

Estudi comparat de les característiques biomètriques de la neuroretiniana d'algunes espècies d'insectívors i rosegadors

1. INTRODUCCIÓ

La retina dels vertebrats és una extensió del cervell, una hemiesfera de teixit neural dirigida cap a l'exterior, sobre la que es projecta una imatge de l'entorn particular de cada espècie (Collin, 1999). En aquest teixit neural, l'energia lluminosa transmesa de l'exterior per formar una "imatge òptica" es transforma en energia elèctrica en els fotoreceptors formant una "imatge neural". Mitjançant les interneurons (bipolars, horitzontals i amacrines), aquestes senyals elèctriques arriben als àxons de les cèl·lules ganglionars que duren la informació al sistema nerviós central via fascicle òptic. D'aquesta manera, cada punt de la imatge òptica coincideix amb un punt de la retina neural que, alhora, es correspon amb un altre punt en els centres visuals de l'encèfal. Les neurones retinianes que intervenen en aquest procés es distribueixen en deu capes o estrats descrits ja per Ramón y Cajal (1893). Malgrat que cadascuna d'aquestes capes respon a un patró bàsic i idèntic en tots els vertebrats, poden aparèixer variacions entre retines de diferents espècies que afecten principalment al gruix, densitat i a la distribució cel·lular (Locket, 1999). Algunes d'aquestes modificacions de la neuroretina estan realment correlacionades amb les condicions ambientals (Ramón y Cajal, 1893; Walls, 1963; Ali, 1981; Feldman & Phillips, 1984; Ali & Klyne, 1985a i b; Sigmund, 1985; Locket, 1999; Kronfeld-Schor *et al.*, 2001, entre d'altres). De fet, com van indicar Ali & Klyne (1985b), no hi ha cap altra estructura ocular que estigui tan relacionada amb la manera de viure d'un animal com la retina, de tal manera que es pot predir amb una seguretat raonable els hàbits i hàbitats d'un l'animal a partir de l'observació microscòpica de la seva retina.

En aquest capítol s'efectua una anàlisi morfomètrica de la retina d'algunes espècies d'insectívors i rosegadors per tal de determinar els possibles factors filogenètics i/o evolutius implicats en les relacions interespecífiques.

2. MATERIAL I MÈTODES

Com en el capítol 4, per realitzar l'estudi morfomètric de la neuroretina s'ha examinat els ulls tant d'insectívors com de rosegadors. De les cinc espècies d'insectívors, dues estan molt emparentades taxonòmicament i mostren característiques ecològiques similars (*S. minutus* i *S. coronatus*), mentre que les altres tres (*N. fodiens*, *C. russula* i *T. europaea*) són més diferents entre si, tant filogenèticament com eco i etològicament. Per altra banda, de les sis espècies de rosegadors considerades, els tres arvicolins (*A. terrestris*, *C. glareolus*, i *M. arvalis*) són bastant diferents des del punt de vista ecològic, mentre que els tres murins (*A. sylvaticus*, *M. domesticus* i *M. spretus*) presenten més similituds en aquest mateix sentit. Seguint els procediments descrits a l'apartat de Material i mètodes del Capítol 2, s'ha obtingut les preparacions histològiques sobre les que s'ha realitzat les diferents mesures.

Anàlisi biomètrica del gruix de les capes de la neuroretina

La metodologia seguida per mesurar el gruix de les capes de la neuroretina ha anat variant durant el temps de realització d'aquest estudi, tot i aprofitant l'adquisició de nous aparells, de nous programes informàtics, i de diverses publicacions relacionades amb el tema. Així, en una primera fase, s'ha pres les mesures amb l'ajut d'un reticle calibrat, tipus 10/100 (10 mm en 100 divisions), situat a l'ocular de 10X del microscopi òptic. La capacitat rotatòria del reticle ha permès que la mesura sigui en tot moment perpendicular a la túnica o capa a mesurar. Cada dada s'ha introduït individualment a l'ordinador pel seu tractament estadístic. En una segona fase, s'ha fet fotomicrografies 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 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)". Com que els oculars fotogràfics no aporten els mateixos augments que l'ocular microscòpic, s'ha realitzat tots els ajustos necessaris perquè les dades obtingudes fossin equiparables seguint un mètode o un altre.

Sempre que ha estat possible, s'ha triat 10 ulls de 10 individus diferents de cada espècie estudiada. De cada ull, s'ha analitzat 10 talls sagitals, aconseguits amb el criostat (de 8 a 10 μm), que comprenen la longitud total de la retina, des de l'ora serrata superior fins al disc òptic i d'aquest a l'ora serrata inferior. S'ha analitzat indistintament ulls drets i esquerres, tant de mascles com de femelles. Atès que està comprovat que amb l'edat disminueix el nombre de cèl·lules retinianes i, per tant, també el gruix de les diferents capes, s'ha seguit els criteris de Lai *et al.* (1978 i 1979), DiLoreto *et al.* (1994), Weisse (1995) i Shoji *et al.* (1998) per descartar aquells individus que presenten signes evidents d'envelliment retinià.

A l'hora de mesurar el gruix de la retina, autors com Branis (1981) i Weisse (1995) trien tres zones: perifèrica, a les proximitats de l'ora serrata; central, als voltants del disc o papil·la òptica; migperifèrica o equatorial, a la zona intermèdia entre les dues zones anteriors. Shoji *et al.* (1998) mesura el gruix en una regió entre 150 i 300 μm de l'ora serrata (zona perifèria) i en una regió similar al voltant del nervi òptic (retina central). En el present estudi s'ha considerat, però, que aquestes localitzacions no són prou concretes, sobretot si es volen comparar els resultats obtinguts per a totes les espècies estudiades. Per aquest motiu, s'ha seguit la metodologia emprada per DiLoreto *et al.* (1994), en retines de rates de laboratori, que fixa 6 zones d'estudi: dues zones perifèriques, superior i inferior, a 280 μm de l'ora serrata, dues zones centrals a 420 μm als dos costats de la papil·la òptica i dues zones equatorials, al punt mig dels dos segments retinians corresponents (superior i inferior). Com que els ulls de rata són molt més grossos que la majoria d'ulls utilitzats en aquests treballs, s'ha hagut d'adequar les zones d'estudi per a ulls més petits. En aquest sentit, s'ha calculat que les distàncies utilitzades per DiLoreto *et al.* (1994), es a dir 280 i 420 μm , representen aproximadament el 6% i el 9%, respectivament, de la longitud total del segment retinià més llarg de la retina de *Rattus*. Per tant, per a cadascuna de les seccions de cada ull estudiat, s'ha mesurat la longitud dels dos segments de la retina, el superior i l'inferior, a nivell de la capa de fotoreceptors, utilitzant l'ocular micromètric i l'objectiu de 10X. Posteriorment, s'ha calculat el 6% del segment més llarg per situar les zones perifèriques, anomenades 1 i 6, i el 9% per situar les zones

centrals, anomenades 3 i 4. A la zona intermèdia de cada segment retinià, s'ha situat les zones equatorials, 2 i 5. A la Figura 1 s'indica la localització d'aquestes zones d'estudi.

