientras que otros trabajos deducen la AV del animal en función de las
35
36 propiedades ópticas del dioptrio (longitud axial, diámetro pupilar y corneal y densidad de
37
38 fotorreceptores).
39
40

41
42
43 Las propiedades temporales de la visión (frecuencia de fusión), han sido estudiadas en otras
44
45 aves, pero no hemos encontrado ningún artículo que estudie este aspecto de la visión en las
46
47 rapaces.(36)
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

1
2
3
4 DISCUSIÓN
5
6

7 Las aves son animales muy “visuales”. De hecho, en muchas ocasiones los globos oculares
8 tienen un volumen superior al del cerebro.(37) Además, está demostrado que los
9 depredadores presentan habitualmente agudezas visuales superiores a los herbívoros.(38)
10 Por todo ello, no es de extrañar que las aves rapaces sean los animales con la AV más alta.
11 A continuación, se resume la información más relevante en relación con los distintos
12 aspectos de la visión de las rapaces diurnas.
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25

26 PRESENCIA DE DOS FOVEAS
27
28

29 Las rapaces presentan habitualmente dos regiones con una mayor concentración de células
30 ganglionares. En algunos casos esta diferencia en la densidad de células ganglionares se
31 traduce incluso en la presencia de dos foveas en cada ojo.(21) Esta adaptación no es
32 exclusiva de las aves rapaces, también se ha descrito en otros animales. Las dos foveas
33 presentan una histología y probablemente una fisiología diferente. La fovea nasal es más
34 profunda y de paredes más escarpadas y por ello recibe la denominación de fovea profunda
35 por contraposición a la fovea temporal que recibe el nombre de fovea superficial. Esta
36 organización histológica ha sido recientemente confirmada *in vivo* gracias a su estudio
37 mediante tomografía de coherencia óptica.(14) (Figura 1) Se cree que la fovea profunda
38 proporciona una agudeza visual superior, pero por su orientación temporal no es
39 correspondiente sensorialmente con el campo visual del otro ojo y por ello no puede ofrecer
40 estereopsis.(18)(Figura 2) En el caso del cernícalo americano (*Falco sparverius*), se ha
41 propuesto que el estado refractivo de las dos foveas es diferente. La fovea profunda
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

1
2
3
4 (monocular) sería emélope, en tanto que la fovea superficial (binocular) sería miope,
5
6 proporcionando una mejor visión espacial durante los últimos metros de la captura, la
7
8 alimentación y la construcción del nido.(16)
9

10
11 Sin embargo, ni todas las rapaces tienen una retina bifoveal (algunos estudios
12
13 recientes constatan que en aquellas que combinan la caza con el consumo de carroña, como
14
15 es el caso del milano negro (*Milvus migrans*), la retina presenta una sola fovea),(17) ni
16
17 todos los animales dotados de dos foveas son rapaces. Se ha demostrado la presencia de dos
18
19 foveas en numerosas especies de iguanas pertenecientes al género *Anolis*. En estos reptiles
20
21 se ha correlacionado inversamente la profundidad de la fovea con el tamaño de las presas
22
23 de las que se alimentan. Las especies que se alimentan de insectos de menor tamaño
24
25 presentaban foveas más profundas, lo que hace suponer que la profundidad de la fovea
26
27 nasal se correlaciona en este grupo de animales con la agudeza visual.(39, 40)
28
29
30
31

32
33 Debido al gran tamaño de los ojos en relación con la cabeza, la motilidad ocular extrínseca
34
35 de las aves está muy limitada. Por ello, para “foveolizar” los objetos se ven obligadas a
36
37 mover continuamente la cabeza. Se ha descrito que los halcones peregrinos cuando miran
38
39 un objeto cercano miran de frente, en tanto que cuando miran un objeto alejado lo hacen
40
41 girando de forma muy pronunciada la cabeza. Este hecho se relaciona con la presencia de
42
43 una visión bifoveal: la fovea temporal es utilizada para mirar objetos cercanos y la fovea
44
45 nasal, de mayor resolución, para mirar objetos alejados.(11)
46
47
48
49

50
51 Se ha propuesto asimismo que las capacidades de ambas foveas podrían explicar la
52
53 trayectoria que los halcones siguen durante sus picados. Inicialmente, el ave localizaría la
54
55 potencial presa con su fovea nasal (monocular) y la mantendría en su fovea nasal trazando
56
57
58
59

1
2
3
4 un picado en espiral. En los últimos metros del picado, la fovea nasal cedería el
5
6 protagonismo a la fovea temporal (binocular) y de este modo podría calcular de forma más
7
8 precisa el momento del impacto. Una trayectoria curvada o en espiral permite mantener la
9
10 imagen de la presa en la fovea nasal sin necesidad de girar la cabeza. Se cree que esto es
11
12 especialmente importante ya los halcones en sus picados alcanzan velocidades que rondan
13
14 los trescientos kilómetros por hora y mantener la imagen de la presa en la fovea nasal,
15
16 siguiendo una trayectoria directa, obligaría a un giro de la cabeza, que afectaría de forma
17
18 significativa a la aerodinámica, aumentando el rozamiento y produciendo una tendencia a
19
20 rotar.(11-13) Sin embargo, algunos estudios recientes en los que se fijan pequeñas cámaras
21
22 sobre el animal, sugieren que estas aves mantienen durante buena parte de los lances a su
23
24 presa en la fovea temporal, poniendo en duda la teoría previamente expuesta.(7)
25
26
27
28
29
30

31 CAMPO VISUAL

32
33
34
35 En un trabajo reciente O'Rourke et al., estudiando el reflejo del fondo de ojo en tres
36
37 especies: halcón de collar roja (*Buteo jamaicensis*), azor de Cooper (*Accipiter cooperii*) y el
38
39 cernícalo americano (*Falco sparverius*), demostraron la presencia de diferencias
40
41 significativas en lo que la extensión del campo visual monocular, binocular y área ciega se
42
43 refiere. Además, en contra de la idea clásica de que el gran tamaño de los ojos limita casi
44
45 por completo el movimiento de los mismos dentro de la órbita, demostraron que estas aves
46
47 son capaces de generar cierta convergencia y divergencia y modificar la extensión del
48
49 campo visual binocular. (18) Potier et al., tras estudiar el campo visual del Milano negro
50
51 (*Milvus migrans*), y el aguila de Harris (*Parabuteo unicinctus*) concluyeron que la AV es más
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

1
2
3
4 elevada en el segundo, pero el primero presenta un campo visual más amplio, lo que
5
6 presumiblemente facilite a los milanos la localización de carroña.(17)
7
8
9

