

Estudi comparat de la biometria de les túniques del globus ocular de diverses espècies d'insectívors i rosegadors

1. INTRODUCCIÓ

El coneixement biomètric de l'òrgan de la visió dels mamífers es basa essencialment en l'estudi dels principals components refractius de l'ull d'una sèrie molt limitada d'espècies com rates, conills, gats, primats, i evidentment l'ull humà (revisar Hughes, 1977). No obstant, la majoria d'aquests estudis han deixat de banda la morfometria de la resta d'estructures que conformen el globus ocular. Per aquest motiu, hi ha molt poques dades relacionades amb el gruix de les diferents túniques oculars d'insectívors i rosegadors, i particularment en les espècies de bosc (veure entre d'altres Rochon-Duvigneaud, 1943; Hughes, 1977, 1979; Branis, 1981; Branis & Burda, 1994; Chaudhuri *et al.*, 1983; Remtulla & Hallett, 1985; Buttery *et al.*, 1991; Merindano, 1994; Hayashi *et al.*, 2002).

Com s'ha establert en el Capítol 1, i com indiquen Duke-Elder (1958), Walls (1963), Martin (1999) i Sivak *et al.* (1999), entre d'altres autors, algunes de les diferències interespecífiques que afecten al disseny òptic dels components refractius estan correlacionades amb l'estil de vida i les característiques ecològiques de cada espècie. Aquesta correlació ha estat citada de manera molt superficial en el cas de les túniques oculars. Així una esclera gruixuda pot afavorir la visió aquàtica (Walls, 1963; West *et al.*, 1991), una coroide molt prima és típica de rosegadors diürns (Walls, 1963), el gruix de l'epiteli pigmentat de la retina indica els nivells d'il·luminació que pot suportar l'ull (Walls, 1963; Feldman & Phillips, 1984; Kronfeld-Schor *et al.*, 2001) mentre que una retina gruixuda és més pròpia dels animals nocturns que dels diürns (Walls, 1963; Ali & Klyne, 1985a i b; Zhang & Liu, 1994).

L'objectiu d'aquest capítol és analitzar les característiques morfològiques de les túniques oculars i relacionar-les, si fos possible, amb la filogènia i/o les característiques ecològiques pròpies de cada espècie, com ara els patrons d'activitat

temporal diària (nocturns, diürns, arrítmics) o el medi on desenvolupen aquesta activitat (hipogeu, epigeu, semiaquàtic).

2. MATERIAL I MÈTODES

S'ha examinat cinc espècies d'insectívors, dues d'elles (*S. minutus* i *S. coronatus*) molt emparentades taxonòmicament i amb característiques ecològiques semblants, i la resta (*N. fodiens*, *C. russula* i *T. europaea*) més diferents entre si, tant des del punt de vista taxonòmic com ecològic. Pel que fa als rosegadors, s'ha analitzat tres espècies de la subfamília Arvicolinae (*C. glareolus*, *A. terrestris*, i *M. arvalis*) amb hàbits i hàbitats prou diferents i tres de la subfamília Murinae (*A. sylvaticus*, *M. domesticus* i *M. spretus*) molt més semblants en tots els aspectes (veure Capítol Material i mètodes).

Anàlisi biomètrica del gruix de les túniques oculars

Seguint el procediment descrit a l'apartat de Material i mètodes del Capítol 2, s'ha obtingut seccions histològiques de les quals només s'ha utilitzat aquelles que comprenen la longitud total de l'ull i que passen pel centre de la còrnia i del disc òptic (seccions sagitals). Per tal que totes les mesures fossin equiparables, només s'ha emprat les seccions obtinguts amb el criostat (veure Material i mètodes del Capítol 2). D'aquesta manera s'eliminen les possibles diferències de retracció o dilatació dels teixits que puguin provocar-se en els diferents mètodes.

S'ha pres fotomicrografies de les preparacions microscòpiques amb una càmera fotogràfica digital (Olympus C-3030 ZOOM) acoblada al microscopi òptic, i s'ha pogut mesurar els diferents gruixos directament sobre les imatges obtingudes, mitjançant un programa informàtic personalitzat realitzat en "Matlab R12 (6.0.0.88), The MathWorks, Inc." i amb el programa de tractament d'imatges "Image Tool for Windows, versió 2.00 (UTHSCSA)".

El gruix de la còrnia i de totes les seves capes ha estat mesurat exclusivament a la zona pupil·lar, mentre que el de l'esclera, la coroide i la retina (l'epiteli pigmentat i la

neuroretina) s'ha mesurat a tres zones determinades del globus ocular, l'anterior, l'equatorial i la posterior, que coincideixen amb les mateixes zones a on s'ha mesurat les diferents capes neuroretinianes (veure apartat Material i mètodes del Capítol 5). Per a cada espècie, s'ha analitzat 3 seccions histològiques de 3 ulls diferents.

Procediments estadístics

Totes les variables obtingudes han estat sotmeses a una sèrie de proves estadístiques. La normalitat de la distribució de les variables per a cada espècie s'ha analitzat mitjançant la prova no paramètrica de Kolmogorov-Smirnov, mentre que l'homogeneïtat de les variàncies, o homoscedasticitat, s'ha avaluat segons la prova de Levene.

Dins d'una mateixa espècie, s'ha contrastat les diferències interzonals mitjançant anàlisis de variància (ANOVA), i s'ha avaluat les comparacions entre parell de mostres amb el mètode de Scheffé. Com que el gruix de les diferents capes de la còrnia són dades del tipus composicional (veure apartat Material i mètodes dels Capítols 1 i 5), per poder realitzar les anàlisis comparatives interespecífiques habituals s'ha calculat dues noves variables. Aquestes variables, que relacionen les diferents capes entre si i que per tant són independents de la mida ocular, s'obtenen a partir de la transformació logquocient isomètrica (ilr), desenvolupada per Egozcue *et al.* (2003), de tal manera que:

$$X_1 = \ln \frac{\% \text{ gruix epiteli} \cdot \% \text{ gruix estroma}}{\% \text{ gruix endoteli}}$$

$$X_2 = \ln \frac{\% \text{ gruix epiteli}}{\% \text{ gruix estroma}}$$

Les comparacions interespecífiques entre el gruix total de la còrnia i el de les túniques del segment posterior del globus ocular s'ha efectuat mitjançant anàlisis de la covariància (ANCOVA), utilitzant el diàmetre anteroposterior de l'ull (DA) com a

variable independent (covariable). La mida de l'ull i, per tant el seu diàmetre anteroposterior, pot representar una causa de variació dels gruixos i, utilitzant aquest paràmetre com a covariable es disminueix de forma indirecta l'error experimental. En aquest cas, s'ha realitzat les comparacions entre parells de mostres a partir de les mitjanes marginals estimades en la mateixa anàlisi. En totes les proves seqüencials, el nivell de significació s'ha establert segons l'ajust de Bonferroni (Rice, 1989), atenent a la modificació proposada per Chandler (1995). Sempre que ha estat possible i, per tal de poder interpretar la variació interespecífica observada, s'ha efectuat anàlisis canòniques que permeten avaluar la covariació entre grups. Amb les anàlisis jeràrquiques de conglomerats s'ha aconseguit avaluar la cohesió dels diferents grups analitzats i la semblança fenètica entre cadascun d'ells. Els anàlisis estadístics han estat efectuats mitjançant els programes del paquet estadístic SPSS "para Windows" versió 10.0 (Norusis, 2000).

3. RESULTATS

Insectívors

Anàlisi biomètrica del gruix de còrnia

El gruix total de la còrnia i de les tres capes cornials mesurades a la zona central o pupil lar ha variat segons l'espècie considerada, essent la còrnia de les espècies de *Sorex* la més gruixuda i la de *C. russula* la més prima (Taula 1). En general, el gruix de l'epiteli ha estat força similar al de l'estroma cornial, tant en valors absoluts com percentuals, en funció del gruix total. De fet, en comparar les diferències intraespecífiques del gruix en valor absolut entre aquestes dues capes s'ha constatat que només difereixen significativament per *T. europaea* ($p < 0.05$), que és l'espècie amb l'epiteli més prim i, alhora, l'estroma més gruixut. Respecte l'endoteli cornial cal destacar que els valors expressats es corresponen en realitat al gruix de la membrana de Descemet i a l'endoteli, ja que en microscòpia òptica és difícil de mesurar les dues capes per separat. En totes les còrnies analitzades, el gruix d'aquestes capes ha estat al voltant d'1 μm .

Taula 1. Estadístics descriptius del gruix de les diferents capes de la còrnia, mesurat a la zona pupil·lar, per a cada espècie d'insectívors considerada. Per a totes les espècies, $n = 9$. Valors de les mitjanes en μm .

Espècie	Gruix total		Epiteli		Estroma		Endoteli	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
<i>S. minutus</i>	23.730	1.424	9.561	0.775	13.278	1.669	1.091	0.057
%			40.080	4.673	55.365	4.624	4.555	0.149
<i>S. coronatus</i>	22.208	4.217	10.778	1.394	10.000	2.906	1.208	0.142
%			49.912	4.118	44.405	5.691	5.681	1.919
<i>N. fodiens</i>	19.722	1.272	8.878	1.353	9.772	0.546	1.083	0.076
%			44.868	4.125	49.673	3.969	5.511	0.581
<i>C. russula</i>	16.688	0.710	8.013	0.059	7.556	0.694	1.119	0.073
%			48.078	2.092	45.212	2.195	6.709	0.447
<i>T. europaea</i>	21.800	1.980	7.333	2.186	13.444	0.193	1.022	0.059
%			33.225	6.900	62.044	6.220	4.730	0.681

Per tal de determinar si les diferències interespecífiques observades respecte al gruix total de la còrnia són significatives s'ha realitzat una anàlisi de la covariància, prenent com a covariable el diàmetre anteroposterior de l'ull, per contrarestar l'efecte de la mida del globus ocular. Les comparacions per parells de mostres indiquen que només la còrnia de *C. russula* difereix significativament de la de *S. minutus* i *S. coronatus* ($p < 0.05$). De la mateixa manera, en contrastar les variables transformades, que relacionen els gruixos de les diferents capes cornials entre si (X_1 i X_2), mitjançant una anàlisi de la variància, només s'ha detectat diferències interespecífiques significatives entre la X_2 de *T. europaea* i les dels exemplars de *S. coronatus* i *C. russula* ($p < 0.05$).

La correlació existent entre el gruix total de la còrnia i el diàmetre anteroposterior de l'ull es representa a la Figura 1. Tot i que el coeficient de correlació ha estat negatiu i no significatiu, s'aprecia la diferència de gruix entre la còrnia de *C. russula* i la resta

d'espècies, de tal manera que és l'única amb una còrnia més prima del que li pertocaria per la mida de l'ull. Això es degut a que tant l'epiteli com l'estroma han estat dels més prims. També es constata que les espècies amb l'ull més petit (*S. minutus*, *S. coronatus* i *T. europaea*) són les que tenen la còrnia més gruixuda. Aquest fet es deu, en part, a que l'epiteli i l'estroma de les espècies de *Sorex* han estat el més gruixuts, mentre que *T. europaea* ha mostrat l'estroma més gruixut, tot i tenir l'epiteli i l'endoteli molt prims.