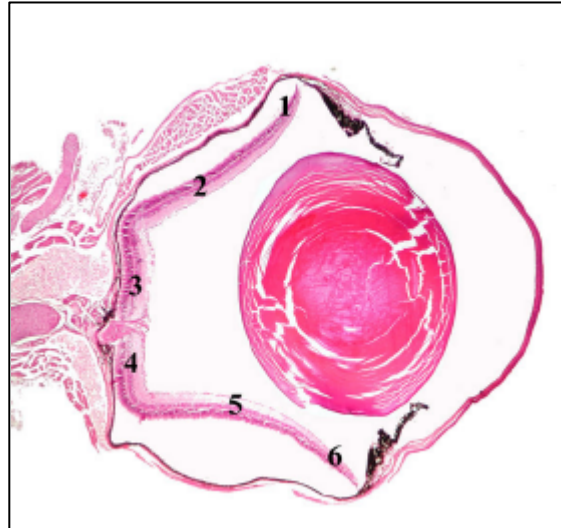


Figura 1.- Localització de les diferents zones d'estudi a la retina de *Microtus arvalis*. Veure explicació de codis al text.

Amb aquesta localització tan concreta s'assegura que les diferents mesures realitzades en cada retina siguin comparables, ja que totes s'han fet en el mateix punt. A més, abans de mesurar el gruix, s'ha comprovat que tant les zones perifèriques com les centrals queden prou allunyades de l'ora serrata i de la papil·la òptica, respectivament, per tal que les mesures efectuades no es vegin afectades pels canvis morfològic que s'esdevenen en aquestes zones.

Un cop localitzades les 6 zones d'estudi, i utilitzant l'objectiu de 40X, s'ha mesurat el gruix de cadascuna de les capes que formen la part neuronal de la retina, es a dir, capa de fotoreceptors (Fot); capa nuclear externa (Next); capa plexiforme externa (Pext); capa nuclear interna (Nint); capa plexiforme interna (Pint); capa de les cèl·lules ganglionars (Gang); capa de les fibres del nervi òptic (Nopt). No s'ha tingut en compte les dues membranes limitants, l'externa ni l'interna, degut a que són extremadament primes per a la microscòpia òptica (Figura 2).

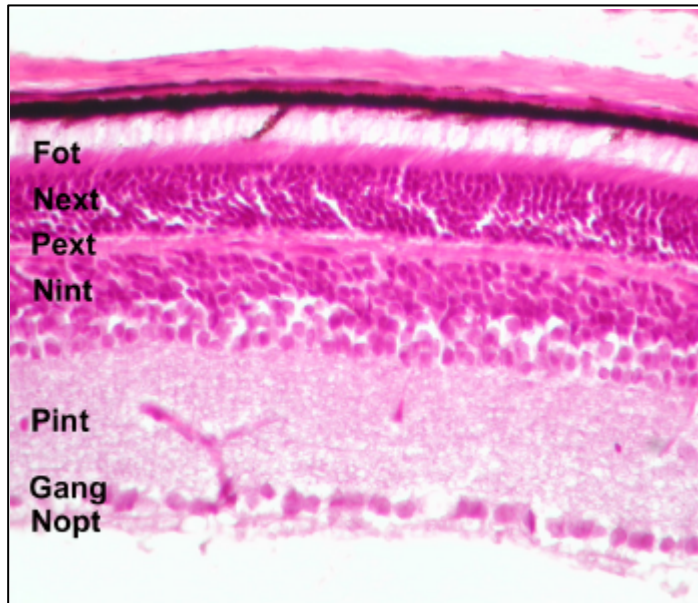


Figura 2.- Capes de la retina de *M. arvalis* en les que s’ha mesurat el gruix: capa de fotoreceptors (Fot); capa nuclear externa (Next); capa plexiforme externa (Pext); capa nuclear interna (Nint); capa plexiforme interna (Pint); capa de les cèl lules ganglionars (Gang); capa de les fibres del nervi òptic (Nopt).

La disposició en capes de la retina no permet aplicar els procediments estadístics habituals ja que respon a un clar exemple de dades composicionals (veure entre d’altres, Aitchison, 1986; Billheimer *et al.*, 2001; Pawlowski & Egozcue, 2001 i 2002; Egozcue *et al.*, 2003). Una dada composicional és un vector “X” format per “D” components estrictament positius, la suma dels quals és igual a una constant “k”. La constant és 1, si les mesures es prenen en parts per unitat, o 100 si es fan en percentatges. L’espai mostral d’una dada composicional, anomenat simplex, està definit per:

$$S^D = \{ (X_1, X_2, \dots, X_D) : X_i > 0; \sum_{i=1}^D X_i = k \}$$

La suma constant dels components del vector provoca que l'augment d'un dels components ocasioni la disminució en, com a mínim, un dels altres components. Una de les dificultats més rellevants que apareixen en aquests casos és la impossibilitat d'interpretar correctament les covariàncies i els coeficients de correlació, ja que existeix una falsa correlació entre els components del vector que poden conduir a interpretacions errònies (Pearson, 1897, citat per Mateu-Figueras *et al.*, 2003).

Per evitar aquests errors d'interpretació, Aitchison (1982 i 1986) va proposar treballar amb la magnitud relativa de les parts, i no amb les absolutes, de tal manera que qualsevol funció aplicada sobre dades composicionals ha de poder expressar-se en termes de quocients entre les seves parts o components. La metodologia d'Aitchison es basa en la transformació de les dades composicionals a l'espai real multivariant, prenent els logaritmes dels quocients entre les parts d'una dada composicional, el que permet que, posteriorment, es pugui aplicar qualsevol tècnica estadística clàssica (Aitchison, 1986; Egozcue *et al.*, 2003; Mateu-Figueras *et al.*, 2003). Les transformacions clàssiques del tipus logquocient additiva (alr) i logquocient centrada (clr) mostren alguns inconvenients i limitacions que han portat a un nou tipus de transformació de les dades composicionals anomenada logquocient isomètrica (ilr), desenvolupada per Egozcue *et al.* (2003). En concret, s'ha utilitzat una transformació associada a particions de les diverses capes de la retina. Així, a partir del vector determinat pel gruix de la retina, format per set components positius la suma dels quals dona 100 (els gruixos de les set capes de la retina, expressats en valors percentuals en funció del gruix total de la retina), s'ha obtingut sis noves variables en les que els diferents components (o capes) estan relacionats entre si, de manera que:

$$X_1 = \ln \frac{\%Fot \cdot \%Next \cdot \%Pext \cdot \%Nint \cdot \%Pint \cdot \%Gang}{\%Nopt}$$

$$X_2 = \ln \frac{\%Fot \cdot \%Next \cdot \%Pext}{\%Nint \cdot \%Pint \cdot \%Gang}$$

$$X_3 = \ln \frac{\%Gang}{\%Nint \cdot \%Pint}$$

$$X_4 = \ln \frac{\%Fot}{\%Next \cdot \%Pext}$$

$$X_5 = \ln \frac{\%Nint}{\%Pint}$$

$$X_6 = \ln \frac{\%Next}{\%Pext}$$

Per l'obtenció de les variables transformades s'ha considerat tant criteris anatòmics (agrupant les capes inicials segons la neurona de la retina a que pertanyen) com fisiològics (direcció de l'impuls nerviós). És evident que s'haguessin pogut considerar altres criteris però com indiquen Mateu-Figueras *et al.* (2003), la magnitud relativa entre les parts d'una subcomposició no canvia en relació a la magnitud relativa entre les parts de la composició original.

Anàlisi biomètrica de la densitat cel·lular de la neuroretina

Per calcular la densitat cel·lular a les diferents zones d'estudi (anterior, equatorial i posterior) i, extrapolant, la densitat cel·lular total de cada retina, s'ha utilitzat l'equació proposada per Van der Meer & Anker (1986) i recollida per Bozzano *et al.* (2001):

$$\text{Densitat} = 10^6 \text{ m} [(t + d - 2f) w]^{-1} \text{ cèl·lules per mm}^2$$

a on **m** és el nombre mitjà de cèl·lules comptades, **t** és el gruix de la secció, **d** és la mitjana del diàmetre de les cèl·lules, **f** és el gruix del fragment cel·lular més petit ($f = 0.1d$) i **w** és l'amplada o longitud de l'àrea mesurada.