10 11 12 13 MAXIMA AGUDEZA VISUAL 14

15 La AV es variable de unas rapaces a otras. En el chimango (*Milvago chimango*) la AV se
16 ha estimado entre 15 y 40 ciclos/grado, en el cernícalo americano (*Falco sparverius*) en 46
17 ciclos/grado(16), 73 ciclos/grado en el halcón berigora (*Falco berigora*),(9) y en el águila
18 audaz (*Aquila audax*) hasta de 140 ciclos/grado, que correspondería con una AV del orden
19 de 4 y 5 veces superior a la de los humanos en notación Snellen.(15) Sin embargo, los
20 métodos utilizados para determinarla son heterogéneos y la mayor parte de los trabajos se
21 basan en el estudio de unos pocos individuos.
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31

32 Para estudiar la AV de un animal utilizando técnicas comportamentales (condicionamiento
33 operante) lo habitual es utilizar un método similar al de la mirada preferencial. Se adiestra
34 al animal en el reconocimiento de una rejilla, la frecuencia espacial de la rejilla se va
35 modificando y se estima del número de aciertos. Lógicamente una metodología de este tipo
36 precisa del estudio de varias respuestas en varios individuos y un ulterior análisis
37 estadístico riguroso. Además, se ha de tener muy en cuenta los niveles de iluminación
38 ambiente en los que realizan estos experimentos. Probablemente, la metodología no es
39 adecuada en los estudios piloto que habitualmente suelen estudiar un solo individuo. Sólo
40 de este modo puede explicarse que la AV de una misma rapaz fuere inicialmente estimada
41 en 160 ciclos/grado (Fox, 1976, técnica comportamental, 1 individuo)(6) y que en estudios
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

1
2
3
4 posteriores se haya estimado en 46 ciclos/grado (Gaffney, 2003, pattern ERG, 9
5
6 individuos).(16)

7
8 Existe una gran disparidad entre la AV de las rapaces nocturnas, (Tabla 1)
9
10 (considerablemente inferior a la del ser humano) y la de las rapaces diurnas. En general ,se
11
12 considera que la agudeza visual de las rapaces diurnas es aproximadamente el doble que la
13
14 del ser humano. Esta cifra es excepcional, pues la agudeza visual del ser humano es una de
15
16 las más elevadas del reino animal (Tabla 1). Se cree que al menos tres adaptaciones lo
17
18 hacen posible.
19
20

21
22 En primer lugar, desde un punto de vista óptico el ojo es muy largo. Esta conformación
23
24 tubular permite una amplificación importante de la imagen. En segundo lugar, la pupila es
25
26 considerablemente mayor que la humana (la pupila de estos animales tiene un diámetro de
27
28 unos 6 mm en condiciones fotópicas). Gracias a esta gran pupila se reduce de forma muy
29
30 considerable el efecto perjudicial de la difracción.(41)
31
32

33
34 En tercer lugar, el mosaico de fotorreceptores es más denso, lo que implica que la
35
36 capacidad de resolución sea superior a la nuestra. Se estima que los receptores de las
37
38 rapaces están separados por una distancia angular de 0.0036 grados, considerablemente
39
40 inferior a la del ser humano que es de 0,007 grados. (41) (Tabla 1).
41
42
43
44
45

46
47 A todo esto hay que sumar que la presencia de una fovea de configuración convexiclivata
48
49 añade una tercera lente al sistema óptico (Figura 3). Este diseño, muy prevalente en las
50
51 rapaces(42), también está presente en algunos reptiles y se ha especulado mucho sobre su
52
53 utilidad.(37) Algunos investigadores creen que podría dotarle al animal de un mecanismo
54
55 extra de enfoque.(43, 44) Lo cierto es que este diseño está presente también en algunos
56
57
58
59
60

1
2
3
4 peces, en los camaleones y en otras aves como las golondrinas. Todos estos animales son
5
6 predadores y precisan de un enfoque muy preciso en un ambiente abierto en el que no se
7
8 pueden valer de otras pistas monoculares. Se ha especulado además con que una fovea
9
10 muy profunda de paredes muy inclinadas induce cierta magnificación. En la retina invertida
11
12 de los vertebrados, las capas internas de la retina son transparentes para permitir el acceso de
13
14 luz a los fotorreceptores y están dotadas de un índice de refracción superior al del vítreo.
15
16 Ello explica que el vítreo contenido en la fovea se comporte como una lente negativa,
17
18 haciendo divergir los rayos de luz y produciendo de este modo cierta magnificación.(10, 41,
19
20
21
22
23 44)

24
25
26 Probablemente nos encontramos ante una agudeza visual difícil de superar. Para rebajar la
27
28 distancia angular se precisaría reducir el diámetro de los fotorreceptores y ello resulta
29
30 difícil. Los fotorreceptores más pequeños presentes en la naturaleza tienen un diámetro de
31
32 aproximadamente una micra (algo más pequeños que los del ser humano que tienen unas
33
34 dos micras de diámetro). Con estas dimensiones nos encontramos en el rango de la longitud
35
36 de onda de la luz visible (400-800 nm, esto es de 0,4 a 0,8 μm) por lo que reducir el
37
38 diámetro del fotorreceptor por debajo de 1 μm lo haría “permeable” a la luz, por un
39
40 fenómeno que se conoce con el nombre de reflexión interna total (cuando el ancho del
41
42 fotorreceptor es similar al ancho de la onda, ésta se refleja en la cara interna de sus paredes
43
44 sin ser absorbida por el pigmento contenido en los discos).
45
46
47
48
49
50

51 52 VISIÓN CROMÁTICA 53

54
55 En 1972 se demostró por primera vez que los colibrís son capaces de percibir la radiación
56
57 ultravioleta.(22) Desde entonces la lista de aves en las que se ha demostrado esta capacidad
58
59

1
2
3
4 ha ido aumentando y hoy en día se considera que, exceptuando algunas especies nocturnas,
5
6 la mayor parte de las aves son capaces de ver el ultravioleta.(22) Esta capacidad es posible,
7
8 no sólo por la presencia en la retina de un cuarto tipo de cono (Figura 4) sensible a
9
10 longitudes de onda corta situadas más allá del azul, sino porque la transmitancia de los
11
12 medios ópticos a estas longitudes de onda es muy alta.(23) El hecho de que las aves sean
13
14 tetracrómatas, unido a la presencia de *oil droplets* (pequeñas gotas de pigmento situadas en
15
16 el interior del cono, que actúan a modo de filtro) (Figura 5), probablemente las capacita
17
18 para percibir un mayor número de tonos cromáticos al que percibimos los humanos. Desde
19
20 el punto de vista práctico, estos conocimientos podrían tener su aplicación en el diseño de
21
22 nuevos tipos de vidrios transparentes para el ojo humano pero visibles para las aves, que
23
24 evitarían el choque de las mismas con las ventanas.(24)
25
26
27
28
29
30

31
32 Se ha propuesto que la percepción de esta parte del espectro electromagnético es importante
33
34 en aspectos como la orientación espacial, la identificación de alimentos o en la selección
35
36 sexual. (22) Las aves constituyen uno de los grupos de animales en los que el dimorfismo
37
38 sexual es más marcado. De hecho, ahora sabemos que incluso muchas especies de aves que
39
40 aparentemente no presentan este dimorfismo sexual, sí lo presentan al estudiar la
41
42 reflectancia del plumaje en el rango del ultravioleta.(33)
43
44
45
46