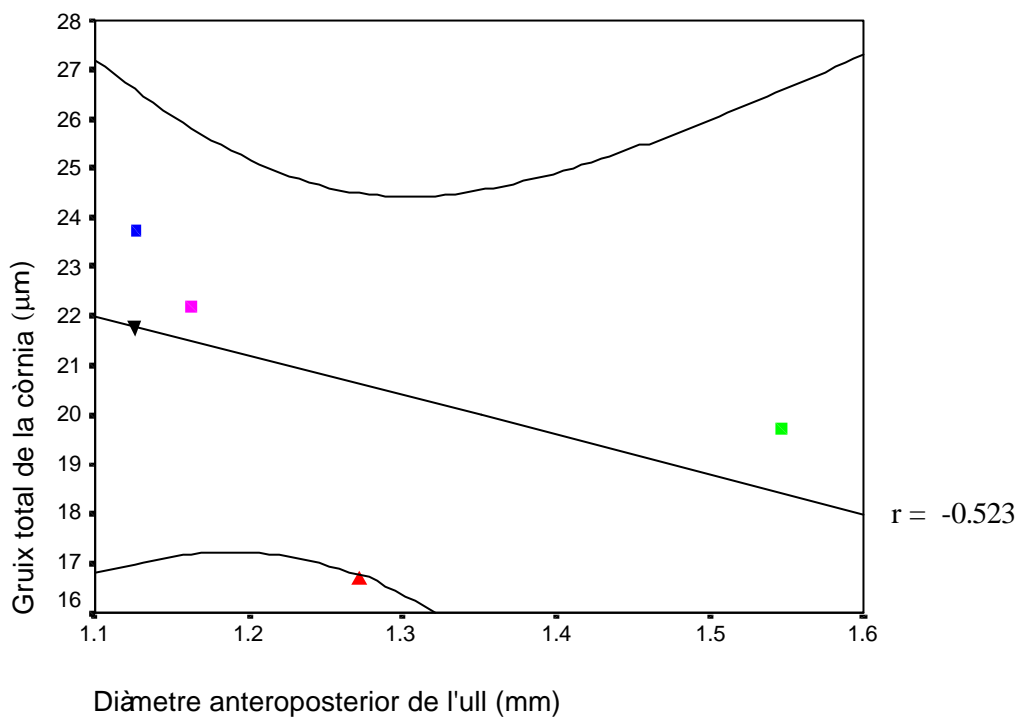


Figura 1. Relació entre el gruix total mitjà de la còrnia i el diàmetre anteroposterior mitjà del globus ocular dels insectívors analitzats. ■, *S. minutus*; ■, *S. coronatus*; ■, *N. fodiens*; ▲, *C. russula*; ▼, *T. europaea*.

Anàlisi biomètrica del gruix del segment posterior de l'ull

Respecte a les túniques que formen el segment posterior de l'ull, esclera, coroides i retina (epiteli pigmentat i neuroretina), pot constatar-se que el gruix de totes elles varia segons la zona estudiada (anterior, equatorial i posterior) i, evidentment, l'espècie (Taula 2). Com a norma general, per totes les capes i en totes les espècies,

Taula 2. Estadístics descriptius del gruix total del segment posterior de l'ull i de les seves capes segons les zones d'estudi i de les espècies d'insectívors analitzades. ZA, zona anterior; ZE, zona equatorial; ZP, zona posterior; VM, valor mitjà del gruix de cada capa calculat a partir de totes les dades, independentment de la zona. Per a totes les espècies considerades, n = 9. Valors de les mitjanes en µm.

Variable	Zona	<i>S. minutus</i>		<i>S. coronatus</i>		<i>N. fodiens</i>		<i>C. russula</i>		<i>T. europaea</i>	
		\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
Gruix esclera	ZA	4.667	1.767	4.890	0.883	8.553	1.973	6.111	0.484	12.667	2.255
	ZE	5.670	2.136	5.000	1.681	12.220	1.273	6.387	1.665	13.722	2.562
	ZP	7.387	1.358	5.777	1.385	13.777	3.752	6.667	1.733	21.111	5.548
	VM	5.907	1.512	5.223	0.675	11.518	1.188	6.390	1.000	15.833	3.333
Gruix coroides	ZA	9.863	1.879	9.553	1.676	16.277	4.463	13.194	3.127	2.722	0.536
	ZE	10.500	2.090	13.113	2.142	16.943	3.370	14.861	2.442	3.000	1.100
	ZP	16.167	2.085	17.780	1.018	21.556	5.680	18.613	3.370	4.122	0.866
	VM	12.173	2.010	13.483	1.227	18.256	1.779	15.553	2.900	2.981	0.431
Gruix epiteli pigmentat retina	ZA	3.610	0.865	4.000	1.199	4.667	1.011	6.110	0.485	18.000	2.455
	ZE	2.890	0.676	3.777	0.508	4.527	1.136	4.720	1.273	17.554	2.427
	ZP	3.193	0.636	3.890	0.191	4.863	1.879	4.860	0.243	14.110	3.670
	VM	3.230	0.518	3.887	0.577	4.683	1.287	5.229	0.487	16.555	2.835
Gruix neuroretina	ZA	89.167	21.996	98.611	17.996	126.389	14.727	81.967	6.052	33.611	12.537
	ZE	136.111	25.744	131.944	8.832	163.611	5.672	123.493	9.006	105.417	4.8054
	ZP	150.833	21.858	143.334	15.069	173.889	24.641	125.110	18.531	129.444	3.368
	VM	125.370	22.503	124.630	11.721	154.230	12.115	110.190	2.677	76.791	22.169
Gruix total	ZA	107.307	21.075	117.165	20.272	155.886	17.482	107.382	9.077	67.000	12.458
	ZE	155.171	24.512	153.724	9.731	207.579	25.883	149.741	9.013	140.816	4.790
	ZP	177.580	21.421	170.780	14.424	203.807	4.408	154.970	18.127	167.665	3.900
	VM	146.680	21.653	147.223	12.760	189.089	14.283	137.363	1.196	112.161	22.278

el gruix augmenta en sentit anteroposterior, es a dir, la zona anterior, propera a l'ora serrata, és la més prima, mentre que la posterior, propera a la papil·la òptica, és la més gruixuda. Només l'epiteli pigmentat de la retina no segueix aquest patró d'increment de gruix.

Per comprovar si les diferències interzonals observades són estadísticament significatives, s'ha realitzat una anàlisi de la variància comparant els gruixos de les capes en les tres zones d'estudi (Taula 3). Els resultats han estat significatius per la coroida de les espècies de *Sorex* i per la neuroretina de totes les espècies. Ha estat aquesta capa la que en realitzar la comparació entre parells de mostres ha donat més diferències significatives, principalment entre la zona anterior i posterior, i particularment per *T. europaea*.

En l'anàlisi de la covariància, prenent com a covariable el diàmetre ocular, que s'ha realitzat per a totes les capes i en les tres zones, les diferències interespecífiques han resultat ser significatives, excepte pel gruix de la neuroretina i pel gruix total en la zona equatorial i posterior (Taula 4). Les comparacions per parells de mostres basades en les mitjanes marginals estimades han posat de manifest que, en general, *T. europaea* ha diferit dels quatre sorícids i per totes les capes, mentre que entre aquests, ha estat el parell *N. fodiens* i *C. russula* el que ha mostrat certes diferències entre si, que afecten bàsicament al gruix de la neuroretina i al gruix total del segment posterior de l'ull. Només a la zona equatorial *N. fodiens* també ha diferit de *S. coronatus* pel gruix de l'esclera i el gruix total. Cal destacar que s'arriba pràcticament als mateixos resultats si, per a cada espècie, s'agrupen les tres zones d'estudi, es a dir, si es comparen els valors mitjans del gruix de cada capa, calculats a partir de totes les mesures realitzades independentment de la zona (Taula 4). En les mateixes anàlisis comparatives descartant *T. europaea* i tenint en compte només als sorícids únicament han resultat significatives les diferències interespecífiques de l'esclera ($F = 5.872$; $p < 0.05$), sent la de *N. fodiens* la que difereix de la de les altres espècies.

Taula 3. Resultats de l'anàlisi de la variància (ANOVA) i de les comparacions interzonals de les diferents capes oculars en les espècies d'insectívors estudiades. ZA, Zona anterior; ZE, Zona equatorial; ZP, Zona posterior.

	ANOVA		Comparació interzonal		
	F	p	ZA-ZE	ZA-ZP	ZE-ZP
	Gruix esclera				
<i>S. minutus</i>	1.787	---	---	---	---
<i>S. coronatus</i>	0.381	---	---	---	---
<i>N. fodiens</i>	3.304	---	---	---	---
<i>C. russula</i>	0.116	---	---	---	---
<i>T. europaea</i>	4.490	---	---	---	---
Gruix coroides					
<i>S. minutus</i>	8.850	*	---	*	*
<i>S. coronatus</i>	18.161	**	---	**	*
<i>N. fodiens</i>	1.171	---	---	---	---
<i>C. russula</i>	2.558	---	---	---	---
<i>T. europaea</i>	2.200	---	---	---	---
Gruix epitel·li pigmentat retina					
<i>S. minutus</i>	0.731	---	---	---	---
<i>S. coronatus</i>	0.065	---	---	---	---
<i>N. fodiens</i>	0.044	---	---	---	---
<i>C. russula</i>	2.752	---	---	---	---
<i>T. europaea</i>	1.607	---	---	---	---
Gruix neuroretina					
<i>S. minutus</i>	5.761	*	---	*	---
<i>S. coronatus</i>	7.730	*	---	*	---
<i>N. fodiens</i>	6.565	*	---	*	---
<i>C. russula</i>	11.672	**	*	*	---
<i>T. europaea</i>	116.780	***	***	***	*

*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$. Valors de p corregits mitjançant l'ajust de Bonferroni.

Taula 4. Resultats de l'anàlisi de covariància (ANCOVA) pels gruixos de les capes oculars i de les comparacions entre parells d'espècies d'insectívors estudiades. ZA, zona anterior; ZE, zona equatorial; ZP, zona posterior; VM, valor mitjà del gruix de cada capa calculat a partir de totes les dades, independentment de la zona; GEs, gruix de l'esclera; GCd, gruix de la coroides; GER, gruix de l'epiteli pigmentat de la retina; GNR, gruix de la neuroretina; GTtotal, gruix total del segment posterior de l'ull.

ZA	ANCOVA		Comparació interespecífica										
	Variable	F	P	<i>Sm-Sc</i>	<i>Sm-Nf</i>	<i>Sm-Cr</i>	<i>Sm-Te</i>	<i>Sc-Nf</i>	<i>Sc-Cr</i>	<i>Sc-Te</i>	<i>Nf-Cr</i>	<i>Nf-Te</i>	<i>Cr-Te</i>
GEs	11.006	**	---	---	---	***	---	---	---	***	---	---	**
GCd	56.521	*	---	---	---	*	---	---	---	*	---	**	**
GER	59.947	***	---	---	---	***	---	---	---	***	---	***	***
GNR	9.750	**	---	---	---	---	---	---	---	**	---	**	*
GTtotal	6.803	*	---	---	---	*	---	---	---	*	---	**	*

ZE	ANCOVA		Comparació interespecífica										
	Variable	F	P	<i>Sm-Sc</i>	<i>Sm-Nf</i>	<i>Sm-Cr</i>	<i>Sm-Te</i>	<i>Sc-Nf</i>	<i>Sc-Cr</i>	<i>Sc-Te</i>	<i>Nf-Cr</i>	<i>Nf-Te</i>	<i>Cr-Te</i>
GEs	10.683	**	---	---	---	**	*	---	---	***	---	---	**
GCd	8.965	**	---	---	---	*	---	---	---	**	---	**	**
GER	60.517	***	---	---	---	***	---	---	---	***	---	***	***
GNR	3.689	---	---	---	---	---	---	---	---	---	*	*	---
GTtotal	3.091	---	---	---	---	---	*	---	---	---	*	*	---

*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$. Valors de p corregits mitjançant l'ajust de Bonferroni.

Taula 4 (continuació).

ZP	ANCOVA		Comparació interespecífica										
	Variable	F	P	<i>Sm-Sc</i>	<i>Sm-Nf</i>	<i>Sm-Cr</i>	<i>Sm-Te</i>	<i>Sc-Nf</i>	<i>Sc-Cr</i>	<i>Sc-Te</i>	<i>Nf-Cr</i>	<i>Nf-Te</i>	<i>Cr-Te</i>
GEs	11.063	**	---	---	---	***	---	---	---	***	---	---	**
GCd	12.087	**	---	---	---	**	---	---	---	***	---	**	***
GER	15.919	***	---	---	---	**	---	---	---	***	---	**	***
GNR	3.077	---	---	---	---	---	---	---	---	---	*	---	---
GTotal	3.486	---	---	---	---	---	---	---	---	---	*	---	---

VM	ANCOVA		Comparació interespecífica										
	Variable	F	P	<i>Sm-Sc</i>	<i>Sm-Nf</i>	<i>Sm-Cr</i>	<i>Sm-Te</i>	<i>Sc-Nf</i>	<i>Sc-Cr</i>	<i>Sc-Te</i>	<i>Nf-Cr</i>	<i>Nf-Te</i>	<i>Cr-Te</i>
GEs	17.238	***	---	---	---	***	---	---	---	***	---	*	***
GCd	20.616	***	---	---	---	***	---	---	---	***	---	***	***
GER	43.176	***	---	---	---	***	---	---	---	***	---	***	***
GNR	6.398	*	---	---	---	*	---	---	---	*	---	**	---
GTotal	4.823	*	---	---	---	---	---	---	---	---	*	**	---

*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$. Valors de p corregits mitjançant l'ajust de Bonferroni.