S'ha de tenir en compte que, en aquest cas i per qüestions metodològiques, la variable “d” ha estat substituïda per la mitjana del diàmetre de la cèl·lula més gran (segons Carter-Davson & Lavail, 1979) en lloc de la mitjana del diàmetre de totes les cèl·lules presents a l'àrea de recompte. Per aquest motiu, els valors de densitat obtinguts estaran lleugerament subestimats. Respecte al paràmetre “t”, s'ha emprat les seccions semifines (1 μm) perquè les obtingudes amb el criostat (10 μm) són massa gruixudes i es pot produir la superposició dels nuclis situats a diferents nivells de la mostra, fet que dificulta el recompte. L'últim paràmetre a decidir ha estat “w” o la longitud que ha de tenir el segment de retina a mesurar. En aquest sentit, s'ha trobat una gran disparitat de criteris, ja que aquest segment s'estén des dels 750 μm analitzats per Carter-Davson & Lavail (1979) als 50 μm de Williams & Rakic (1988) i Nir *et al.* (1990), passant pels 60 μm de Kovalevsky *et al.* (1995), els 90 μm de Weisse (1995) i els 250 μm de Bozzano *et al.* (2001). Per raons pràctiques, s'ha optat per fer els recomptes al llarg de segments de 50 μm , ja que s'ha utilitzat una quadrícula formada per quadrats de 50 μm de costat obtinguda a partir d'una imatge d'una cambra de recompte. Així, sobre la imatge de la zona a mesurar, fotografiada amb l'objectiu de 40X, i mitjançant el processador d'imatges “Adobe Photoshop versions 5.0 i 5.5”, s'ha sobreposat la imatge de l'esmentada quadrícula presa també amb l'objectiu de 40X (figura 3).

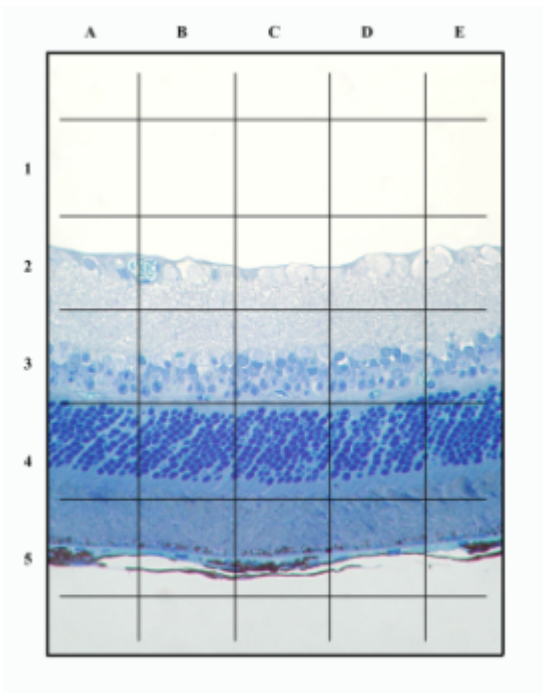


Figura 3.- Exemple d'imatge utilitzada per realitzar el recompte cel·lular de les diferents capes a la zona intermèdia d'una retina d'*A. sylvaticus*.

D'aquesta manera, i utilitzant el processador d'imatges "Image Tool for Windows versió 2.00 (UTHSCSA)", s'ha comptat el nombre de perfils nuclears i mesurat els diàmetres màxims dels esmentats perfils presents dins de les diferents capes incloses en un sol quadrat, per exemple la Next del quadrat C4, la Nint de C3 i la Gang del C2. Per dur a terme el recompte cel lular s'ha considerat tres premisses bàsiques tal i com queda reflectit en la Figura 4. Així,

- ☉ S'ha comptabilitzat tots els nuclis que queden completament dins del quadrat analitzat.
- ☉ S'ha comptabilitzat tots els nuclis que creuen les línia superior, inferior i esquerra, tot i tenir una part en el quadrat veí.
- ☉ S'han exclòs tots els nuclis que creuen la línia dreta.

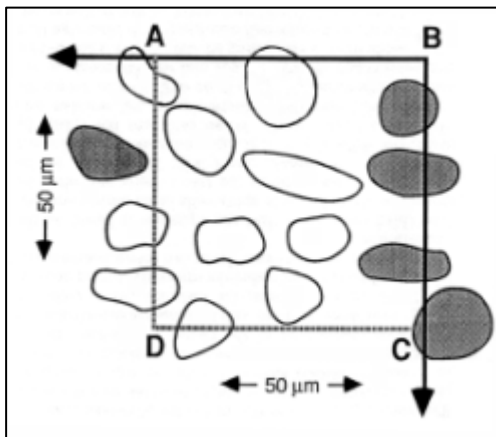


Figura 4.- Esquema del quadrat utilitzat per realitzar el recompte cel lular. Els contorns foscos representen cèl lules exclòs del recompte.

Procediments estadístics

S'ha analitzat la normalitat de la distribució de les variables i l'homogeneïtat de les variàncies mitjançant la prova no paramètrica de Kolmogorov-Smirnov i la prova de Levene, respectivament. Mitjançant anàlisis de variància (ANOVA), s'ha contrastat les diferències interzonals intraespecífiques i les interespecífiques, mentre que les comparacions entre parell de mostres s'ha avaluat amb el mètode de Scheffé. En totes les proves seqüencials, el nivell de significació s'ha establert segons l'ajust de Bonferroni (Rice, 1989) i la modificació proposada per Chandler (1995). Les anàlisis

canòniques han permès avaluar la covariació entre grups per tal d'interpretar la variació interespecífica observada. Amb les anàlisis jeràrquiques de conglomerats s'ha estimat la cohesió dels diferents grups analitzats i la possible semblança fenètica entre cadascun d'ells. Totes les anàlisis estadístiques s'han efectuat mitjançant el programa "SPSS para Windows" versió 10.0 (Norusis, 2000).

3. RESULTATS

Insectívors

Anàlisi biomètrica del gruix de les capes de la neuroretina

S'ha mesurat el gruix de les diferents capes de la neuroretina en 6 zones situades quasi simètricament als dos hemisferis oculars, tal i com s'indica a l'apartat de Materials i Mètodes. Els estadístics descriptius i la comparació interzonal per a cada espècie s'exposen a **les Taules 1-5, A i a la Figura 5**. En general, a cada espècie analitzada, els valors obtinguts en els punts que es corresponen a la mateixa zona de l'hemisferi oposat han estat molt similars, diferenciant-se dels valors de les altres zones en major o menor grau, depenent de la capa i de l'espècie. Així, els gruixos de les diferents capes han estat mínims a les zones perifèriques (1 i 6), mentre que han estat superiors a les zones equatorials (2 i 5) i centrals (3 i 4). Per tal de comprovar si les similituds entre zones simètriques dins d'una mateixa espècie són estadísticament significatives s'ha realitzat una anàlisi de la variància, amb resultats dispars segons espècie i capa (Taules 1-5, B). No obstant, a partir de les comparacions per parells de mostres s'ha obtingut els subconjunts homogenis que han indicat la possibilitat d'agrupar aquestes zones simètriques, ja que les diferències entre elles no han estat en cap cas significatives. En funció d'aquests resultats, s'ha optat per tractar conjuntament els valors de les zones simètriques amb la qual cosa, a partir d'aquest punt s'ha definit tres noves zones d'estudi, que s'han anomenat com les del Capítol 4: zona anterior, que agrupa les zones inicials 1 i 6 properes a l'ora serrata; zona equatorial, que es correspon a les zones 2 i 5; i zona posterior, que aplega les zones centrals 3 i 4 properes al disc òptic.