47 Sin embargo es preciso matizar, en rigor, la mayor parte de las aves no son sensibles al
48
49 ultravioleta. Se han descrito dos tipos de opsinas sensibles a estas longitudes de onda corta,
50
51 el tipo *Short wave 1* (SW1) que sería sensibles a longitudes de onda por encima de los 400
52
53 nm, esto es al violeta y estaría presente en la mayor parte de las aves y el tipo *Short wave 2*
54
55 (SW2), que sí sería sensible a frecuencias por debajo de los 400 nm, esto es al ultravioleta
56
57
58
59

1
2
3
4 en sentido estricto y que estaría presente en los passeriformes y loros (23, 25). Dado que la
5 radiación ultravioleta genera estrés oxidativo y se cree responsable en cierta medida del
6 envejecimiento de los tejidos, algunos trabajos han elucidado acerca de los mecanismos
7 que protegen la retina de las aves del efecto deletéreo producido por la exposición
8 continuada a esta parte del espectro electromagnético. El efecto fototóxico derivado de la
9 exposición acumulada a estas longitudes de onda altamente energética sería especialmente
10 importante en algunos loros, los cuales llegan a vivir más de cincuenta años(26).

11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22 Muy pocos trabajos han abordado la sensibilidad de las rapaces a la luz ultravioleta. El
23 estudio de la expresión de los genes que codifican para estas opsinas realizados en el águila
24 real (*Aquila chusaetos*)(27) y otras especies (28), unido al estudio de la transmitancia de los
25 medios ópticos, parece sugerir que las rapaces diurnas son sensibles al violeta más que al
26 ultravioleta. Ello explicaría que algunas especies más pequeñas de aves hayan elegido
27 colores comprendidos en esta parte del espectro para comunicarse. Estas señales,
28 conspicuas para otros individuos de la misma especie, resultarían sin embargo invisibles
29 para las aves de presa. De este modo, podríamos decir que dispondrían de un canal de
30 comunicación “privado”, inaccesible a estos potenciales predadores cuyo sistema visual
31 está afinado para percibir el violeta, pero no el ultravioleta(29). Por otro lado, en las rapaces
32 nocturnas su excelente adaptación a la oscuridad ha hecho que se pierdan los genes que
33 codifican las opsinas sensibles al ultravioleta(28).

34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52 Los trabajos que estudian la transmitancia de los medios ópticos del ojo complementan los
53 estudios realizados sobre la expresión de las distintas opsinas. Parece que los medios
54 ópticos de las rapaces presentan una transmitancia menor a la luz ultravioleta que los de
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

1
2
3
4 otras aves(32), lo cual sugiere que la percepción de estas longitudes de onda es menos
5
6 importante en las rapaces diurnas que en otras aves.
7
8

9
10 Aunque durante cierto tiempo se afirmó que los cernícalos (*Falco tinnunculus*) eran
11
12 capaces de percibir la reflectancia en el ultravioleta que produce la orina de los topillos
13
14 (*Microtus agrestis*) y ratones y utilizarla para identificar territorios de caza,(30, 31)
15
16 estudios más recientes sugieren que estas rapaces pertenecen al grupo de aves capaces de
17
18 percibir el violeta pero no el ultravioleta y que por lo tanto esto probablemente no ser
19
20 cierto.(32)
21
22
23
24
25
26
27

28 ACOMODACIÓN CORNEAL

29
30 Existen otros aspectos en los que la fisiología ocular de estas aves difiere de la humana.
31
32 Histológicamente se ha documentado, como en el caso de algunas especies de cernícalo,
33
34 que una parte muy importante de las fibras del musculo ciliar se insertan en las capas
35
36 profundas de la córnea. En algunas rapaces se ha demostrado mediante queratometría que la
37
38 acomodación produce cambios en la curvatura corneal. Por ello, se cree que la
39
40 acomodación es fundamentalmente corneal.(35)
41
42
43
44
45
46

47 PROPIEDADES TEMPORALES DE LA VISIÓN

48
49 Presumiblemente, dado que estas aves cazan a velocidades muy altas, la alta resolución
50
51 espacial debe ir acompañada de una agudeza visual temporal muy alta. De hecho la AV
52
53 temporal es muy alta en otras especies de aves. Algunos trabajos han demostrado que para
54
55 poder perseguir presas en vuelo, algunas aves insectívoras alcanzan frecuencias de fusión
56
57
58
59

1
2
3
4 temporal cercanas a los 150 Hz. Estas frecuencias de fusión se sitúan unos 50 Hz por
5
6 encima de las de otros vertebrados conocidos, y desde luego muy superiores a las del ser
7
8 humano(36). Los autores de este estudio argumentan que estas frecuencias son posibles
9
10 porque la retina de las aves está compuesta fundamentalmente por conos, los cuales tienen
11
12 una respuesta mucho más rápida que los bastones y proporcionarían al ave un flujo muy
13
14 alto de información visual, haciendo posible la captura de pequeñas presas en vuelo. Sin
15
16 embargo, no hemos encontrado ningún artículo que estudie las propiedades temporales de
17
18 la AV de las rapaces.
19
20
21
22
23
24
25
26

27 ADAPTACIONES PARA LA PROTECCIÓN DE LA SUPERFICIE OCULAR

28
29 Desde el punto de vista de la superficie ocular, el ojo del halcón está equipado con un
30
31 sistema lagrimal adaptado a la intensa desecación que inducen los veloces picados. Una
32
33 glándula lagrimal asociada a la base de la membrana nictitante (Figura 6), en el cuadrante
34
35 temporo-inferior (glándula Hardeniana), secreta una lágrima muy viscosa. Con cada
36
37 barrido, la membrana nictitante empuja los detritos que se han depositado en la superficie
38
39 ocular hacia un punto lagrimal engrosado (8). Se cree además que el tercer párpado,
40
41 semitransparente, hace compatible la protección de la superficie ocular con cierta función
42
43 visual.
44
45
46
47
48
49
50

51 CONCLUSIÓN

52
53 Tanto los estudios comportamentales como el estudio anatómico del globo ocular apoyan la
54
55 idea de que las aves rapaces están dotadas de los niveles de agudeza visual más elevados
56
57
58
59