Per tal d'avaluar la relació existent entre els gruixos de les capes oculars del segment posterior amb la mida de l'ull de les cinc espècies d'insectívors analitzades, s'ha tingut en compte els valors mitjans de cada capa i el diàmetre anteroposterior de l'ull (Figura 2). S'observa la manca de correlació ja que en cap cas els coeficients de correlació han estat significatius ($p > 0.05$). Únicament els valors mitjans de *N. fodiens* queden propers a la recta, mentre que els valors de la resta d'espècies, i particularment els de *T. europaea*, queden més allunyats de la recta de regressió.

Per tal de minimitzar al màxim l'efecte de la mida ocular, s'ha realitzat una anàlisi canònica a partir dels quocients entre els valors mitjans dels gruixos de les túniques, incloent-hi també la còrnia, i el diàmetre anteroposterior mitjà de l'ull de les espècies considerades. Aquesta anàlisi ha proporcionat quatre funcions discriminants (contrast de les funcions 1 a 4: Lambda de Wilks = 0.006; $F = 201.746$; g.l. = 20; $p < 0.001$), que han classificat correctament al 88.9% del casos originals agrupats. A la Figura 3- A es representen les puntuacions discriminants obtingudes per les dues primeres funcions que expliquen, respectivament, el 85.9% i el 13.6% de la variància acumulada. Les altes puntuacions discriminants de *T. europaea* en la primera funció, correlacionada positivament amb el gruix de l'epiteli pigmentat de la retina, han permès separar clarament aquesta espècie de la resta. La segona funció canònica està relacionada positivament amb el gruix de la còrnia i separa pràcticament *S. minutus* i *S. coronatus* de *C. russula* i *N. fodiens*. Quan es repeteix l'anàlisi excloent a *T. europaea*, es a dir, tenint en compte només als sorícids, s'obtenen tres funcions canòniques (contrast de les funcions 1 a 3: Lambda de Wilks = 0.049; $F = 92.235$; g.l. = 15; $p < 0.001$). Les dues primeres funcions, que acumulen el 99.4% de la variància, estan relacionades positivament amb el gruix de la còrnia i de l'epiteli pigmentat de la retina, respectivament, i permeten classificar correctament al 86.1% dels sorícids, repetint-se els encavalcaments entre les dues espècies de *Sorex* i entre *N. fodiens* i *C. russula* (Fig. 3- B).

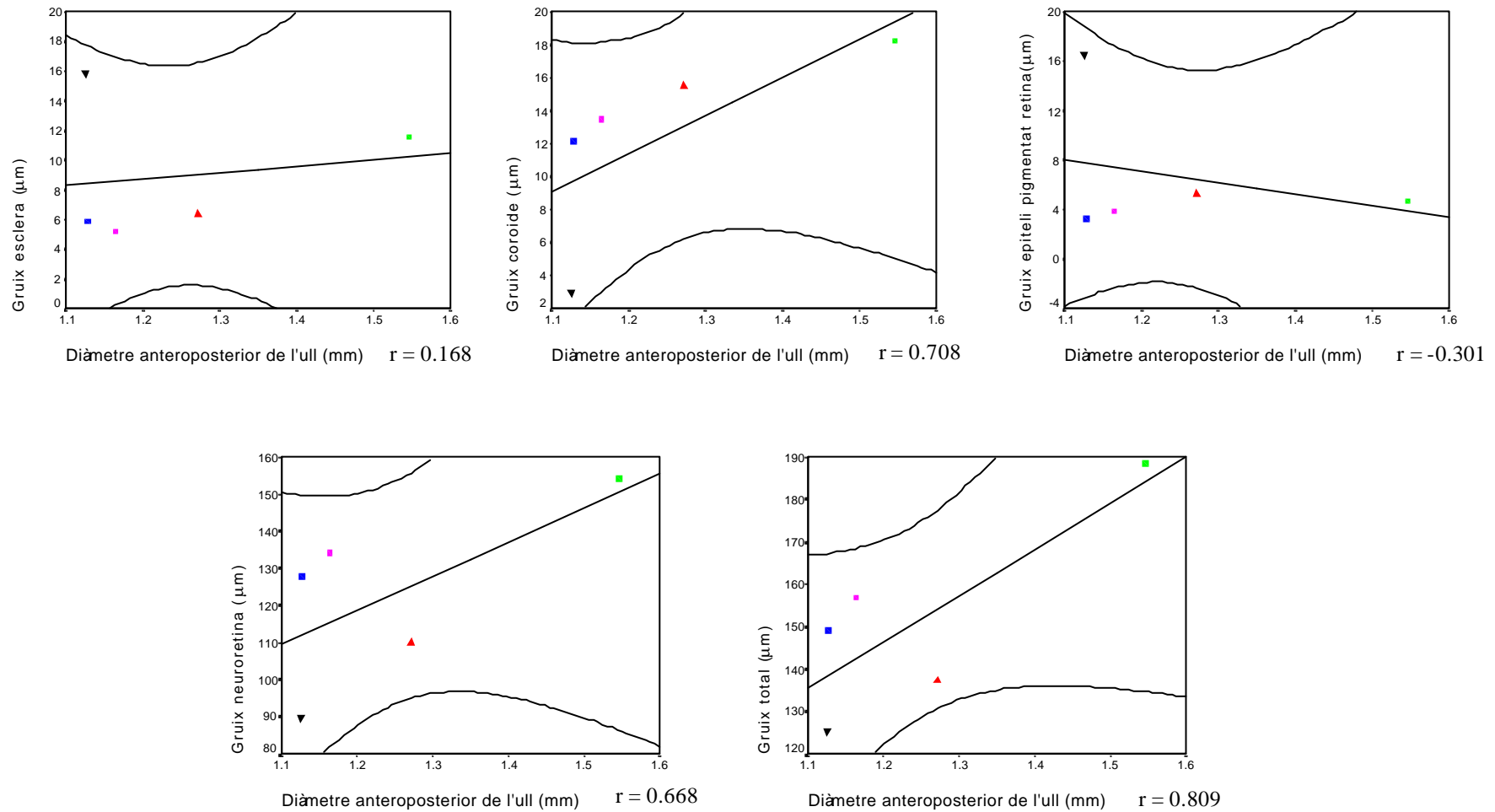


Figura 2. Relació entre els valors mitjans del gruix de les diferents capes oculars i del diàmetre anteroposterior mitjà de l'ull a les espècies d'insectívors estudiades. ■, *S. minutus*; ■, *S. coronatus*; ■, *N. fodiens*; ▲, *C. russula*; ▼, *T. europaea*.

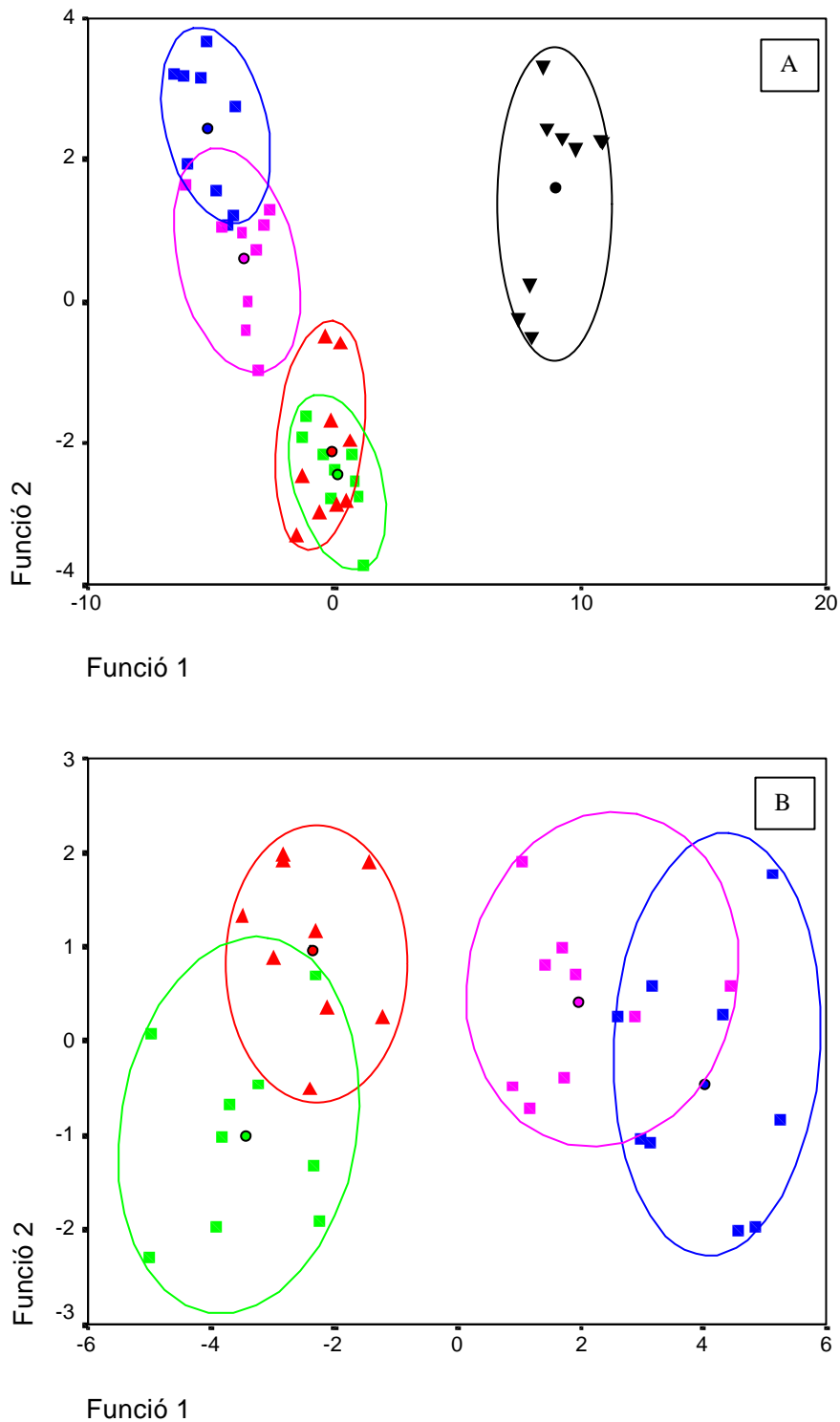


Figura 3. A: Representació gràfica de les puntuacions discriminants sobre els dos primers eixos canònics pels gruxos mitjans de les túniques oculars dels insectívors analitzats. B: El mateix pels sorícids. ■, *S. minutus*; ■, *S. coronatus*; ■, *N. fodiens*; ▲, *C. russula*; ▼, *T. europaea*; o, centroide de cada espècie.

Per avaluar la cohesió dels diferents grups analitzats i la semblança fenètica entre cadascun d'ells, s'ha realitzat una anàlisi jeràrquica de conglomerats a partir de la mitjana aritmètica de les variables analitzades en cada espècie (Fig. 4). Igual com en l'anàlisi canònica, en el dendrograma obtingut les dues espècies de *Sorex* queden més properes a *C. russula* que no pas a *N. fodiens*, alhora que *T. europaea* és l'espècie que queda més allunyada de la resta.