Taula 1. A: Estadístics descriptius del gruix de les diferents capes que formen la neuroretina de *S. minutus* a les sis zones d'estudi. Valors de les mitjanes en μm . (n = 9). **B:** Resultats de l'anàlisi de la variància i comparació de parells de mostres entre les diferents zones de la neuroretina. Fot, capa de fotoreceptors; Next, Capa nuclear externa; Pext, capa plexiforme externa; Nint, capa nuclear interna; Pint, capa plexiforme interna; Gang, capa de les cèl·lules ganglionars; Nopt, capa de les fibres del nervi òptic.

A		Gruix total		Fot		Next		Pext		Nint		Pint		Gang		Nopt	
ZONA	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	
1	89.17	21.91	12.50	1.44	15.56	1.93	6.81	1.58	16.81	5.75	28.61	13.88	4.58	0.72	4.31	1.60	
2	136.11	25.74	21.39	3.37	20.83	2.89	10.00	2.89	25.28	7.19	47.78	18.53	5.00	0.00	5.83	0.83	
3	150.83	21.86	21.67	3.01	24.45	7.09	11.39	2.10	24.72	4.59	54.72	13.39	5.28	1.74	8.61	6.23	
4	151.67	35.13	23.06	8.91	27.22	4.28	12.36	4.17	26.11	7.74	50.83	9.83	5.56	0.48	6.25	2.54	
5	139.44	22.30	18.89	2.55	21.81	3.78	12.64	3.78	24.44	1.74	50.28	17.21	7.08	1.50	4.31	0.87	
6	94.03	13.34	14.72	2.93	14.17	2.21	9.31	5.84	15.70	0.87	33.20	4.17	5.97	1.34	3.01	0.48	

B		ANOVA	Fot	Next	Pext	Nint	Pint	Gang	Nopt
	gl		17	17	17	17	17	17	17
	F		2.750	4.583	1.071	2.286	1.239	1.519	1.375
	p		---	*	---	---	---	---	---
	Subconjunts homogenis		1,6,5,2,3,4	6,1,2,5,3,4	6,1,2,3,4,5	6,1,5,3,2,4	1,6,2,5,4,3	1,2,3,4,6,5	6,1,5,2,4,3

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

Taula 2. A: Estadístics descriptius del gruix de les diferents capes que formen la neuroretina de *S. coronatus* a les sis zones d'estudi. Valors de les mitjanes en μm . (n = 9). **B:** Resultats de l'anàlisi de la variància i comparació de parells de mostres entre les diferents zones de la neuroretina. Fot, capa de fotoreceptors; Next, Capa nuclear externa; Pext, capa plexiforme externa; Nint, capa nuclear interna; Pint, capa plexiforme interna; Gang, capa de les cèl·lules ganglionars; Nopt, capa de les fibres del nervi òptic.

ZONA	Gruix total		Fot		Next		Pext		Nint		Pint		Gang		Nopt	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
1	98.61	18.00	16.11	3.47	15.00	6.61	6.11	2.68	18.61	1.92	33.34	5.73	5.42	0.73	2.64	0.63
2	131.94	8.83	15.00	4.33	18.33	3.82	8.33	2.21	22.50	1.44	53.06	6.79	6.39	0.48	8.33	2.21
3	143.33	15.07	18.33	4.64	17.78	6.37	9.44	1.74	22.50	3.33	62.92	11.33	5.14	0.24	7.22	0.24
4	143.33	28.87	14.44	5.67	21.95	6.47	13.06	7.18	23.33	4.41	58.06	12.73	5.00	0.00	7.50	1.67
5	143.06	25.84	16.11	6.25	24.17	8.70	9.17	1.67	26.39	4.59	55.28	3.24	5.83	0.72	6.11	2.77
6	104.44	25.85	20.56	5.02	18.89	8.35	8.89	2.68	18.06	4.19	30.42	6.22	5.01	0.43	2.65	1.03

B	ANOVA	Fot	Next	Pext	Nint	Pint	Gang	Nopt
	gl	17	17	17	17	17	17	17
	F	0.633	0.661	1.189	2.329	7.931	3.597	6.682
	p	---	---	---	---	**	---	*
	Subconjunts homogenis	4,2,1,5,3,6	1,3,2,6,4,5	1,2,6,5,3,4	6,1,2,3,4,5	6,1 - 2,5 - 4,3	4,6,3,1,5,2	1,6,5,3,4,2

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

Taula 3. A: Estadístics descriptius del gruix de les diferents capes que formen la neuroretina de *N. fodiens* a les sis zones d'estudi. Valors de les mitjanes en μm . (n = 9). **B:** Resultats de l'anàlisi de la variància i comparació de parells de mostres entre les diferents zones de la neuroretina. Fot, capa de fotoreceptors; Next, Capa nuclear externa; Pext, capa plexiforme externa; Nint, capa nuclear interna; Pint, capa plexiforme interna; Gang, capa de les cèl·lules ganglionars; Nopt, capa de les fibres del nervi òptic.

A	Gruix total		Fot		Next		Pext		Nint		Pint		Gang		Nopt	
	ZONA	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}
1	126.39	14.73	23.33	12.50	23.89	1.73	10.28	2.68	20.56	4.19	36.94	7.56	5.28	0.48	6.11	1.27
2	173.89	24.64	26.67	8.78	31.94	4.28	11.11	2.09	28.60	1.73	60.15	16.00	6.26	1.51	9.72	1.74
3	163.61	5.67	18.61	1.27	31.95	7.09	11.94	0.96	24.72	5.42	59.72	11.10	5.83	1.44	10.83	2.21
4	178.06	27.69	22.50	8.21	32.50	9.47	10.56	3.85	29.72	12.14	66.94	10.49	6.67	1.67	8.61	3.37
5	165.69	24.59	26.81	9.99	27.36	2.06	10.28	3.47	22.21	4.05	64.80	7.80	5.00	0.00	8.41	2.80
6	110.83	14.24	21.11	7.56	18.89	5.09	9.44	1.74	16.94	1.27	33.06	6.47	5.56	0.96	5.83	2.21

B	ANOVA	Fot	Next	Pext	Nint	Pint	Gang	Nopt
	gl	17	17	17	17	17	17	17
	F	0.399	2.849	0.307	1.989	6.005	0.835	2.084
	p	---	---	---	---	*	---	---
	Subconjunts homogenis	3,6,4,1,2,5	6,1,5,2,3,4	6,1,5,4,2,3	6,1,5,3,2,4	1,6,3,2,5,4	5,1,6,3,4,2	6,1,5,4,2,3

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

Taula 4. A: Estadístics descriptius del gruix de les diferents capes que formen la neuroretina de *C. russula* a les sis zones d'estudi. Valors de les mitjanes en μm . (n = 9). **B:** Resultats de l'anàlisi de la variància i comparació de parells de mostres entre les diferents zones de la neuroretina. Fot, capa de fotoreceptors; Next, Capa nuclear externa; Pext, capa plexiforme externa; Nint, capa nuclear interna; Pint, capa plexiforme interna; Gang, capa de les cèl·lules ganglionars; Nopt, capa de les fibres del nervi òptic.