1
2
3
4 del reino animal. Aunque falta homogeneidad en la metodología, esta AV es variable en las
5
6 diferentes especies estudiadas, estando comprendida entre los 30-40 ciclos/grado del
7
8 chimango (*Milvago chimango*) y los 140 ciclos/grado de los halcones y águilas. En la retina
9
10 de algunas especies existen dos foveas (nasal o profunda y temporal o superficial) que
11
12 pueden justificar ciertos comportamientos durante el vuelo y captura de sus presas. Se cree
13
14 que la anatomía de la fovea nasal, de paredes más escarpadas, contribuye a aumentar la
15
16 agudeza visual generando cierta magnificación. Parece que las rapaces diurnas son
17
18 tetracrómatas y que el cuarto pigmento presente en su retina sería sensible al violeta más
19
20 que al ultravioleta. Con respecto a la frecuencia de fusión temporal, no hemos encontrado
21
22 trabajos que estudien las propiedades temporales de la visión de estas aves, pero sí se han
23
24 descrito frecuencias de fusión temporal muy altas en otras especies.
25
26
27
28
29
30

31
32 Respecto a la capacidad de acomodación sabemos que en las rapaces una buena parte de
33
34 ésta es probablemente corneal. Finalmente, también se han descrito adaptaciones en la
35
36 superficie ocular de los halcones dirigidas a evitar la desecación producida por las altas
37
38 velocidades que estos animales adquieren durante el vuelo.
39
40
41
42
43
44

45 Pies de foto:

46
47
48
49 Figura 1. OCT demostrando la presencia de dos foveas en el gavián de cola corta (*Buteo*
50
51 *brachyurus*). Reproducido con permiso de Ruggeri M, Major JC Jr, McKeown C, Knighton
52
53 RW, Puliafito CA, Jiao S. Retinal structure of birds of prey revealed by ultra-high
54
55 resolution spectral-domain optical coherence tomography. Invest Ophthalmol Vis Sci. 2010
56
57 Nov;51(11):5789-95
58
59

1
2
3
4 Figura 2. Organización del campo visual y orientación de la fóvea nasal (verde) y temporal
5
6 (rojo) en el cernícalo vulgar (*Falco Tinnunculus*).
7
8

9
10 Figura 3. Efecto amplificador de la fóvea convexiclivata (tomado de Walls, 1942). La
11
12 pequeña cantidad de vítreo contenida en el interior de la fóvea se comporta como una lente
13
14 negativa, magnificando la imagen.
15
16

17
18 Figura 4. Espectro de absorción de cada uno de los cuatro tipos de conos presentes en la
19
20 retina de la mayor parte de las aves (Tomado de Wikipedia).
21
22

23
24 Figura 5. En los conos de las aves están presentes las llamadas “oil droplets”, pequeños
25
26 depósitos de pigmento que actúan a modo de filtro, afinando la sensibilidad del cono a una
27
28 determinada longitud de onda (Tomado de Wikipedia).
29
30

31
32 Figura 6. Membrana nictitante en el cernícalo vulgar (*Falco Tinnunculus*). En algunos
33
34 halcones se ha descrito la presencia de una glándula que produce una secreción viscosa que
35
36 protege el ojo de la desecación durante los picados.
37
38

39
40
41
42
43 Tabla 1. Agudeza visual de distintas especies animales (modificado de Land, M. F., &
44
45 Nilsson, D. E. (2012). *Animal Eyes*. Croydon: Oxford University Press). La AV
46
47 Snellen estimada en el ser humano es 2,4, pues se recoge la agudeza visual potencial
48
49 del ojo eliminando aberraciones.
50
51

52 53 54 55 Reference List

- 56
57
58 1. Yang SY, Walther BA, Weng GJ. Stop and Smell the Pollen: The Role of Olfaction and Vision
59 of the Oriental Honey Buzzard in Identifying Food. PLoS One. 2015;10(7):e0130191.
60

2. Hwang J, Jeong Y, Park JM, Lee KH, Hong JW, Choi J. Biomimetics: forecasting the future of science, engineering, and medicine. *Int J Nanomedicine*. 2015;10:5701-13.
3. Reed EJ, Klumb L, Koobatian M, Viney C. Biomimicry as a route to new materials: what kinds of lessons are useful? *Philos Trans A Math Phys Eng Sci*. 2009;367(1893):1571-85.
4. Zhang G. Biomimicry in biomedical research. *Organogenesis*. 2012;8(4):101-2.
5. Eadie L, Ghosh TK. Biomimicry in textiles: past, present and potential. An overview. *J R Soc Interface*. 2011;8(59):761-75.
6. Fox R, Lehmkuhle SW, Westendorf DH. Falcon visual acuity. *Science*. 1976;192(4236):263-5.
7. Kane SA, Zamani M. Falcons pursue prey using visual motion cues: new perspectives from animal-borne cameras. *J Exp Biol*. 2014;217(Pt 2):225-34.
8. Schwab IR, Maggs D. The falcon's stoop. *Br J Ophthalmol*. 2004;88(1):4.
9. Reymond L. Spatial visual acuity of the falcon, *Falco berigora*: a behavioural, optical and anatomical investigation. *Vision Res*. 1987;27(10):1859-74.
10. Snyder AW, Miller WH. Telephoto lens system of falconiform eyes. *Nature*. 1978;275(5676):127-9.
11. Tucker VA. The deep fovea, sideways vision and spiral flight paths in raptors. *J Exp Biol*. 2000;203(Pt 24):3745-54.
12. Tucker VA, Tucker AE, Akers K, Enderson JH. Curved flight paths and sideways vision in peregrine falcons (*Falco peregrinus*). *J Exp Biol*. 2000;203(Pt 24):3755-63.
13. Tucker VA. Gliding flight: drag and torque of a hawk and a falcon with straight and turned heads, and a lower value for the parasite drag coefficient. *J Exp Biol*. 2000;203(Pt 24):3733-44.
14. Ruggeri M, Major JC, Jr., 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.
15. Reymond L. Spatial visual acuity of the eagle *Aquila audax*: a behavioural, optical and anatomical investigation. *Vision Res*. 1985;25(10):1477-91.
16. Gaffney MF, Hodos W. The visual acuity and refractive state of the American kestrel (*Falco sparverius*). *Vision Res*. 2003;43(19):2053-9.
17. Potier S, Bonadonna F, Kelber A, Martin GR, Isard PF, Dulaurent T, et al. Visual abilities in two raptors with different ecology. *J Exp Biol*. 2016.
18. O'Rourke CT, Hall MI, Pitlik T, Fernandez-Juricic E. Hawk eyes I: diurnal raptors differ in visual fields and degree of eye movement. *PLoS One*. 2010;5(9):e12802.
19. O'Rourke CT, Pitlik T, Hoover M, Fernandez-Juricic E. Hawk eyes II: diurnal raptors differ in head movement strategies when scanning from perches. *PLoS One*. 2010;5(9):e12169.
20. Martin GR, Katzir G. Visual fields in Short-toed Eagles, *Circaetus gallicus* (Accipitridae), and the function of binocularity in birds. *Brain Behav Evol*. 1999;53(2):55-66.
21. Frost BJ, Wise LZ, Morgan B, Bird D. Retinotopic representation of the bifoveate eye of the kestrel (*Falco sparverius*) on the optic tectum. *Vis Neurosci*. 1990;5(3):231-9.
22. Bennett AT, Cuthill IC. Ultraviolet vision in birds: what is its function? *Vision Res*. 1994;34(11):1471-8.
23. Lind O, Mitkus M, Olsson P, Kelber A. Ultraviolet vision in birds: the importance of transparent eye media. *Proc Biol Sci*. 2014;281(1774):20132209.
24. Hastad O, Odeen A. A vision physiological estimation of ultraviolet window marking visibility to birds. *PeerJ*. 2014;2:e621.
25. Odeen A, Hastad O. Complex distribution of avian color vision systems revealed by sequencing the SWS1 opsin from total DNA. *Mol Biol Evol*. 2003;20(6):855-61.