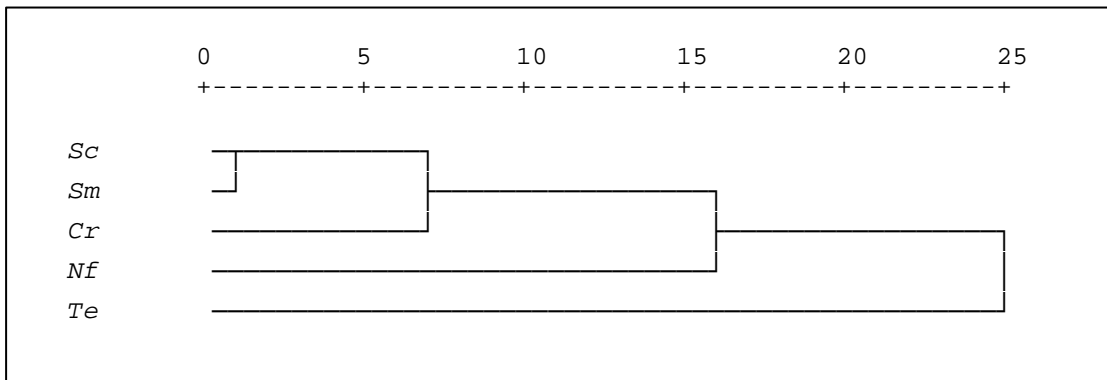


Figura 4. Dendrograma obtingut en realitzar l'anàlisi jeràrquic de conglomerats a partir de la mitjana aritmètica dels gruixos de les túniques oculars de cada espècie d'insectívor considerada.

Rosegadors

Anàlisi biomètrica del gruix de la còrnia

El gruix total de la còrnia i el de cadascuna de les seves capes mesurat a la zona central ha variat segons l'espècie considerada, essent la còrnia de *M. arvalis* la més prima i la d'*A. sylvaticus* la més gruixuda (Taula 5). L'estroma ha estat sempre la capa més gruixuda tant en valors absoluts com relatius, especialment en els murins. Contràriament al que succeeix als insectívors, les diferències intraespecífiques entre el gruix de l'epiteli i de l'estroma han estat significatives ($p < 0.05$), excepte per *A. terrestris* i *M. arvalis*, ja que el seus epitelis són els més gruixuts, però els estromes són dels més prims. El gruix conjunt de l'endoteli corneal i la membrana de Descemet no supera els $3 \mu\text{m}$.

Taula 5. Estadístics descriptius del gruix de les diferents capes de la còrnia de rosegadors, mesurat a la zona pupil lar. Per a totes les espècies considerades, $n = 9$. Valors de les mitjanes en μm .

Espècie	Gruix total		Epiteli		Estroma		Endoteli	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
<i>C. glareolus</i>	49.401	3.91	19.648	1.13	27.003	4.51	2.750	0.79
%			39.780	1.79	54.661	5.88	5.701	0.94
<i>A. terrestris</i>	55.791	3.90	25.479	3.24	27.740	4.27	2.570	0.74
%			45.767	6.0	49.580	5.88	4.654	1.24
<i>M. arvalis</i>	49.178	2.70	22.379	2.04	24.516	1.45	2.283	0.22
%			45.431	2.12	49.915	2.07	4.654	0.46
<i>A. sylvaticus</i>	64.376	4.52	18.537	1.94	42.794	3.18	3.044	0.96
%			28.760	0.71	66.499	0.62	4.741	0.42
<i>M. domesticus</i>	54.288	3.01	19.893	1.85	31.664	2.01	2.731	0.47
%			36.456	1.24	58.158	2.28	5.386	1.04
<i>M. spretus</i>	51.683	3.89	21.111	2.03	28.222	2.73	2.350	0.38
%			40.799	1.56	54.645	0.99	4.556	0.72

En contrastar el gruix total de la còrnia entre totes les espècies considerades (ANCOVA) s'ha posat de manifest que *A. sylvaticus* ha diferit significativament de totes les altres espècies de rosegadors, excepte per *A. terrestris*, degut principalment a l'estroma tan gruixut d'aquest murí ($F = 4.021$; $p < 0.01$). *A. terrestris* ha diferit únicament de *C. glareolus* ($p < 0.05$), ja que els gruixos de l'epiteli d'ambdues espècies són molt diferents. Quant es tenen en compte les variables transformades X_1 i X_2 , que relacionen els gruixos de les capes cornials, només s'ha trobat diferències significatives entre les X_2 d'*A. sylvaticus* i les de la resta d'espècies ($p < 0.05$), a excepció de *M. domesticus*.

A la Figura 5 s'observa l'elevada correlació existent entre el gruix total de la còrnia i el diàmetre anteroposterior de l'ull ($p < 0.01$), mostrant que els rosegadors d'ulls més grans són els que tenen una còrnia més gruixuda.

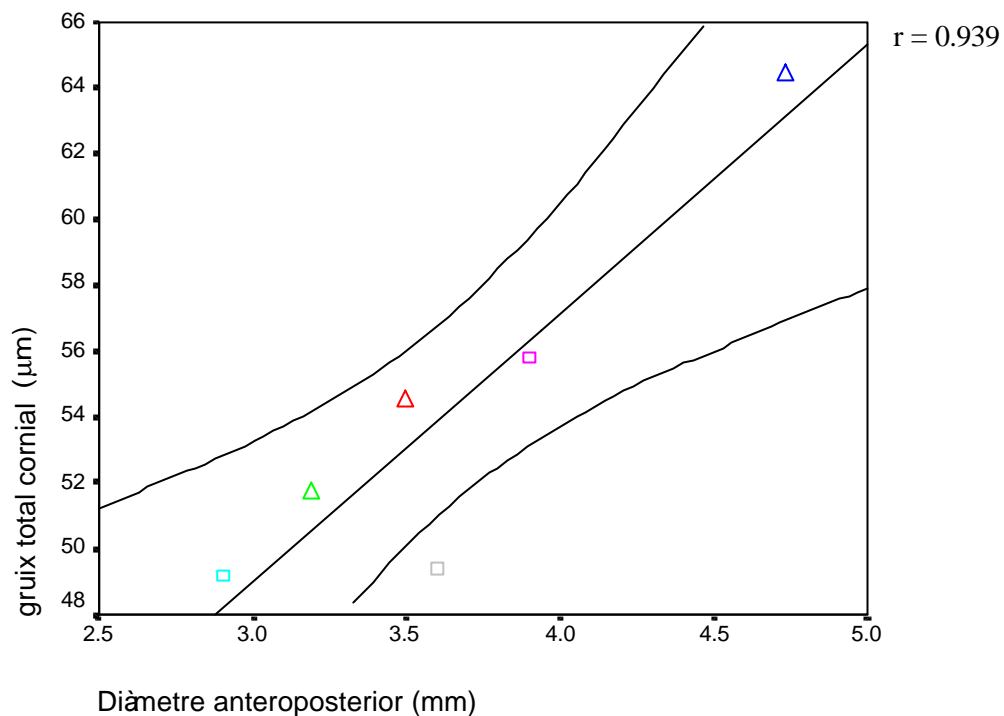


Figura 5. Relació entre el gruix total mitjà de la còrnia i el diàmetre anteroposterior mitjà del globus ocular dels rosegadors analitzats. □, *C. glareolus*; □, *A. terrestris*; □, *M. arvalis*; △, *A. sylvaticus*; △, *M. domesticus*; △, *M. spretus*.

Anàlisi biomètrica del gruix dels segment posterior de l'ull

El gruix de les capes que formen el segment posterior del globus ocular, esclera, coroides i retina (epiteli pigmentat i neuroretina) no és constant en tota la superfície ocular, sinó que depèn de la zona (anterior, equatorial i posterior) i de les espècies considerades. En general, per l'esclera, coroides i neuroretina, la zona anterior, propera a l'ora serrada, és la més prima mentre que la posterior, propera a la papil·la, és la més gruixuda, tant pels arvicòlins com pels murins (Taula 6). Les diferències interzonals han estat significatives particularment en comparar la zona equatorial i la posterior de l'esclera i la zona anterior amb les altres dues zones, en el cas de la neuroretina (Taula 7). L'epiteli pigmentat de la retina és l'única capa que no presenta aquest tipus de variació, i mostra un gruix bastant constant en les tres zones.

Taula 6. Estadístics descriptius del gruix total del segment posterior del globus ocular i de les seves capes segons les zones d'estudi i de les espècies de rosegadors analitzades. ZA, zona anterior; ZE, zona equatorial; ZP, zona posterior; VM, valor mitjà de cada capa calculat a partir de tots les dades, independentment de la zona. Per a totes les espècies considerades, n = 9. Valors de les mitjanes en µm.

Variable	Zona	<i>C. glareolus</i>		<i>A. terrestris</i>		<i>M. arvalis</i>		<i>A. sylvaticus</i>		<i>M. domesticus</i>		<i>M. spretus</i>	
		\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
Gruix esclera	ZA	10.870	5.292	19.163	2.977	8.843	0.762	11.333	2.405	8.557	2.450	8.390	2.250
	ZE	15.217	5.761	21.060	4.020	12.540	1.771	14.223	3.206	11.777	3.690	8.777	0.958
	ZP	18.427	5.700	33.917	3.731	21.830	1.826	17.557	2.778	18.223	3.236	17.447	1.676
	VM	14.683	5.595	24.383	1.081	14.407	0.785	14.370	2.787	12.853	2.397	11.537	0.897
Gruix coroides	ZA	7.477	2.019	8.699	0.348	6.780	0.453	8.553	1.575	9.557	3.151	10.167	1.644
	ZE	6.510	1.005	9.067	2.320	8.663	3.529	14.557	0.836	14.780	5.421	10.890	1.351
	ZP	11.100	4.377	17.700	3.615	10.233	0.701	15.557	1.643	17.667	2.965	11.420	3.389
	VM	8.363	2.425	11.910	1.806	7.560	1.895	12.890	1.169	14.000	3.565	10.817	0.229
Gruix epiteli pigmentat retina	ZA	5.993	0.396	7.054	0.655	6.177	0.991	4.000	0.670	4.553	0.387	3.610	0.255
	ZE	6.257	0.582	5.463	0.721	5.643	1.580	3.667	0.165	4.443	0.964	3.543	0.396
	ZP	5.853	0.552	5.857	1.106	6.757	1.178	3.667	0.665	3.980	0.599	3.837	0.289
	VM	5.950	0.391	6.127	0.621	6.193	0.981	3.777	0.254	4.333	0.555	3.667	0.295
Gruix neuroretina	ZA	99.050	6.631	127.093	29.392	107.837	5.124	126.243	17.474	154.633	14.072	160.567	35.051
	ZE	201.427	11.985	179.267	17.860	174.020	10.005	237.367	26.146	223.733	2.902	204.867	14.383
	ZP	215.747	8.210	178.307	19.919	212.283	15.887	268.100	24.339	246.133	10.810	255.633	13.431
	VM	172.077	7.028	161.600	20.679	164.946	9.906	210.570	12.723	208.166	4.298	207.020	20.718
Gruix total	ZA	123.390	12.281	162.010	30.309	129.637	5.712	150.130	19.743	177.300	18.860	182.733	37.702
	ZE	234.000	21.728	214.857	22.008	200.867	16.231	269.813	24.904	254.733	5.360	228.077	16.467
	ZP	246.537	13.160	235.780	12.089	212.283	15.887	304.880	26.603	286.003	8.240	288.337	8.847
	VM	201.073	14.264	204.020	20.589	193.107	9.647	241.607	13.902	239.353	5.381	233.040	20.867

Taula 7. Resultats de l'anàlisi de la variància (ANOVA) i de les comparacions interzonals de les diferents capes oculars entre parells de mostres (Scheffé) en les espècies de rosegadors estudiades. ZA = Zona anterior; ZE = Zona equatorial; ZP = Zona posterior.