A	Gruix total		Fot		Next		Pext		Nint		Pint		Gang		Nopt	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
ZONA																
1	80.05	14.12	15.24	4.30	18.38	3.54	7.44	1.79	12.14	2.62	20.55	4.68	4.48	0.53	1.77	0.50
2	121.27	9.96	19.63	3.57	27.78	4.23	11.97	1.75	19.84	3.230	30.93	3.65	6.08	1.07	3.36	1.24
3	122.41	15.39	19.31	4.11	27.33	3.51	11.75	2.56	18.55	3.35	35.51	6.04	5.79	1.16	3.87	1.56
4	124.02	22.240	20.74	6.28	27.33	5.42	11.40	3.40	18.50	3.50	35.53	6.39	6.22	1.27	4.27	1.76
5	126.00	13.45	21.67	4.91	28.48	4.63	12.67	1.780	20.53	2.85	32.89	3.52	6.219	0.99	3.51	0.91
6	85.04	11.05	17.91	5.27	19.53	2.58	7.68	1.93	12.85	2.15	21.28	3.39	4.21	0.53	1.53	0.28

B	ANOVA	Fot	Next	Pext	Nint	Pint	Gang	Nopt
	gl	17	17	17	17	17	17	17
	F	2.173	12.403	9.948	14.487	20.271	8.725	9.323
	p	---	***	***	***	***	***	***
	Subconjunts homogenis	1,6,3,2,4,5	1,6 - 4,3,2,5	1,6 - 4,3,2,5	1,6 - 4,3,2,5	1,6 - 2,5,3,4	6,1 - 3,2, 4,5	6,1 -2,5 -3,4

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

Taula 5. A: Estadístics descriptius del gruix de les diferents capes que formen la neuroretina de *T. europaea* a les sis zones d'estudi. Valors de les mitjanes en μm . ($n = 9$). **B:** Resultats de l'anàlisi de la variància i comparació de parells de mostres entre les diferents zones de la neuroretina. Fot, capa de fotoreceptors; Next, Capa nuclear externa; Pext, capa plexiforme externa; Nint, capa nuclear interna; Pint, capa plexiforme interna; Gang, capa de les cèl·lules ganglionars; Nopt, capa de les fibres del nervi òptic.

A	Gruix total		Fot		Next		Pext		Nint		Pint		Gang		Nopt	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
ZONA																
1	33.61	12.54	2.50	0.00	9.58	2.95	5.42	0.59	9.59	2.95	5.00	3.54	5.21	1.47	2.29	1.47
2	105.42	4.80	11.11	1.27	15.00	1.44	9.28	4.50	20.42	3.61	37.08	7.54	6.53	0.96	6.25	0.42
3	129.44	3.37	15.56	3.37	19.72	1.92	10.56	2.55	25.69	4.34	41.53	3.47	7.50	1.10	8.89	0.24
4	131.39	10.29	14.17	4.33	18.33	2.21	11.95	2.10	26.67	6.29	44.17	7.23	6.91	0.64	9.78	4.17
5	98.33	9.47	15.00	6.51	15.56	2.55	9.45	2.55	22.50	0.83	24.72	6.85	6.00	0.82	5.11	1.06
6	23.11	6.70	2.50	0.00	7.92	0.59	3.75	1.77	5.21	0.30	4.58	0.59	3.13	0.88	1.25	0.00

B	ANOVA	Fot	Next	Pext	Nint	Pint	Gang	Nopt
	gl	15	15	15	15	15	15	15
	F	5.795	12.019	2.906	11.807	21.533	5.800	6.843
	p	*	**	---	**	***	*	*
Subconjunts homogenis		6,1,2,4,5,3	6,1 – 2,5 – 4,3	6,1,2,5,3,4	6,1 – 2,5 – 4,3	6,1,5,2,3,4	6,1,5,2,4,3	6,1,5,2,3,4

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

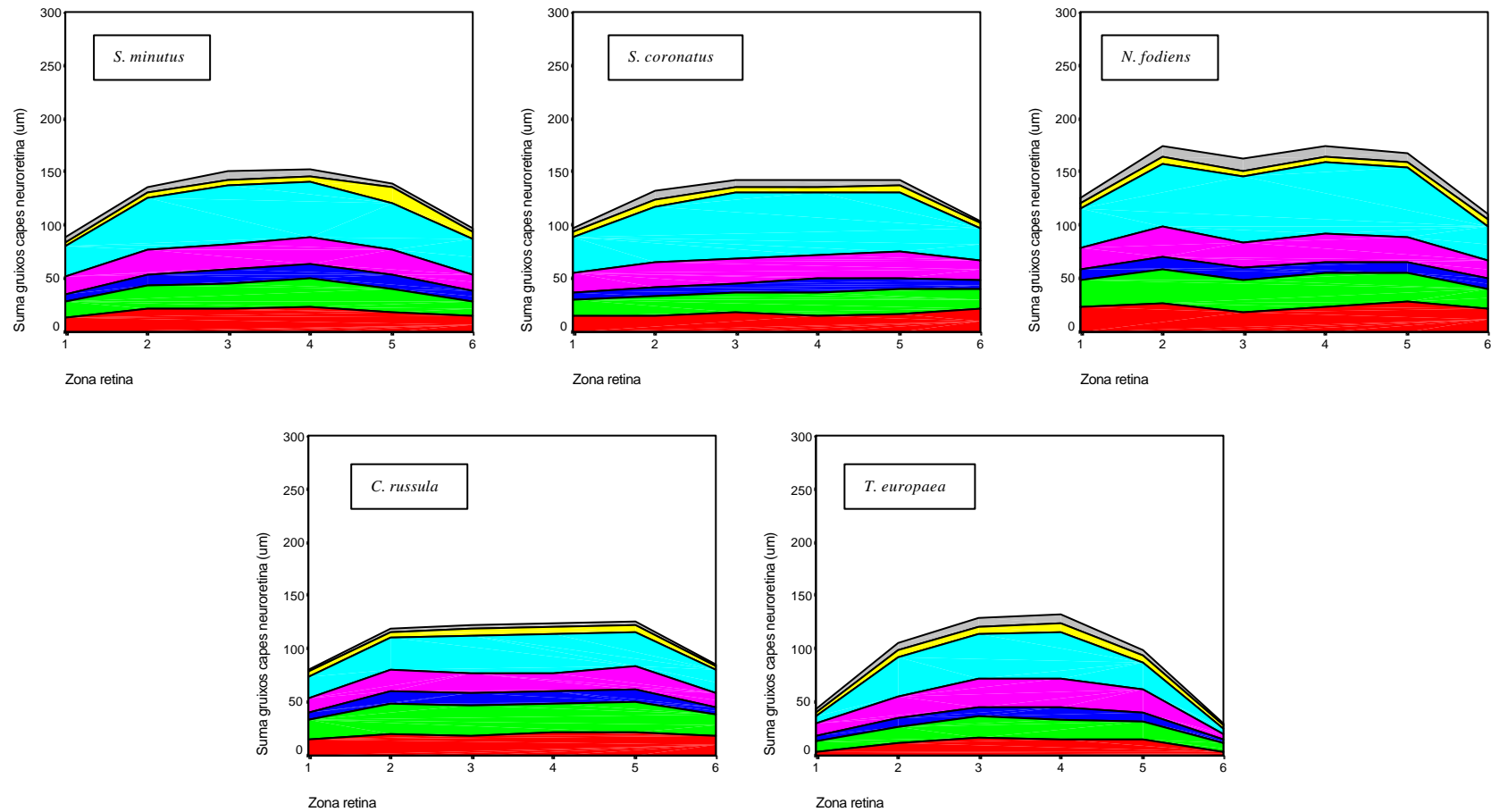


Figura 5. Representació gràfica del gruix apilat de les diferents capes de la neuroretina a les 6 zones predeterminedes originalment en les espècies d'insectívors incloses a l'estudi. ■, capa de fotoreceptors; ■, capa nuclear externa; ■, capa plexiforme externa; ■, capa nuclear interna; ■, capa plexiforme interna; ■, capa de les cèl·lules ganglionars; ■, capa de les fibres del nervi òptic.