- 1
- 2
- 3
- 4 26. Carvalho LS, Knott B, Berg ML, Bennett AT, Hunt DM. Ultraviolet-sensitive vision in long-
- 5 lived birds. *Proc Biol Sci.* 2011;278(1702):107-14.
- 6 27. Doyle JM, Katzner TE, Bloom PH, Ji Y, Wijayawardena BK, DeWoody JA. The genome
- 7 sequence of a widespread apex predator, the golden eagle (*Aquila chrysaetos*). *PLoS One.*
- 8 2014;9(4):e95599.
- 9 28. Wu Y, Hadly EA, Teng W, Hao Y, Liang W, Liu Y, et al. Retinal transcriptome sequencing
- 10 sheds light on the adaptation to nocturnal and diurnal lifestyles in raptors. *Sci Rep.* 2016;6:33578.
- 11 29. Hastad O, Victorsson J, Odeen A. Differences in color vision make passerines less
- 12 conspicuous in the eyes of their predators. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 2005;102(18):6391-4.
- 13 30. Viitala J, Korplmaki E, Palokangas P, Koivula M. Attraction of kestrels to vole scent marks
- 14 visible in ultraviolet light. *Nature.* 1995;373(6513):425-7.
- 15 31. Koivula M, Koskela E, Viitala J. Sex and age-specific differences in ultraviolet reflectance of
- 16 scent marks of bank voles (*Clethrionomys glareolus*). *J Comp Physiol A.* 1999;185(6):561-4.
- 17 32. Lind O, Mitkus M, Olsson P, Kelber A. Ultraviolet sensitivity and colour vision in raptor
- 18 foraging. *J Exp Biol.* 2013;216(Pt 10):1819-26.
- 19 33. Eaton MD. Human vision fails to distinguish widespread sexual dichromatism among
- 20 sexually "monochromatic" birds. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 2005;102(31):10942-6.
- 21 34. Murphy CJ, Howland M, Howland HC. Raptors lack lower-field myopia. *Vision Res.*
- 22 1995;35(9):1153-5.
- 23 35. Pardue MT, Sivak JG. The functional anatomy of the ciliary muscle in four avian species.
- 24 *Brain Behav Evol.* 1997;49(6):295-311.
- 25 36. Bostrom JE, Dimitrova M, Canton C, Hastad O, Qvarnstrom A, Odeen A. Ultra-Rapid Vision
- 26 in Birds. *PLoS One.* 2016;11(3):e0151099.
- 27 37. Schwab IR. *Evolution's witness: how eyes evolved.* New York: Oxford University Press;
- 28 2013. 306 p.
- 29 38. Veilleux CC, Kirk EC. Visual acuity in mammals: effects of eye size and ecology. *Brain Behav*
- 30 *Evol.* 2014;83(1):43-53.
- 31 39. Makaretz M, Levine RL. A light microscopic study of the bifoveate retina in the lizard *Anolis*
- 32 *carolinensis*: general observations and convergence ratios. *Vision Res.* 1980;20(8):679-86.
- 33 40. Fite KV, Lister BC. Bifoveal vision in anolis lizards. *Brain Behav Evol.* 1981;19(3-4):144-54.
- 34 41. Land MF, Nilsson DE. *Animal Eyes.* Croydon: Oxford University Press; 2012.
- 35 42. Fite KV, Rosenfield-Wessels S. A comparative study of deep avian foveas. *Brain Behav Evol.*
- 36 1975;12(1-2):97-115.
- 37 43. Harkness L, Bennet-Clark HC. The deep fovea as a focus indicator. *Nature.*
- 38 1978;272(5656):814-6.
- 39 44. Locket NA. Problems of deep foveas. *Aust N Z J Ophthalmol.* 1992;20(4):281-95.
- 40
- 41
- 42
- 43
- 44
- 45
- 46
- 47
- 48
- 49
- 50
- 51
- 52
- 53
- 54
- 55
- 56
- 57
- 58
- 59
- 60
- 61
- 62
- 63
- 64
- 65

Tabla 1. Agudeza visual de distintas especies animales (modficad

| Especie animal | Máxima frecuencia especial (ciclos/radian) | Máxima frecuencia espacial (ciclos/grado) | AV Snellen estimada |
|----------------------|--------------------------------------------|-------------------------------------------|---------------------|
| Aguila audax | 8022 | 140 | 4,7 |
| Hombre | 4175 | 73 | 2,4 |
| Pulpo | 2632 | 46 | 1,5 |
| Araña saltadora | 716 | 12 | 0,4 |
| Gato | 573 | 10 | 0,3 |
| Carpa dorada | 409 | 7 | 0,2 |
| Caballito del diablo | 115 | 2 | 0,1 |
| Abeja obrera | 30 | 1 | 0,0 |
| Nautilus | 3,6 | 0 | 0,0 |
| Gusano plano | 0,8 | 0 | 0,0 |

Tabla 1. Agudeza visual de distintas especies animales (modificado de Land, M. F., & Nilsson, D. E. (2012). *Animal Eyes*. Croydon: Oxford University Press). La AV Snellen estimada en el ser humano es 2,4 porque se recoge la agudeza visual potencial del ojo, eliminando aberraciones.

Figura 1. OCT demostrando la presencia de dos foveas en el gavil
[Click here to download high resolution image](#)