	ANOVA		Comparació interzonal		
	F	p	ZA-ZE	ZA-ZP	ZE-ZP
	Gruix esclera				
<i>C. glareolus</i>	1.385	---	---	---	---
<i>A. terrestris</i>	18.685	**	---	**	**
<i>M. arvalis</i>	57.111	***	---	***	**
<i>A. sylvaticus</i>	3.671	---	---	---	---
<i>M. domesticus</i>	7.188	*	---	*	---
<i>M. spretus</i>	26.84	**	---	**	**
Gruix coroides					
<i>C. glareolus</i>	2.174	---	---	---	---
<i>A. terrestris</i>	12.845	**	---	*	*
<i>M. arvalis</i>	2.046	---	---	---	---
<i>A. sylvaticus</i>	21.973	**	**	**	---
<i>M. domesticus</i>	3.161	---	---	---	---
<i>M. spretus</i>	0.697	---	---	---	---
Gruix EPR					
<i>C. glareolus</i>	0.471	---	---	---	---
<i>A. terrestris</i>	2.846	---	---	---	---
<i>M. arvalis</i>	0.574	---	---	---	---
<i>A. sylvaticus</i>	0.363	---	---	---	---
<i>M. domesticus</i>	0.580	---	---	---	---
<i>M. spretus</i>	0.697	---	---	---	---
Gruix neuroretina					
<i>C. glareolus</i>	142.955	***	***	***	---
<i>A. terrestris</i>	5.076	---	---	---	---
<i>M. arvalis</i>	66.350	***	**	***	*
<i>A. sylvaticus</i>	31.697	**	**	**	---
<i>M. domesticus</i>	63.328	***	**	***	---
<i>M. spretus</i>	12.604	**	---	**	---

*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$. Valors de p corregits mitjançant l'ajust de Bonferroni.

L'anàlisi de covariància (ANCOVA), prenent el diàmetre anteroposterior de l'ull com a covariable, ha permès constatar l'existència de diferències interespecífiques per a totes les capes i entre les tres zones considerades, així com pel valor mitjà de cada capa del segment posterior de l'ull, calculat a partir de totes les mesures realitzades, independentment de la zona (Taula 8). Les comparacions entre parells de mostres basades en les mitjanes marginals estimades han posat de manifest que en els arvicolins, només *A. terrestris* ha mostrat divergències amb la resta d'espècies, amb l'esclera i la coroide més gruixudes, però amb la neuroretina més prima que *C. glareolus* i *A. arvalis*. El gruix de l'epiteli pigmentat de la retina és molt similar en els tres arvicolins. Per altra banda, els murins no difereixen gaire entre si, ja que només les diferències en el gruix de la coroide a la zona posterior són significatives entre *M. spretus* i les altres espècies. Les desigualtats més evidents han aparegut sempre en comparar les espècies de les diferents subfamílies (Taula 8). El grau de significació de les diferències observades ha variat en funció de les espècies contrastades i de les variables analitzades. Destaca que, en general, l'esclera d'*A. terrestris* és significativament més gruixuda que la de qualsevol altre rosegador i que totes les espècies d'arvicolins difereixen de totes les espècies de murins per l'epiteli pigmentat de la retina i la neuroretina. Respecte a la coroide, ha estat *M. arvalis* l'arvicolí que més ha diferit dels murins.

En certa manera, aquests resultats poden veure's reflectits a la Figura 6 a on es representa la relació existent entre els gruixos mitjans de les capes oculars i el gruix total mitjà del segment posterior amb el diàmetre anteroposterior mitjà de l'ull de les sis espècies de rosegadors analitzades. Malgrat que els coeficients de correlació són baixos i no significatius ($p > 0.05$), en tots els casos, excepte en la coroide, les dues subfamílies queden clarament separades entre si per la recta de regressió, el que explica, en part, les grans diferències entre elles i, en alguns casos, com en l'esclera, entre els membres de la mateixa subfamília. Els arvicolins tenen l'esclera i l'epiteli pigmentat de la retina més gruixuts i la coroide i neuroretina més primes que els murins. Es constata també que, les espècies amb la mida ocular més petita són les que mostren un gruix de l'esclera més ajustat a la recta de regressió,

Taula 8. Resultats de l'anàlisi de covariància (ANCOVA) dels gruixos de les diferents capes oculars i de les comparacions individuals entre parells de mostres (Scheffé) entre les espècies de rosegadors estudiades. ZA, zona anterior; ZE, zona equatorial; ZP, zona posterior; VM, valor mitjà del gruix de cada capa calculat a partir de totes les dades, independentment de la zona; GEs, gruix de l'esclera; GCd, gruix de la coroides; GER, gruix de l'epiteli pigmentat de la retina; GNR, gruix de la neuroretina; Gtotal, gruix total.

ZA		Comparació interespecífica																
		ANCOVA			<i>Cg-At</i>	<i>Cg-Ma</i>	<i>At-Ma</i>	<i>Cg-As</i>	<i>Cg-Md</i>	<i>Cg-Ms</i>	<i>At-As</i>	<i>At-Md</i>	<i>At-Ms</i>	<i>Ma-As</i>	<i>Ma-Md</i>	<i>Ma-Ms</i>	<i>As-Md</i>	<i>As-Ms</i>
Variable	F	p																
GEs	5.678	**	*	---	*	---	---	---	---	**	**	---	---	---	---	---	---	---
GCd	2.404	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	*	*	---	---	---	---
GER	13.755	***	---	---	---	---	*	**	**	**	***	---	*	**	---	---	---	---
GNR	3.724	---	---	---	---	---	*	*	---	---	---	---	---	---	*	---	---	---
GTotal	3.040	---	---	---	---	---	*	*	---	---	---	---	---	---	*	---	---	---

ZE		Comparació interespecífica																
		ANCOVA			<i>Cg-At</i>	<i>Cg-Ma</i>	<i>At-Ma</i>	<i>Cg-As</i>	<i>Cg-Md</i>	<i>Cg-Ms</i>	<i>At-As</i>	<i>At-Md</i>	<i>At-Ms</i>	<i>Ma-As</i>	<i>Ma-Md</i>	<i>Ma-Ms</i>	<i>As-Md</i>	<i>As-Ms</i>
Variable	F	p																
GEs	3.608	---	---	---	*	---	---	---	---	*	**	---	---	---	---	---	---	---
GCd	1.572	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
GER	4.015	*	---	---	---	---	---	**	---	---	---	---	---	*	---	---	---	---
GNR	7.632	**	---	---	*	---	---	---	---	**	*	---	**	---	---	---	---	---
GTotal	3.852	*	---	---	---	---	---	---	---	*	---	---	*	---	---	---	---	---

*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$. Valors de p corregits mitjançant l'ajust de Bonferroni.

Taula 8 (continuació).

ZP		Comparació interespecífica															
		ANCOVA															
Variable	F	p	<i>Cg-At</i>	<i>Cg-Ma</i>	<i>At-Ma</i>	<i>Cg-As</i>	<i>Cg-Md</i>	<i>Cg-Ms</i>	<i>At-As</i>	<i>At-Md</i>	<i>At-Ms</i>	<i>Ma-As</i>	<i>Ma-Md</i>	<i>Ma-Ms</i>	<i>As-Md</i>	<i>As-Ms</i>	<i>Md-Ms</i>
GEs	10.316	**	**	---	*	---	---	---	**	**	**	---	---	---	---	---	---
GCd	10.615	**	**	---	**	**	***	*	---	---	**	*	**	---	---	*	**
GER	6.507	**	---	---	---	*	*	*	---	---	---	*	**	**	---	---	---
GNR	17.647	***	**	---	**	*	*	**	**	***	***	*	---	*	---	---	---
GTotal	11.174	**	---	---	---	---	**	**	*	**	**	---	---	*	---	---	---

VM		Comparació interespecífica															
		ANCOVA															
Variable	F	p	<i>Cg-At</i>	<i>Cg-Ma</i>	<i>At-Ma</i>	<i>Cg-As</i>	<i>Cg-Md</i>	<i>Cg-Ms</i>	<i>At-As</i>	<i>At-Md</i>	<i>At-Ms</i>	<i>Ma-As</i>	<i>Ma-Md</i>	<i>Ma-Ms</i>	<i>As-Md</i>	<i>As-Ms</i>	<i>Md-Ms</i>
GEs	7.833	**	**	---	**	---	---	---	*	**	***	---	---	---	---	---	---
GCd	4.316	*	*	---	*	*	*	---	---	---	---	*	**	---	---	---	---
GER	11.320	***	---	---	---	*	*	**	*	*	**	*	**	***	---	---	---
GNR	8.972	**	---	---	---	*	*	*	*	*	**	*	*	*	---	---	---
GTotal	5.072	*	---	---	---	*	*	*	---	*	---	*	*	*	---	---	---

*, p < 0.05; **, p < 0.01; ***, p < 0.001. Valors de p corregits mitjançant l'ajust de Bonferroni.

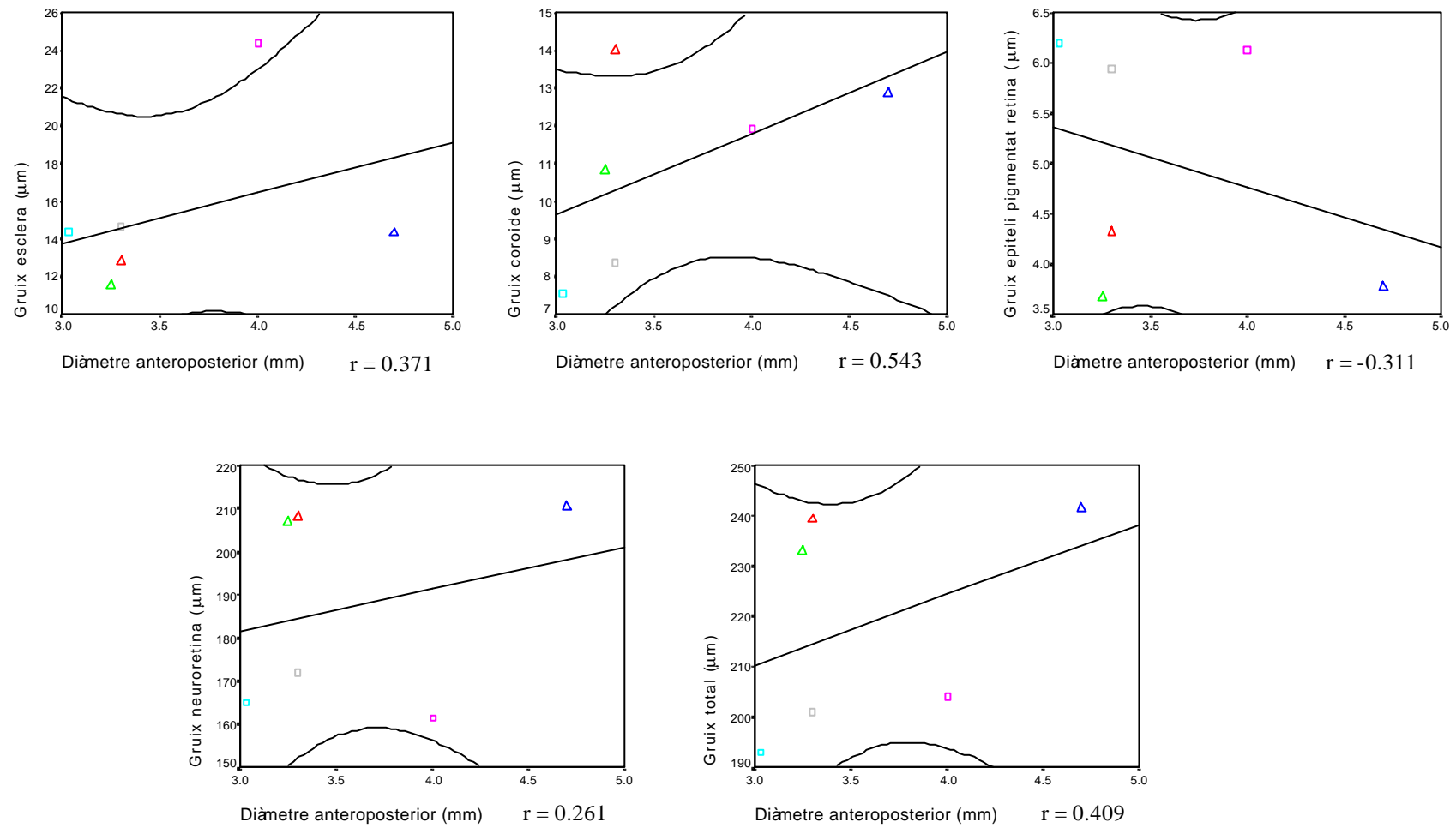


Figura 6. Relació entre els valors mitjans del gruix de les diferents capes oculars i del diàmetre anteroposterior mitjà de l'ull a totes les espècies de rosegadors estudiades. \square , *C. glareolus*; \square , *A. terrestris*; \square , *M. arvalis*; \triangle , *A. sylvaticus*; \triangle , *M. domesticus*; \triangle , *M. spretus*.

mentre que per la coroide *A. terrestris*, pels arvicolins, i *A. sylvaticus* i *M. spretus*, pels murins, són les espècies amb els valors més propers a la recta. La túnica interna tampoc ha mostrat relació amb la mida ocular, estant els valors mitjans de totes les espècies molt allunyats de la recta de regressió. Fins i tot, la correlació entre el gruix de l'epiteli pigmentat i la mida ocular ha resultat ser negativa. Els arvicolins tenen l'epiteli molt gruixut i la neuroretina molt més prima del que els hi pertocaria per la mida de l'ull, mentre que en els murins succeeix a la inversa. Pel que fa referència al gruix total de la paret externa de l'ull, la dels arvicolins és més prima del que cabria esperar per la mida de l'ull, al contrari que els murins (figura 6).