A la Taula 6 hi figuren els estadístics descriptius de les capes de la retina dels insectívors estudiats, un cop agrupades les 6 zones originals en només 3. S'observa que, en general, el gruix de totes les capes té tendència a augmentar en sentit anteroposterior. Per norma general, *N. fodiens* ha estat l'espècie amb les capes neuroretinianes més gruixudes. *Talpa europaea* és la que ha presentat les capes més primes, particularment a la zona anterior, encara que els valors mitjans de la capa de cèl lules ganglionars i de les fibres del nervi òptic a la zona equatorial i posterior han estat dels més elevats. Per la resta d'espècies i en totes les zones, aquestes dues capes han estat les més primes, mentre que la més gruixuda ha estat la capa plexiforme interna. Cal destacar que la capa nuclear externa ha estat més gruixuda que la capa nuclear interna per *N. fodiens* i a *C. russula*, mentre que per les dues espècies de *Sorex* i per *Talpa europaea* ha estat al revés. S'ha trobat els mateixos resultats quan es tenen en compte els gruixos mitjans de cada capa, calculats a partir de totes les mesures realitzades, independentment de la zona.

Mitjançant una anàlisi de la variància s'ha detectat que, en els soricins, les diferències entre les tres zones són mínimes i només en alguna capa hi ha diferències significatives entre la zona anterior i les altres dues (Taula 7). En canvi, excepte per la capa dels fotoreceptors i la capa de les cèl lules ganglionars, els gruixos de la zona anterior de la neuroretina de *C. russula* han diferit estadísticament amb els de la zona equatorial i posterior, amb uns índex de significació molt elevats ($p < 0.001$). A *T. europaea*, han aparegut diferències en totes les capes amb l'excepció de la plexiforme externa (Taula 7).

Degut a que els gruixos de les capes de la retina són dades del tipus composicional, s'ha calculat els valors percentuals de cada capa i mitjançant la transformació Logquocient isomètrica (veure apartat Material i mètodes) s'ha obtingut noves variables amb les que ja s'ha pogut aplicar els procediments estadístics habituals.

Els resultats obtinguts en l'anàlisi de la variància interespecífica (Taula 8) posen de manifest que *T. europaea* presenta diferències significatives amb la resta d'espècies, particularment a la zona anterior a on difereix pels valors de les variables

Taula 6. Estadístics descriptius del gruix de les diferents capes que formen la neuroretina a les tres noves zones d'estudi pels insectívors estudiats. ZA, zona anterior; ZE, zona equatorial; ZP, zona posterior; GM, gruix mitjà per a tota la retina. Fot, capa de fotoreceptors; Next, Capa nuclear externa; Pext, capa plexiforme externa; Nint, capa nuclear interna; Pint, capa plexiforme interna; Gang, capa de les cèl·lules ganglionars; Nopt, capa de les fibres del nervi òptic. Valors de les mitjanes en μm . Per a totes les espècies considerades, $n = 9$.

Espècie	Zona	Gruix total		Fot		Next		Pext		Nint		Pint		Gang		Nopt	
		\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
<i>Sm</i>	ZA	91.60	17.36	13.61	1.68	14.86	0.24	8.06	3.45	16.25	2.66	30.90	8.96	5.28	0.94	3.68	0.60
	ZE	137.78	23.55	20.14	2.96	21.32	3.27	11.32	1.94	24.86	4.34	49.03	17.85	6.04	0.75	5.07	0.52
	ZP	151.25	27.69	22.36	5.90	25.83	3.63	11.87	3.07	25.42	3.82	52.78	11.58	5.42	1.10	7.43	3.99
	GM	126.87	30.39	18.70	4.57	20.67	4.68	10.42	2.87	22.17	4.88	43.89	14.37	5.93	1.48	5.39	2.31
<i>Sc</i>	ZA	101.53	21.91	18.33	4.23	16.94	7.48	7.50	2.50	18.33	3.00	31.88	5.41	5.21	0.21	2.65	0.66
	ZE	137.50	14.83	15.55	2.77	21.25	6.14	8.75	1.91	24.44	2.68	54.17	3.96	6.11	0.52	7.22	2.41
	ZP	143.33	21.03	16.39	4.65	19.86	4.68	11.25	4.17	22.92	1.44	60.49	10.32	5.07	0.12	7.36	0.94
	GM	127.45	17.86	16.76	2.50	19.35	4.90	9.17	2.85	21.90	2.33	48.84	6.40	5.46	0.14	5.74	1.22
<i>Nf</i>	ZA	118.61	13.96	22.22	9.88	21.39	3.13	9.86	0.64	18.75	1.50	35.00	4.73	5.42	0.42	5.97	1.58
	ZE	169.79	17.70	26.74	2.04	29.65	1.26	10.69	2.77	25.40	1.37	62.47	11.56	5.63	0.76	9.07	2.12
	ZP	170.83	12.21	20.56	4.65	32.22	7.29	11.25	2.21	27.22	7.69	63.33	10.37	6.25	0.42	9.72	0.64
	GM	153.08	24.84	23.17	5.36	27.75	5.42	10.60	1.79	23.79	4.90	53.60	14.18	5.76	0.54	8.25	1.89
<i>Cr</i>	ZA	82.54	10.26	16.58	4.21	18.85	2.16	7.56	1.52	12.50	1.60	20.92	3.21	5.34	0.43	1.65	0.28
	ZE	123.95	8.89	20.73	3.05	28.34	3.51	12.48	1.55	20.17	2.26	31.92	2.35	6.09	0.78	3.35	0.83
	ZP	123.22	18.34	20.02	4.96	27.33	4.15	11.57	2.89	18.52	3.14	35.52	6.06	6.00	1.14	4.07	1.63
	GM	109.78	20.73	19.08	4.15	24.84	4.77	10.51	2.64	17.04	3.63	29.43	6.65	5.83	1.04	3.02	1.31
<i>Te</i>	ZA	28.36	7.83	2.50	0.00	9.03	2.30	4.44	1.73	7.71	3.50	5.28	2.10	3.89	1.27	1.94	1.20
	ZE	101.88	2.61	13.06	3.87	15.28	0.64	9.24	2.92	21.46	1.46	30.90	2.83	6.26	0.35	5.68	0.49
	ZP	130.42	4.39	14.86	3.64	19.03	1.20	11.25	2.17	26.18	1.07	42.85	3.94	7.15	0.52	9.17	2.19
	GM	86.88	3.79	11.29	3.25	15.07	0.66	8.73	1.65	19.83	1.63	29.16	4.25	6.08	0.22	6.01	0.42

Taula 7. Resultats de l'anàlisi de la variància i comparacions entre parells de mostres per les tres zones de la neuroretina de les espècies d'insectívors estudiades. Mateixes abreviatures que a la taula anterior. Per a totes les espècies considerades, n = 9.