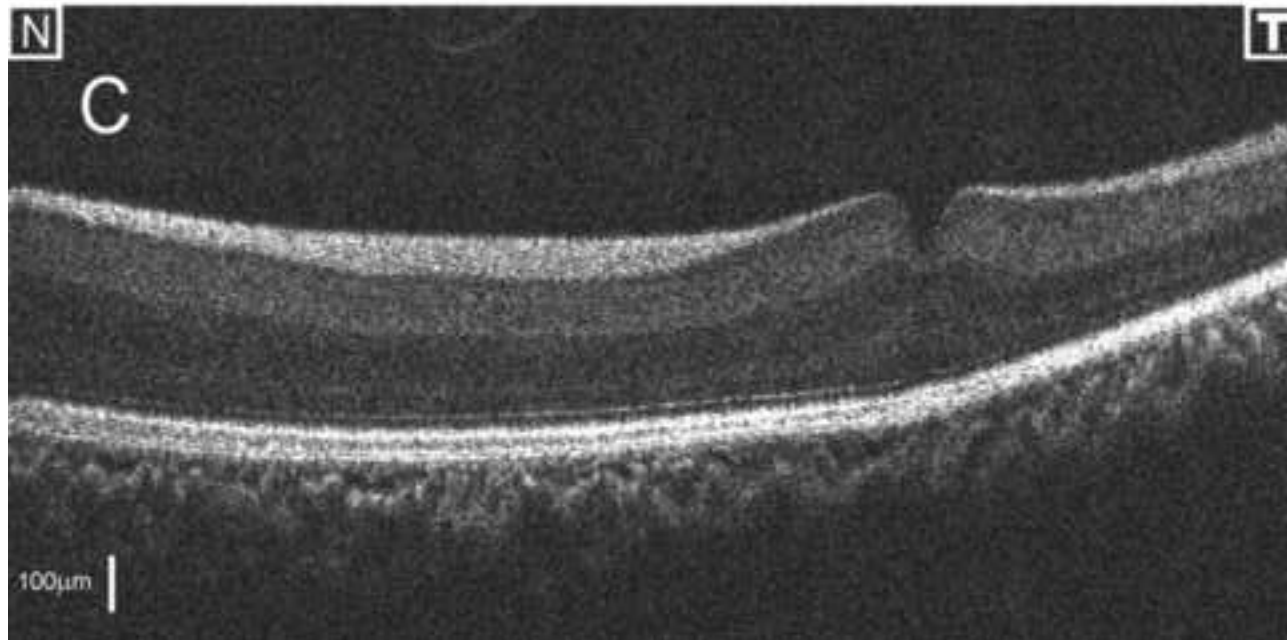
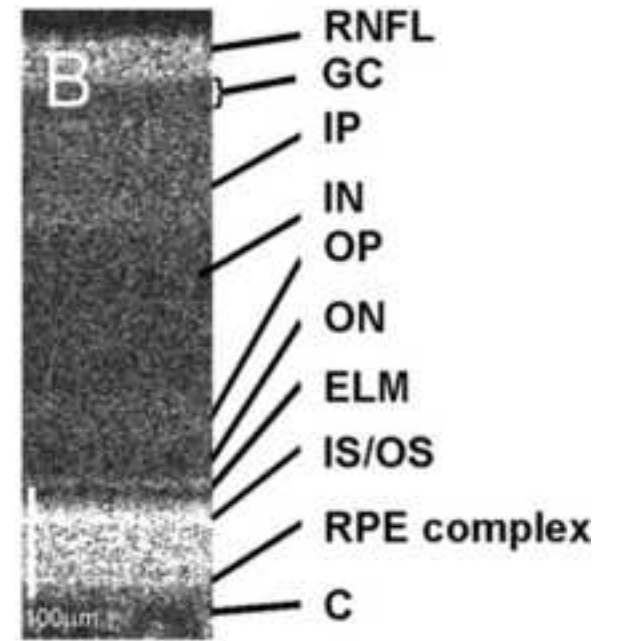
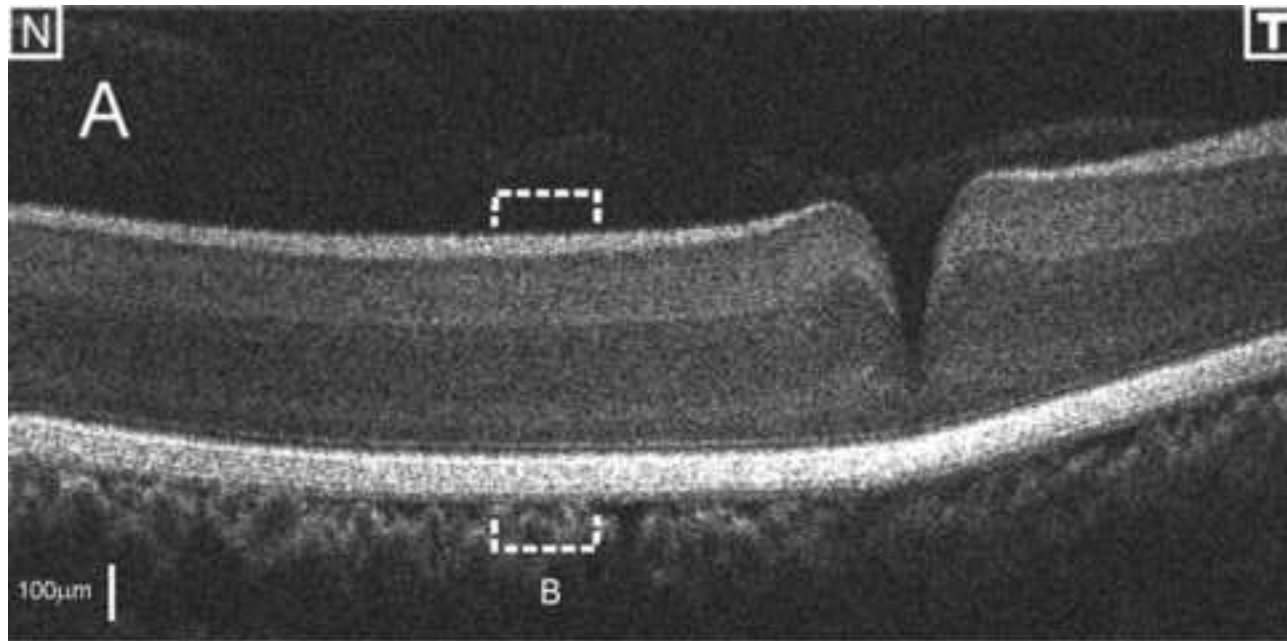


Figura 2. Organización del campo visual y orientación de la fóvea
[Click here to download high resolution image](#)