Amb l'anàlisi canònica realitzada amb els valors obtinguts dels quocients entre els gruixos mitjans de les túniques oculars i el diàmetre anteroposterior mitjà de les espècies de rosegadors estudiades, s'ha obtingut cinc funcions discriminants (contrast de les funcions 1 a 5: Lambda de Wilks = 0.042; $\div^2 = 150.496$; g.l. = 25; $p < 0.001$). Aquestes funcions han classificat correctament el 72.2% dels casos agrupats originals (encara que els errors s'han produït sempre entre membres de la mateixa subfamília). A la Figura 7-A es representa les puntuacions discriminants per les dues primeres funcions canòniques, que acumulen el 65.5 i el 30.7%, respectivament, i que estan positivament correlacionades amb el gruix de l'esclera, separant clarament les dues subfamílies de rosegadors considerades.

Per tal de discriminar també entre el membres de les dues subfamílies, s'ha repetit l'anàlisi canònica obtenint-se, en els dos casos, dues funcions discriminants. En el cas dels arvicolins, les dues funcions, correlacionades positivament amb el gruix de l'epiteli pigmentat de la retina i de la còrnia respectivament, només classifiquen correctament el 66.7% (contrast de les funcions 1 a 2: Lambda de Wilks = 0.302; $\div^2 = 26.352$; g.l. = 10; $p > 0.05$). En el cas dels murins, les dues funcions relacionades positivament amb el gruix de l'epiteli pigmentat de la retina, classifiquen el 81.5% dels casos agrupats originalment (contrast de les funcions 1 a 2: Lambda de Wilks = 0.183; $\div^2 = 37.389$; g.l. = 10; $p < 0.001$). La representació de les puntuacions discriminants sobre els dos eixos canònics per a cada subfamília poden veure's a la Figura 7-B i 7-C.

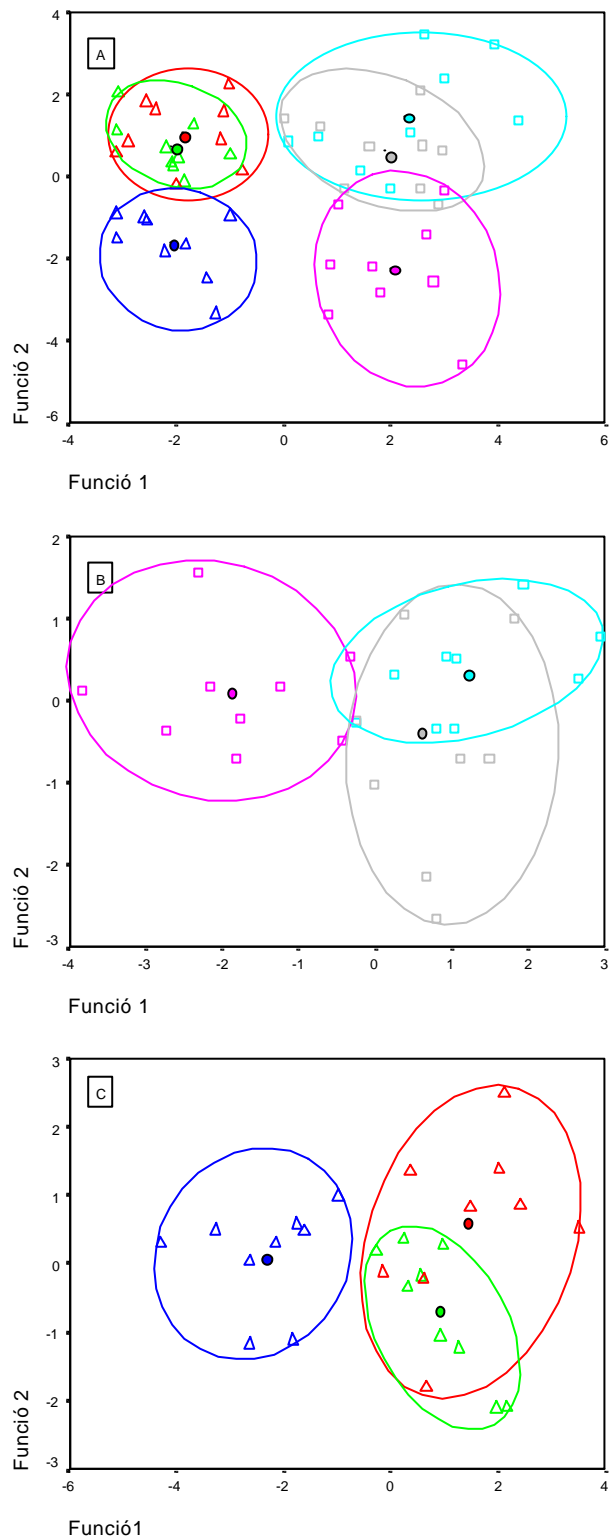


Figura 7. A: Representació gràfica de les puntuacions discriminants sobre els dos primers eixos canònics pels gruixos mitjans de les túniques oculars dels rosegadors analitzats. **B:** El mateix pels arvicolins. **C:** El mateix pels murins. □, *C. glareolus*; □, *A. terrestris*; □, *M. arvalis*; △, *A. sylvaticus*; △, *M. domesticus*; △, *M. spretus*; o, centroide de cada espècie.

En el dendrograma obtingut mitjançant una anàlisi jeràrquica de conglomerats, realitzada a partir de la mitjana aritmètica de les variables analitzades (Fig. 8), apareixen dos clusters que coincideixen amb l'agrupació per subfamílies de les espècies de rosegadors considerades. Mentre que en el cas dels murins, *A. sylvaticus* queda separat de les dues espècies de *Mus*, en els arvicolins és *A. terrestris* el que queda segregat de *C. glareolus* i de *M. arvalis*

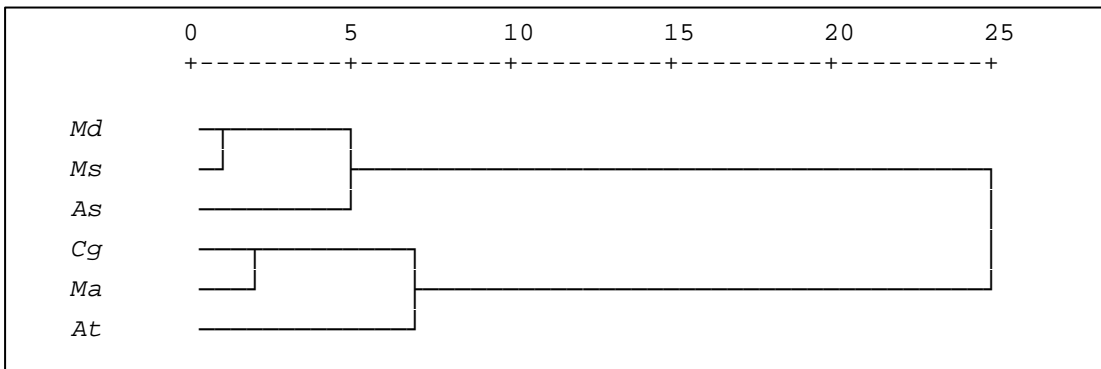


Figura 8. Dendrograma obtingut en realitzar l'anàlisi jeràrquic de conglomerats a partir de la mitjana aritmètica dels gruixos de les túniques oculars de cada espècie de rosegadors analitzada.

4. DISCUSSIÓ

En aquest apartat s'ha mesurat els gruixos de les túniques del globus ocular de diverses espècies d'insectívors i rosegadors. Les diferències que han sorgit entre els resultats propis i els aportats per altres autors s'han d'atribuir preferentment a la metodologia emprada en cada cas. La deshidratació, inclusió i tinció de les mostres, així com els productes utilitzats, afecten a les dimensions dels teixits tractats, (veure apartat Materials i Mètodes Capítol 2). Fins i tot, el processos de tallar, aplanar i muntar les seccions sobre els portaobjectes poden produir alteracions biomètriques. Segons (Buttery *et al.*, 1991), la fixació amb Bouin seguida d'una inclusió en parafina, redueix a la meitat les dimensions d'un teixit respecte a un altre processat mitjançant la tècnica de la congelació, i la deshidratació i inclusió amb reï na glicol

metacrilat fins a un 25% respecte a un teixit no tractat. A més, com es desprèn dels treballs de Hayashi *et al.* (2002) en animals d'experimentació, les dades també varien en funció de la soca utilitzada. Un altre factor que s'ha de tenir en compte a l'hora de mesurar el gruix de les túniques oculars és que aquest varia segons la zona a on es realitzen les mesures. Per això, moltes vegades, les dades aportades pels diferents autors no són del tot comparables. No obstant, com que els ulls analitzats en aquest apartat han estat tractats seguint la mateixa metodologia, s'ha pogut assolir l'objectiu inicial de comparar els gruixos de les túniques oculars de les espècies d'insectívors i de rosegadors estudiades, per tal de relacionar les possibles diferències interespecífiques amb els patrons d'activitat temporals.

Insectívors

Anàlisi biomètrica del gruix de la còrnia

El gruix de la còrnia ha variat entre els 16.688 μm de *C. russula* i els 23.730 μm de *S. minutus*, gruixos sensiblement inferiors als 30 μm reportats per Branis (1981) pels insectívors centreeuropeus inclosos en el seu estudi. També són inferiors els gruixos de l'epiteli (entre 7.3 i 11.0 μm) i de l'estroma (7.56 i 13.28 μm) obtinguts en aquest treball respecte als indicats per Branis, (1981; 12 μm per l'epiteli i 17 μm per l'estroma). El gruix de l'endoteli és aproximadament d'1 μm en ambdós treballs. Tal i com s'ha comentat a l'inici d'aquesta discussió, les diferències observades entre els resultats aquí obtinguts i els de Branis (1981) cal atribuir-los a diferències entre els processos metodològics utilitzats.

En comparació amb còrnies d'altres mamífers (Merindano, 1994), i particularment amb la humana a on l'estroma corneal representa entre el 85% i el 90% del gruix total (Hogan *et al.*, 1971; Forrester *et al.*, 1996; Remington, 1998; Oyster, 1999), podria considerar-se que, en els insectívors, l'estroma és una capa prima, ja que tan sols representa entre el 44.4% i el 55.4% del gruix total, percentatge molt similar al de l'epiteli. Possiblement, degut a la importància de l'epiteli en la nutrició i regulació de l'equilibri hídric i, per tant, de la transparència corneal, aquesta capa ha de tenir un

nombre de cèl·lules suficient, i per tant un gruix mínim, per poder realitzar de forma efectiva les seves funcions metabòliques. Al mateix temps, el gruix de la còrnia ha de ser proporcional a les reduïdes dimensions oculars dels insectívors, el que impedeix que l'estroma sigui tan gruixut com a la resta de mamífers.