Variable	<i>S. minutus</i>					<i>S. coronatus</i>					<i>N. fodiens</i>				
	F	p	ZA-ZE	ZA-ZP	ZE-ZP	F	p	ZA-ZE	ZA-ZP	ZE-ZP	F	p	ZA-ZE	ZA-ZP	ZE-ZP
Gtot	5.43	---	---	---	---	4.04	---	---	---	---	12.20	**	*	*	---
Fot	4.02	---	---	---	---	0.39	---	---	---	---	0.75	---	---	---	---
Next	11.43	*	---	*	---	0.39	---	---	---	---	4.48	---	---	---	---
Pext	1.53	---	---	---	---	1.20	---	---	---	---	0.34	---	---	---	---
Nint	5.88	---	---	---	---	4.98	---	---	---	---	2.83	---	---	---	---
Pint	2.31	---	---	---	---	13.43	*	---	*	---	8.87	*	---	*	---
Gang	0.56	---	---	---	---	8.57	*	---	---	---	1.84	---	---	---	---
Nopt	1.96	---	---	---	---	9.07	*	---	---	---	4.88	---	---	---	---

Variable	<i>C. russula</i>					<i>T. europaea</i>				
	F	p	ZA-ZE	ZA-ZP	ZE-ZP	F	p	ZA-ZE	ZA-ZP	ZE-ZP
Gtot	32.35	***	***	***	---	285.60	***	***	***	**
Fot	2.874	---	---	---	---	14.21	*	*	*	---
Next	23.26	**	***	***	---	32.26	**	*	**	---
Pext	15.74	***	***	***	---	6.78	---	---	---	---
Nint	27.98	***	***	***	---	53.29	***	**	***	---
Pint	33.04	***	***	***	---	118.64	***	***	***	*
Gang	3.89	---	---	---	---	12.70	*	---	*	---
Nopt	13.64	***	***	***	---	18.04	**	---	**	---

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

transformades X_3 , X_4 i X_5 . A les altres dues zones, *C. russula* ha diferit de la resta d'espècies per X_1 , excepte de *S. minutus*, i per X_2 de *S. coronatus* i *T. europaea*, a la zona equatorial; a la zona posterior difereix de tots els soricins per X_3 . En cap cas apareixen diferències significatives en contrastar els gruixos de les capes de la retina entre els tres soricins analitzats.

Les anàlisis canòniques realitzades amb les mateixes variables transformades han proporcionat quatre funcions discriminants per a cada zona analitzada (Zona anterior, contrast de les funcions 1 a 4: Lambda de Wilks = 0.022; $\div^2 = 132.365$; g.l. = 24; $p < 0.001$; classifiquen correctament el 85.4% dels casos agrupats originals. Zona equatorial, contrast de les funcions 1 a 4: Lambda de Wilks = 0.016; $\div^2 = 145.763$; g.l. = 24; $p < 0.001$; classifiquen correctament el 92.9% dels casos agrupats originals. Zona posterior, contrast de les funcions 1 a 4: Lambda de Wilks = 0.030; $\div^2 = 128.307$; g.l. = 24; $p < 0.001$) classifiquen correctament el 86% dels casos agrupats originals)

A la Figura 6 es representen gràficament les puntuacions discriminants dels exemplars analitzats per les dues primeres funcions canòniques obtingudes en cada zona. En el cas de la zona anterior (Fig. 6-A), aquestes funcions han acumulat respectivament el 70.4% i el 25.5% de la variància observada i estan correlacionades negativament amb X_4 i positivament amb X_5 . Les puntuacions més elevades de *T. europaea* per la primera funció fan que aquesta espècie quedi clarament segregada de la resta d'insectívors considerats que, alhora, mostren un encavalcament més o menys acusat segons l'espècie. A la zona equatorial (Fig. 6-B), les dues primeres funcions, amb el 61.3% i el 32.1% de la variància acumulada respectivament, estan correlacionades amb X_5 , la primera positivament i la segona de forma negativa. En aquesta zona ha estat *C. russula* la que ha quedat clarament separada de la resta. Respecte a la zona posterior (Fig. 6-C), les dues primeres funcions, amb el 82.6% i 12.9% de la variància total acumulada respectivament, estan correlacionades positivament amb X_3 i X_2 . En aquest cas, les puntuacions discriminants més elevades de *T. europaea* i *C. russula* les separen dels soricins. En totes les zones, les dues espècies de *Sorex* han mostrat un alt grau d'encavalcament.

Taula 8. Resultats de l'anàlisi de la variància de les variables transformades a partir dels gruixos de les capes de la neuroretina a les tres zones estudiades i de les comparacions individuals entre les espècies d'insectívors estudiades. ZA, zona anterior; ZE, zona equatorial; ZP, zona posterior. Per a totes les espècies, n = 9.

Variable	ANOVA		Comparació interespecífica										
	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>	
	ZA	X ₁	5.042	*	---	---	---	---	---	---	---	---	---
	X ₂	4.053	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
	X ₃	10.946	*	---	---	---	*	---	---	**	---	**	*
	X ₄	10.478	*	---	---	---	*	---	---	**	---	*	*
	X ₅	13.504	***	---	---	---	**	---	---	**	---	**	*
	X ₆	0.370	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
ZE	X ₁	12.570	**	---	---	---	---	---	**	---	**	---	**
	X ₂	7.771	**	---	---	---	---	---	*	---	---	---	*
	X ₃	6.164	*	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
	X ₄	5.888	*	---	---	---	---	---	---	---	---	*	---
	X ₅	4.301	*	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
	X ₆	2.354	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
ZP	X ₁	5.140	*	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
	X ₂	3.005	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
	X ₃	13.421	***	---	---	**	---	---	***	*	*	---	---
	X ₄	0.301	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
	X ₅	2.234	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
	X ₆	3.230	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---