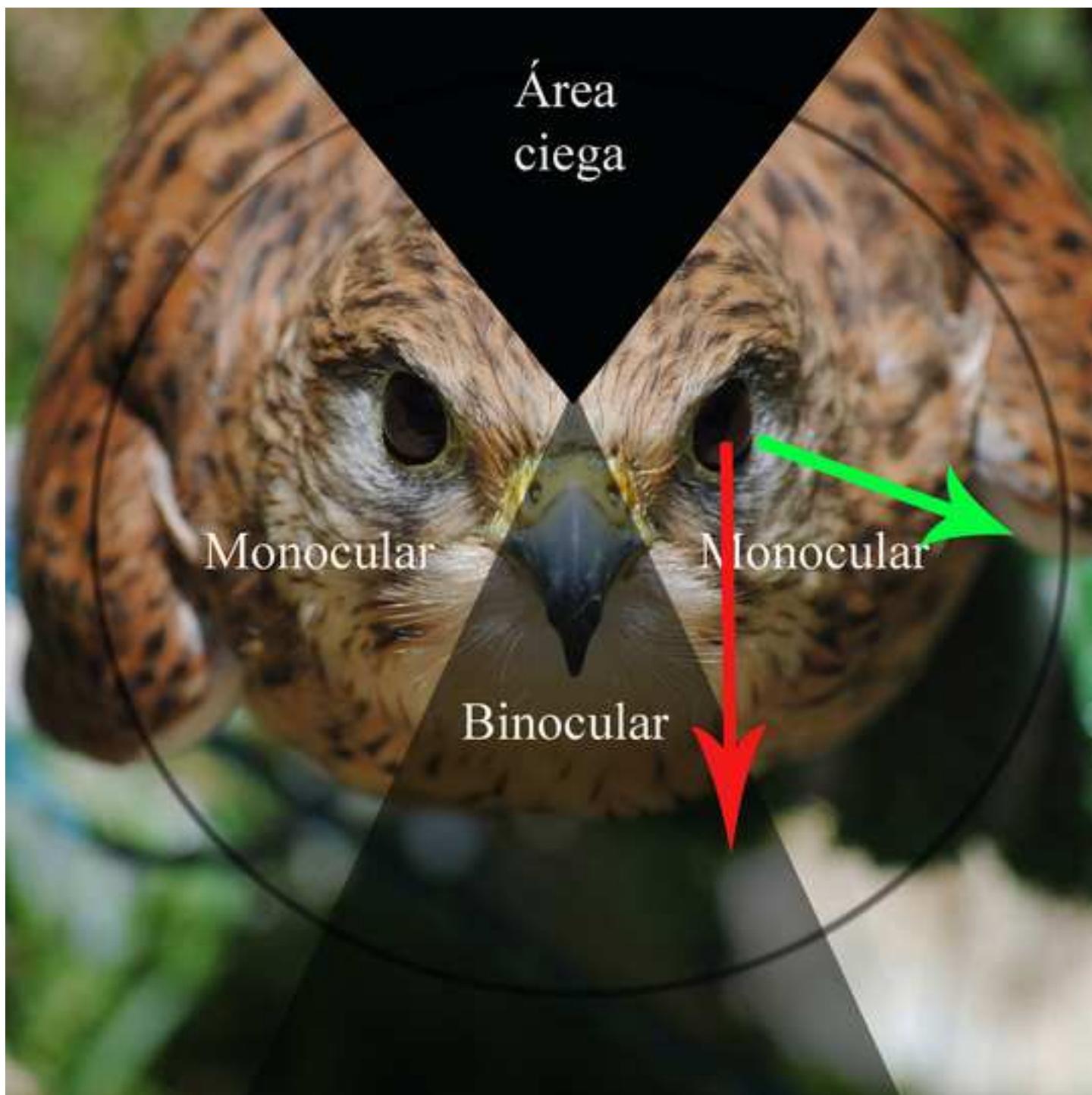


Figura 3. Efecto amplificador de la fovea convexiclivata (tomado [Click here to download high resolution image](#))

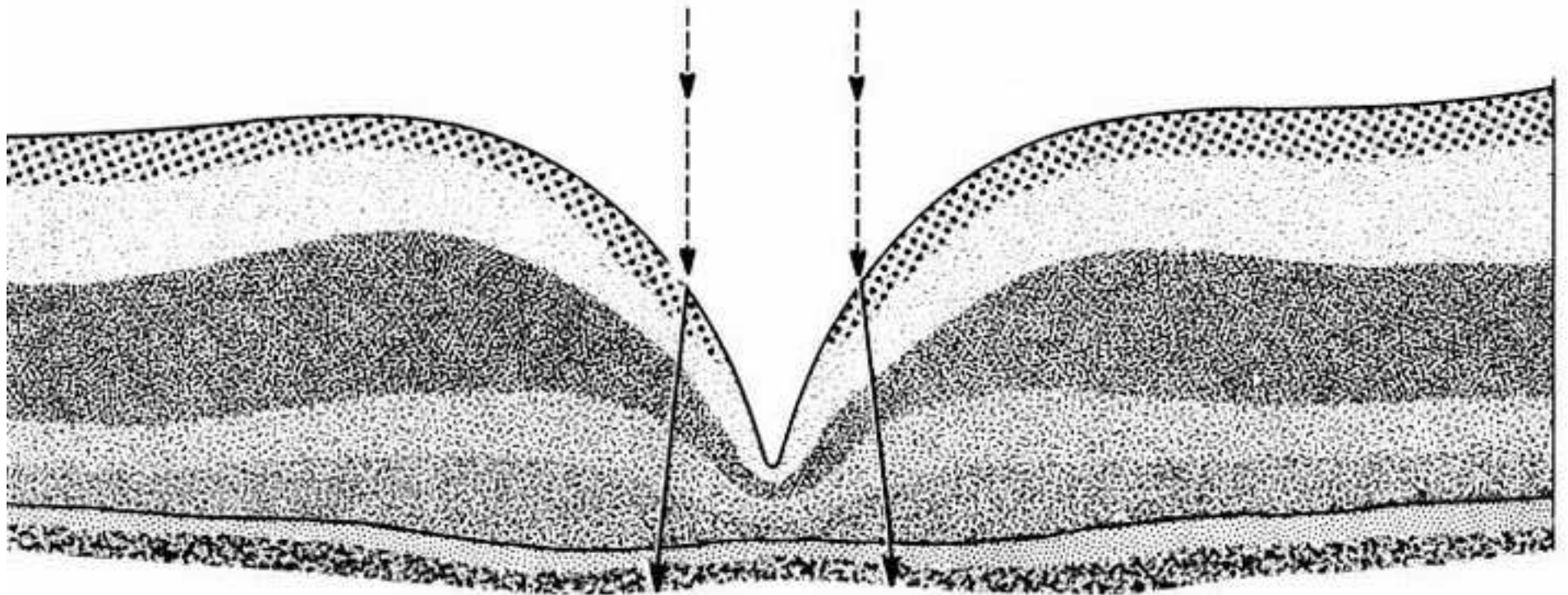


Figura 4. Picos de absorción cuatro pigmentos.
[Click here to download high resolution image](#)