Segons Prince (1956), el gruix de la còrnia està directament relacionat amb la mida del globus ocular, amb la mida de l'animal i amb els seus costums. No obstant, Merindano (1994) indica que aquestes relacions es compleixen en alguns grups, però no en altres. En aquest sentit cal remarcar que els resultats obtinguts per les còrnies dels insectívors estudiats assenyalen que les espècies amb els ulls més petits, *T. europaea*, *S. minutus* i *S. coronatus*, són les que tenen còrnies més gruixudes, encara que la correlació no ha estat estadísticament significativa. Com que la potència de la còrnia és directament proporcional al seu gruix total i inversament proporcional al seu radi de curvatura, aquestes tres espècies tindran una còrnia més potent ja que, tal i com s'ha vist al Capítol 1, també són les que tenen un radi de curvatura corneal més petit. Per les espècies de *Sorex*, el poder diòptric de la còrnia contribuirà juntament amb el del cristal·lí a enfocar la imatge sobre la retina, situada a poca distància de la lent. A *T. europaea*, degut a la poca transparència del seu cristal·lí, la còrnia és pot considerar l'únic diòptric funcional i, potser per això, ha de ser el més potent possible, apareixent fins i tot el queratocon que, en reduir el seu radi de curvatura, encara farà augmentar més el seu poder diòptric.

Per comprovar la relació entre el gruix total de la còrnia i la mida corporal s'ha exclòs a *T. europaea*, degut a la seva microftàlmia extrema (veure Capítol 1); llavors, les espècies de mida corporal més gran, *N. fodiens* i *C. russula*, són les que tenen la còrnia més prima, no diferint estadísticament entre si, mentre que *C. russula* sí que difereix dels altres sorícids estudiats. També són *N. fodiens* i *C. russula* les que tenen el radi de curvatura corneal més gran (veure Capítol 1) i, per tant, no tindran una còrnia tan potent com *Sorex* ni com *T. europaea*. En el cas de *N. fodiens*, la menor potència de la còrnia pot estar relacionada amb la seva activitat semiaquàtica. No s'ha trobat una explicació clara sobre el significat d'una còrnia poc potent a *C.*

russula, encara que concorda amb les característiques oculars macroscòpiques d'aquesta espècie, pròpies d'ulls d'hàbits diürns (veure Capítol 1 i Discussió final).

Respecte a la tercera relació proposada per Prince (1956), les còrnies de les dues espècies de *Sorex*, amb una activitat cavadora limitada i d'hàbits tant diürns com nocturns, tenen el mateix gruix que la de *T. europaea*, un insectívor de costums totalment subterrànies. De la mateixa manera, *N. fodiens* i *C. russula*, malgrat a tenir gruixos cornials similars, tenen costums bastant diferents, semiaquàtiques i totalment terrestres respectivament. Així doncs, segons els resultats obtinguts en aquest estudi, l'activitat de l'animal, no sembla ser el condicionat principal que determina el gruix total de la còrnia dels insectívors considerats.

Anàlisi biomètrica del gruix del segment posterior de l'ull

En els sorícids, l'esclera constitueix una túnica prima, amb un gruix mitjà que oscil·la entre els 5.22 μm de *S. coronatus* i els 11.52 μm de *N. fodiens*. Aquests valors són, fins i tot, una quarta part inferiors als aportats per Branis (1981), diferència que pot ser també atribuïda al mètode utilitzat. Per a totes les espècies considerades i, també a diferència del que assenyala Branis (1981), el gruix de l'esclera augmenta lleugerament en sentit anteroposterior, assolint el gruix màxim a les zones properes al nervi òptic. La discrepància en aquest aspecte podria deure's a que, a la zona anterior de l'ull, l'esclera conflueix amb el còrion de la conjuntiva bulbar i sovint ambdues estructures són difícils de separar, mesurant-se a l'hora i obtenint-se uns valors més elevats. De la mateixa manera, el gruix de la zona posterior pot variar si es mesura just quan l'esclera entra en contacte amb el nervi o a uns micròmetres de separació. En aquest sentit cal remarcar que segons Walls (1963), l'esclera dels mamífers és més gruixuda al *fundus* o zona posterior del globus, afirmació que concorda amb els resultats obtinguts en el present treball. El gruix màxim de l'esclera no ha superat mai al gruix de la còrnia a la zona pupilar i, com ja s'ha comentat al Capítol 2, la transparència escleral en les espècies considerades podria atribuir-se al poc gruix que mostra aquesta capa.

Segons Walls (1963), una esclera gruixuda és aparentment necessària per mantenir la rigidesa ocular durant la contracció i relaxació dels músculs oculomotors. Ara bé, en els mamífers, els moviments voluntaris dels ulls només els realitzen els animals que tenen fòvea o una àrea central localitzada, estructura retiniana que no s'ha trobat en cap espècie estudiada (veure Capítol 2). Així, la poca mobilitat ocular podria ser la raó del poc gruix escleral dels insectívors, particularment a *Sorex* i a *C. russula*. El fet que *N. fodiens* tingui una esclera més gruixuda, encara que no mostri diferències significatives amb la resta d'espècies, pot interpretar-se com una adaptació per augmentar la resistència del globus ocular a la pressió de l'aigua durant la immersió, com succeeix en altres mamífers semiaquàtics o totalment aquàtics (Walls, 1963; West *et al.*, 1991). *Talpa europaea* és l'espècie que ha mostrat una esclera més gruixuda, possiblement per compensar que la coroide és extremadament prima.

En els sorícids, la coroide no és massa gruixuda, oscil·lant per terme mig entre els 12.17 μm de *S. minutus* i els 18.26 μm de *N. fodiens*. El gruix de la coroide, també augmenta en sentit anteroposterior. Aquestes dades només s'han pogut contrastar amb les aportades per Branis (1981), no mostrant tantes diferències com amb els gruixos de la còrnia i l'esclera. Com ja s'ha indicat, la coroide de *T. europaea* ha estat significativament més prima que la de la resta d'insectívors, amb un gruix mitjà de tant sols 2.98 μm . Aquest fet es deu a l'extremada simplificació histològica que mostra la coroide del talp (veure Capítol 2). En canvi, l'epiteli pigmentat de la retina d'aquesta mateixa espècie ha estat significativament molt gruixut, d'uns 16.55 μm per terme mig, coincidint amb els 15-16 μm indicats per Rochon-Duvigneaud (1943). Per aquest mateix autor, mentre que la coroide del talp és extremadament reduïda, l'epiteli pigmentat de la retina ocupa un lloc relativament considerable en l'ull tan petit característic de l'espècie. Possiblement, el fet que l'epiteli pigmentat de la retina sigui una de les primeres estructures oculars en diferenciar-se i pigmentar-se (Míšek, 1988) fa que no es vegi afectada per l'aturada que afecta al desenvolupament del globus ocular del talp en fases posteriors, mantenint el gruix propi de les primeres fases del desenvolupament embrionari.

A la resta d'insectívors, el gruix de l'epiteli pigmentat de la retina ha oscil·lat entre els 3.23 μm de *S. minutus* i els 5.23 μm de *C. russula*, essent pràcticament constant en les tres zones analitzades. Verrier (1935) indica un gruix de 10 μm per la retina de *C. (mimula) suaveolens*, mentre que Branis (1981), pels sorícids centreuropeus, assenyala un gruix mitjà pràcticament constant al llarg de tot el segment posterior de l'ull, d'aproximadament uns 6 μm . Les diferències entre els resultats poden ser atribuïdes als diferents mètodes emprats.

Pel que fa a la neuroretina cal destacar que, per a totes les espècies considerades, ha estat la túnica que ha mostrat més diferències significatives entre el gruix de la zona anterior, molt més prima, i les altres dues zones. Aquest fet es deu a que durant el desenvolupament embrionari, la diferenciació de la retina progressa des de la zona posterior del globus ocular cap a la zona anterior (Branis, 1981; Míšek, 1988; Sprando *et al.*, 1989). Així, la zona posterior està sempre més diferenciada i és molt més gruixuda que l'anterior, mentre que l'equatorial assoleix característiques intermèdies. A més, per la zona anterior, la neuroretina es continua amb l'epiteli monoestratificat no pigmentat del cos ciliar. Per això, el gruix anirà disminuint a mesura que la zona de mesura s'apropa a l'ora serrada. La neuroretina de *T. europaea* ha estat la més prima, amb un gruix de 33.61 μm a la zona anterior i de 129.44 μm a la posterior, bastant inferior als 140-150 μm reportats per Rochon-Duvigneaud (1943). Malgrat aquestes reduïdes dimensions, Rochon-Duvigneaud (1943) considera que la retina del talp és relativament gruixuda tenint en compte el poc volum del globus ocular, ocupant una quarta part de la distància compresa entre el pol posterior de l'ull i el cristal·lí.

El mateix passa en els sorícids estudiats, on la retina és també relativament molt gruixuda per les reduïdes dimensions oculars (veure Fig. 5 del Capítol 1). Les neuroretines de *C. russula* i *N. fodiens* són les que han mostrat els gruixos mínims i màxims respectivament, oscil·lant entre els 81.97 μm i 126.39 μm de la zona anterior i els 110.19 μm i els 154.23 μm de la zona posterior. Les dades aportades per altres autors són més o menys semblants. Així, Schwartz (1935) indica un gruix de 112 a 120 μm per *C. leucodon* i de 72 a 80 μm per *C. aranea*; Verrier (1935) de 200

μm per *C. suaveolens*; Sharma (1957) de 160 μm per la neuroretina de *Suncus murinus*; Branis (1981) i Branis & Burda (1994) de 71.2 a 87 μm a la zona anterior i de 119.4 a 145.3 a la zona posterior, per insectívors centreuropeus que inclouen diverses espècies del gènere *Sorex*, *Crocidura* i *Neomys*. Segons Walls (1963), el gruix de la neuroretina depèn del nombre de cèl·lules nervioses que formen les diferents capes, així com el nombre de relacions que s'estableixen entre elles que, alhora, estan condicionats al tipus d'hàbits de cada animal tal i com es veurà al Capítol 5.

L'anàlisi jeràrquica de conglomerats realitzada a partir dels valors absoluts dels gruixos oculars no ha mostrat relació amb la posició taxonòmica de les espècies considerades, situant a *C. russula* més a prop de *Sorex* que no pas *N. fodiens*. Possiblement, que l'ull més gran de *N. fodiens* tingui també alguna de les capes més gruixuda respon més a una adaptació a la seva activitat semiaquàtica que no pas a un increment al·lomètric de les túniques i del diàmetre ocular. Aquest fet vindria corroborat pels resultats obtinguts en aquest mateix capítol respecte a l'absència de correlació significativa entre els gruixos de les túniques oculars i la mida de l'ull dels insectívors. Tampoc s'ha trobat a la bibliografia cap referència que estableixi aquesta correlació.

Rosegadors

Anàlisi biomètrica del gruix de la còrnia

El gruix total de la còrnia dels rosegadors estudiats ha oscil·lat entre els 49.178 μm de *M. arvalis* i els 64.376 μm d'*A. sylvaticus*. En tots els casos, l'estroma és més gruixut que l'epiteli, especialment a *A. sylvaticus* a on representa el 66.48% del gruix total, lluny però dels 85%-90% de la còrnia humana (Hogan *et al.*, 1971; Forrester *et al.*, 1996; Remington, 1998; Oyster, 1999). No obstant, a *A. terrestris* i *M. arvalis*, que mostren l'epiteli més gruixut, ambdues capes presenten gruixos molt similars. Igual que en els insectívors, que l'estroma corneal dels rosegadors tingui un gruix relatiu inferior a d'altres mamífers d'ulls més grans podria ser degut al gruix mínim

que ha d'assolir l'epiteli per poder dur a terme les seves funcions metabòliques. Amb el gruix de l'epiteli establert i tenint en compte les dimensions reduïdes de l'ull és evident que l'estroma no podrà assolir gruixos gaire elevats ja que sinó el gruix total de la còrnia seria desproporcionat i, segurament, no podria realitzar correctament la seva funció òptica. La capa formada per la membrana de Descemet i l'endoteli ha estat la més prima, no superant en cap cas els 3 μm de gruix.