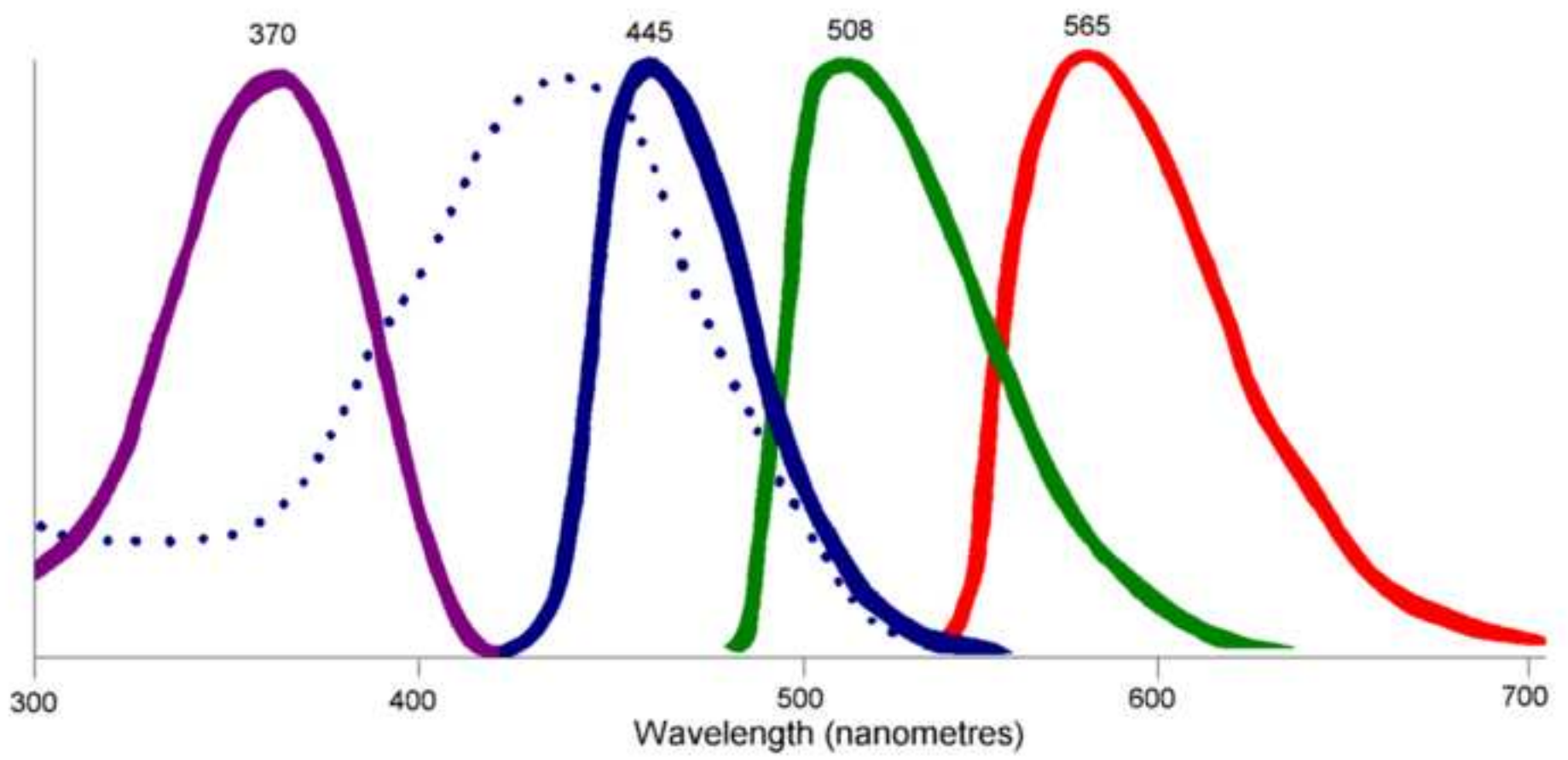


Figura 5. Cono (está presente oil droplet)
[Click here to download high resolution image](#)

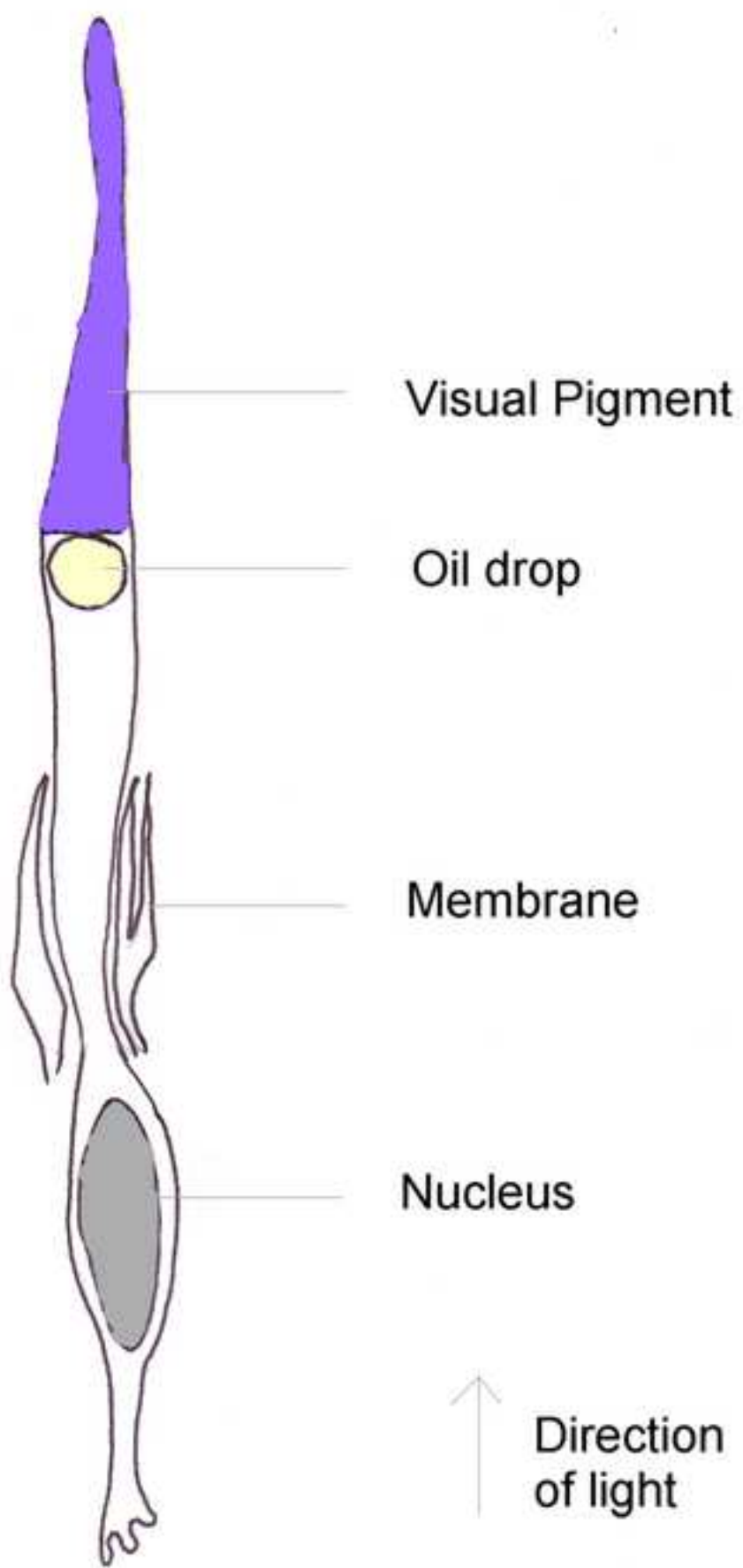


Figura 6. Membrana nictitante en el cernícalo vulgar (Falco Tin
[Click here to download high resolution image](#)