En general, s'ha trobat bastant disparitat respecte les dades aportades per altres autors, si bé s'ha de tenir en compte la diferent metodologia emprada. Així per l'ull de *Rattus*, Calmettes *et al.* (1956) donen un gruix de 25 μm per l'epiteli corneal mentre que Hughes (1977) indica un gruix corneal total de 260 μm i Chaudhuri *et al.* (1983) de 156 μm ; per Hayashi *et al.* (2002) el gruix de l'estroma és de 88 μm i el de la membrana de Descemet de 3.5 μm . En el cas de *Mus*, Ehlers (1970) assenyala un gruix de l'epiteli d'entre 20 i 30 μm , comparable al mesurat en aquest treball; Remtulla & Hallett (1985) un gruix total de 93 μm i Thiagarajah & Verkmanj (2002) de 123 μm ; Hayashi *et al.* (2002) de 50 a 100 μm per l'estroma i de 2.5 a 5.0 μm per la membrana de Descemet;. No s'ha trobat cap referència sobre els gruixos corneals d'*A. sylvaticus* ni de les tres espècies d'arvicolins considerades en aquest estudi.

Les tres relacions establertes per Prince (1956) entre el gruix de la còrnia i la mida del globus ocular, la mida de l'animal, i els seus costums, es compleixen si es tenen en compte les dues subfamílies estudiades per separat. Així, *A. terrestris* i *A. sylvaticus*, amb l'ull i la mida corporal més gran, són els que tenen la còrnia més gruixuda, mentre que *M. arvalis* i les dues espècies de *Mus*, de mida ocular i corporal més petita, tenen la còrnia més prima. Pel que fa als costums, les espècies d'hàbits més nocturns, que necessiten un sistema diòptric potent, els hi serà més favorable tenir una còrnia gruixuda, tal i com succeeix a *A. sylvaticus*. Contràriament, a les espècies d'hàbits més diürns no els hi cal tenir una còrnia tant potent i, per tant, pot ser més prima, com s'observa a *M. arvalis*. Les espècies d'hàbits més crepusculars (*M. domesticus* i *M. spretus*) o més arrítmics (*C. glareolus*) mostren gruixos corneals intermedis. És interessant comentar que l'epiteli corneal tan gruixut d'*A. terrestris* podria tractar-se tant d'una reminiscència del seu passat semiaquàtic com d'una

adaptació al nou tipus de vida subterrània. En el primer cas, Walls (1963) indica que el castor, un altre rosegador semiaquàtic, té una còrnia gruixuda com a protecció en front de l'impacte de l'ull sobre la superfície de l'aigua. En el segon, Burda *et al.* (1990) assenyalen l'engruiximent de la còrnia com una característica relacionada amb la regressió dels ulls dels animals subterranis. S'hauria de comparar el gruix de la còrnia obtingut en el present treball pels exemplars subterranis d'*A. terrestris* amb el dels exemplars semiaquàtics d'aquesta mateixa espècie (veure Capítol Material i mètodes). D'aquesta manera podria saber-se si el gruix de la còrnia es representatiu de l'espècie o respon als diferents tipus de vida a que s'han adaptat les dues formes d'aquesta mateixa espècie.

Cal assenyalar que mentre que en els rosegadors el gruix de la còrnia mostra una elevada correlació amb la mida de l'ull i de l'animal, particularment si es tenen en compte els exemplars d'una mateixa subfamília, en els insectívors aquesta relació és inversament proporcional. A més, si pels rosegadors hi ha una clara relació entre el gruix cornial i el patró d'activitat temporal de les espècies estudiades, aquesta relació no es compleix tant en els insectívors. Aquests resultats coincideix amb els aportats per Merindano (1994), en el sentit que les relacions establertes per Prince (1956) es compleixen en alguns grups, però no en altres. Faltarien més estudis que aclarissin el per què d'aquestes diferències .

Anàlisi biomètrica del gruix del segment posterior de l'ull

En general, el gruix de totes les túniques que formen el segment posterior del globus ocular és mínim a la zona anterior propera a l'ora serrata i més gruixuda a la zona posterior propera a la papil·la òptica. Les diferències interzonals han estat significatives per l'esclera, la coroides i la neuroretina, especialment entre la zona anterior i les altres dues zones. Només a l'epiteli pigmentat de la retina, el gruix és pràcticament constant en tot el segment posterior. El possible significat d'aquestes diferències és el mateix que el comentat pels insectívors.

Quan es comparen els gruixos de totes les túniques del segment posterior de l'ull s'observa que, excepte per la coroides, no s'ha produït encavalcament entre els valors mitjans dels arvicolins i els dels murins. Així, mentre que esclera dels arvicolins oscil·la entre 14.41 i 24.83 μm , la dels murins és lleugerament més prima, variant entre 11.54 i 14.37 μm . De fet, el gruix d'aquesta túnica ha estat la que més ha discriminat en l'anàlisi canònica entre les dues subfamílies de rosegadors considerades. En tots els casos, l'esclera ha estat més prima que la zona central de la còrnia, el que reforçaria la idea que la transparència escleral dels rosegadors es produeix com a conseqüència del poc gruix d'aquesta capa (veure Capítol 2). A més, tal i com s'ha comentat pels insectívors, que l'esclera sigui prima podria indicar una mobilitat ocular reduïda, ja que en cas contrari el globus ocular no podria suportar la força de contracció dels músculs oculomotors (Walls, 1963). No obstant, la presència d'un cristal·lí voluminos i esfèric i l'absència de fòvea a la retina (veure Capítol 1), vindrien a contrarestar la manca dels moviments voluntaris dels globus ocular. L'esclera significativament més gruixuda d'*A. terrestris* es podria interpretar, com en el cas de la còrnia, tant com una resta del seu passat semiaquàtic o com una adaptació a la vida subterrània actual. Walls, (1963) i West *et al.* (1991) indiquen que una esclera gruixuda augmenta la resistència del globus ocular a la pressió de l'aigua, com ja s'ha comentat per *N. fodiens*. Al mateix temps, tot i que no s'ha trobat cap referència bibliogràfica que indiqui la relació entre una esclera gruixuda i l'activitat cavadora de l'espècie, el fet que l'esclera de *T. europaea* sigui extremadament gruixuda podria confirmar aquesta relació. Així doncs, haurien de fer-se nous estudis comparatius entre la forma terrestre i la semiaquàtica d'aquesta espècie, per confirmar el significat del gruix elevat de l'esclera dels exemplars analitzats en aquest treball.

En el cas de la coroides s'ha observat un lleuger encavalcament entre els gruixos mínims i màxims obtinguts pels arvicolins, entre 7.56 i 11.91 μm , i pels murins, entre 10.82 i 14.00 μm . Els rosegadors més nocturns o crepusculars com *A. sylvaticus* i les dues espècies del gènere *Mus*, tenen una coroides més gruixuda que no pas la dels diürns i arrítmics, com *M. arvalis* i *C. glareolus*. *Arvicola terrestris*, de passat semiaquàtic, però d'hàbits actuals subterranis, mostra una coroides

significativament més gruixuda que la resta d'arvicolins, el que es podria interpretar com una adaptació a intensitat lluminoses més baixes. La relació entre el gruix de la coroide i els hàbits temporals vindria corroborada amb el fet que els esquirois i les marmotes, rosegadors totalment diürns, tenen la coroide extremadament prima (Walls, 1963). El significat d'aquesta relació és encara desconegut però possiblement té a veure amb els requeriments metabòlics de l'epiteli pigmentat i dels fotoreceptors de les retines d'aquestes espècies.

S'ha trobat poques referències bibliogràfiques referides al gruix de les túniques oculars, que incloquin les espècies de rosegadors considerades en el present treball. Tan sols alguns estudis relacionats amb les característiques òptiques dels ulls de *Rattus* indiquen un gruix conjunt de l'esclera i de la coroide de 138 μm (Hughes, 1977) i de 140 μm (Hughes, 1979), molt més elevat que en qualsevol de les espècies considerades, encara que l'ull i la mida corporal de *Rattus* també són superiors.

L'epiteli pigmentat de la retina dels arvicolins és significativament més gruixut que el dels murins, entre 5.95 i 6.19 μm i entre 3.67 i 4.33 μm respectivament. Aquestes diferències de gruix venen a sumar-se a les diferències ultraestructurals descrites al Capítol 2 respecte al grau de pigmentació de cada subfamília. En general, l'epiteli pigmentat de la retina dels arvicolins, més gruixut i pigmentat que el dels murins, mostra característiques semblants a altres rosegadors més diürns, com la major part d'esquirois, mentre que el dels murins s'ajusta més als patrons descrits pels rosegadors nocturns (Cohen, 1960; West & Dowling, 1975; Feldman & Phillips, 1984; Kronfeld-Schor *et al.*, 2001).

A diferència de l'epiteli pigmentat, el gruix de la neuroretina dels arvicolins és significativament menor que el dels murins, amb uns valors mitjans que van des de 161.60 a 172.08 μm en els primers i des de 207.02 a 210.57 μm en els segons. Per aquest motiu, les diferències interespecífiques han estat significatives en comparar espècies de les diferents subfamílies. Com en totes les túniques, el gruix de la neuroretina no depèn del diàmetre del globus ocular (com indiquen Glickstein & Millodot, 1970) sinó del nombre de cèl·lules retinianes i de les relacions que

s'estableixen entre elles (Walls, 1963; Thompson, 1991). Per això, les diferències interespecífiques poden atribuir-se al ritme d'activitat diari característic de cadascuna de les espècies de les dues subfamílies. Així, el murins, generalment més nocturns que els arvicolins, tenen una retina significativament més gruixuda degut principalment a que tenen un major nombre de bastonets llargs i prims (veure Capítol 5), el que provoca que les capes més externes de la neuroretina tinguin un gruix superior a les dels arvicolins (veure Capítol 5). Autors com Zhang & Liu (1994) en un estudi sobre els ulls de set espècies de rosegadors xinesos han descrit també que les retines dels rosegadors nocturns són particularment gruixudes.

Els gruixos de la neuroretina de murins aportats a la bibliografia han variat en funció de l'autor i de la metodologia emprada. Així, per *Rattus*, Hughes (1977 i 1979) indica un gruix de 170 μm ; Chase (1982) d'aproximadament 190 μm ; Chaudhuri *et al.* (1983) de 217 μm ; Buttery *et al.* (1991) de 220 μm ; i Mayhew & Astle (1997) de 198 μm . Per *Mus*, Chase (1982) assenyala un gruix aproximat de 180 μm ; Remtulla & Hallet (1985) de 237 μm i Buttery *et al.* (1991) de 130 a 237 μm . No s'ha trobat cap referència respecte al gruix de la neuroretina d'arvicolins.

Les anàlisis jeràrquiques de conglomerats han demostrat una clara relació taxonòmica quan es tenen en compte els valors absoluts dels gruixos de les túniques oculars dels arvicolins i els murins. Això es degut a que les espècies de cada subfamília mostren uns gruixos molt similars entre sí, independentment de la mida ocular, i clarament diferents als dels membres de l'altre subfamília.

Del present estudi es desprèn que les diferències morfomètriques interespecífiques relacionades amb el gruix de les túniques del globus ocular dels insectívors i rosegadors venen determinats, primerament, per un clar component genètic, ja que les màximes diferències apareixen entre espècies de subfamílies distintes. No obstant, tot i que les espècies que pertanyen a una mateixa subfamília mostren trets morfomètrics similars, presenten també certes diferències, més o menys acusades, en funció de la similitud entre els hàbits i hàbitats que els hi són propis. Aquest fet demostra que les característiques biomètriques de les túniques oculars també són, en

general, un bon indicador dels patrons d'activitat temporal i del medi on viuen cadascuna d'elles. Segurament aquests dos condicionants en l'ecologia de la visió han estat importants en l'evolució del sistema visual tant dels insectívors com dels rosegadors.