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

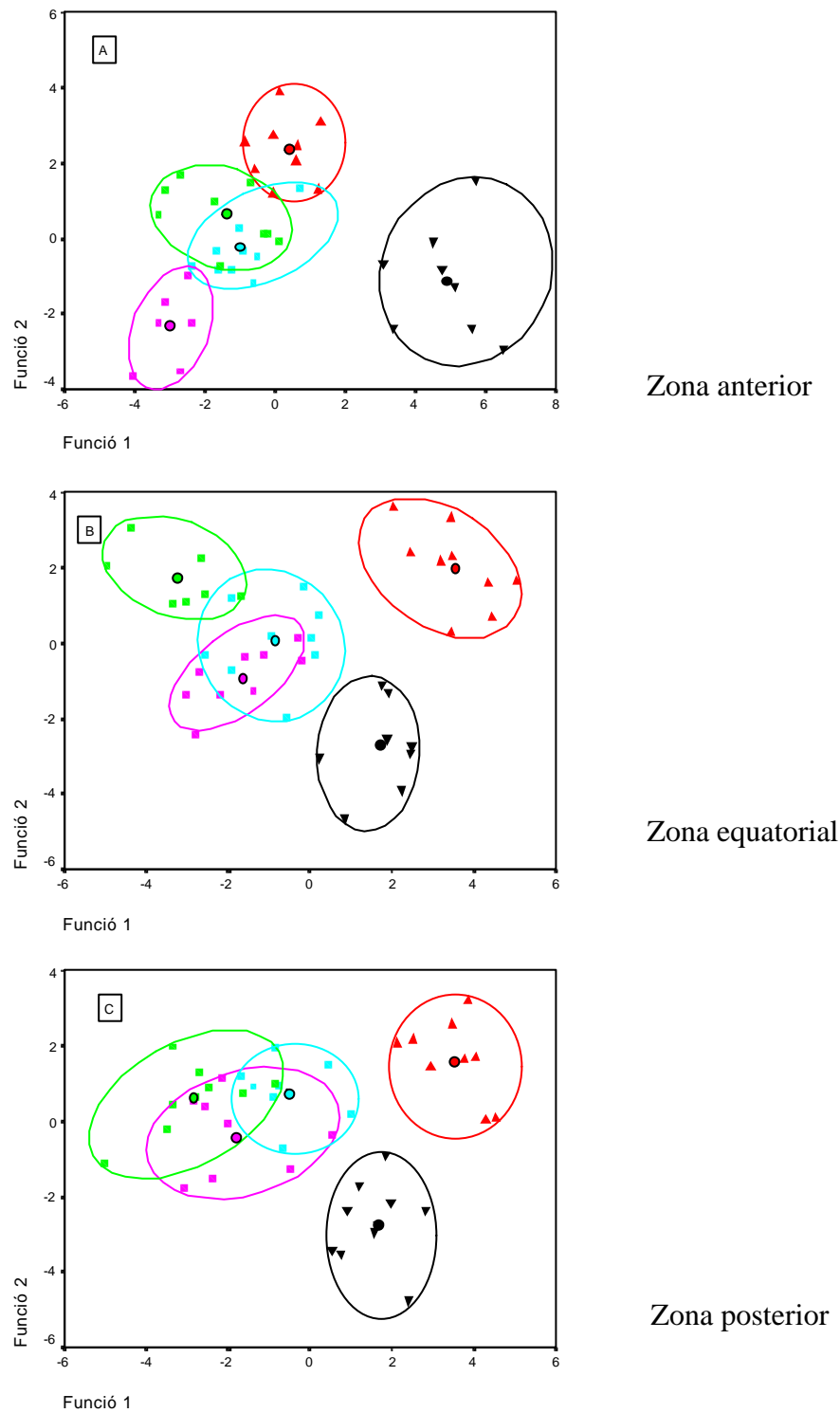


Figura 6. Representació gràfica de les puntuacions discriminants sobre els dos primers eixos canònics, per les variables transformades dels gruixos de les capes de la neuroretina dels insectívors analitzats a les tres zones estudiades. ■, *S. minutus*; ■, *S. coronatus*; ■, *N. fodiens*; ▲, *C. russula*; ▼, *T. europaea*. o, centroide de cada espècie.

A la Figura 7 s'observa el dendrograma obtingut a partir de les mitjanes dels valors absoluts del gruix de les capes neuroretinianes. S'observa com les semblances fenètiques de la retina dels insectívors considerats concorden de manera important amb les relacions taxonòmiques i el tipus de vida d'aquestes espècies. Així, per un cantó, queden agrupats els tres soricins, especialment les dues espècies del gènere *Sorex*, que són les més relacionades taxonòmicament i que alhora mostren característiques ecològiques similars. *Neomys fodiens*, tot i estar emparentat amb *Sorex* queda més separat, ja que mostra certes diferències retinianes relacionades segurament amb l'activitat semiaquàtica que realitza. Per altra banda, *C. russula* i *T. europaea* formen una agrupació separada fenèticament dels soricins; el grau de diferenciació entre aquestes dues espècies es relativament important degut a les divergències tan ecològiques com filogenètiques que presenten entre si.

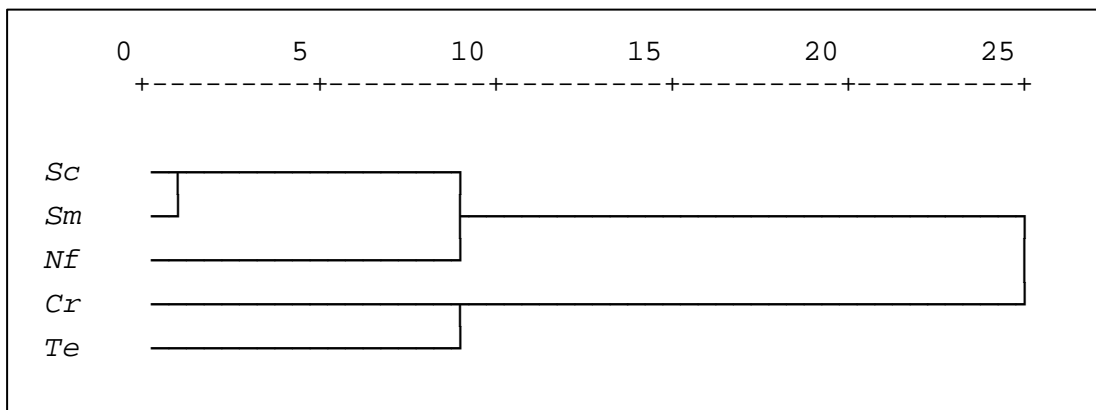


Figura 7. Dendrograma obtingut a partir dels valors mitjans dels gruixos de les capes neuroretinianes dels insectívors estudiats.

Anàlisi biomètrica de la densitat cel·lular de la neuroretina

Com s'ha comentat a l'apartat de Material i mètodes, per poder calcular la densitat cel·lular de la retina aplicant l'equació de Van der Meer & Anker (1986) s'ha de conèixer prèviament tant el diàmetre cel·lular com el nombre de cèl·lules presents en una àrea determinada de la retina. Així, els estadístics descriptius dels diàmetres màxims dels perfils nuclears de les cèl·lules fotoreceptores i ganglionars a les tres

zones d'estudi figuren a la Taula 9. S'ha inclòs també els diàmetres cel lulars mitjans per a tota la retina, calculats a partir de totes les mesures realitzades independentment de la zona. Les dades que corresponen a *T. europaea* s'exposen per separat ja que, com s'ha comentat al Capítol 2, en aquesta espècie tots els fotoreceptors mostren característiques molt similars i no es pot distingir si són cons o bastonets. De totes maneres s'ha indicat els diàmetres dels nuclis situats a la zona més interna, a on normalment es situen els bastonets, i els dels nuclis més externs, a on se situen els cons. Pot observar-se que independentment del tipus de fotoreceptors que siguin, els interns són més petits que els externs, però sempre tots els nuclis tenen els diàmetres més grans que els de la resta d'insectívors, especialment el vertical. En els sorícids, els perfils nuclears dels bastonets són més petits que els dels cons, tant en el seu diàmetre horitzontal com vertical (Taula 9). En tots els casos, els valors del diàmetre horitzontal dels nuclis dels fotoreceptors acostumen a ser més petits que els del vertical. Els nuclis de les cèl lules ganglionars són bastant esfèrics, tot i que hi ha una lleugera tendència a que el diàmetre horitzontal sigui el més gran, i solen ser més voluminosos que els dels fotoreceptors (Taula 9). A la mateixa taula, també es constata que hi ha desigualtats entre els diàmetres nuclears d'una mateixa espècie, encara que no mostren relació amb la zona de la retina on s'ha realitzat les mesures. L'anàlisi de la variància ha indicat que aquestes diferències no són estadísticament significatives, de la mateixa manera que tampoc ho són les diferències interespecífiques.

A la Taula 10 s'indiquen els estadístics descriptius dels recomptes cel lulars realitzats per a cada espècie en un segment de retina de 50 μm a les tres zones d'estudi. Cal remarcar que el nombre de cons de *C. russula* està referit a un segment de retina de llargada mitjana de 305 μm , degut a la poca quantitat de cons que presenten les retines d'aquesta espècie. Igual que en el cas dels diàmetres cel lulars, les dades de *T. europaea* s'inclouen a part, degut a la dificultat en distingir els dos tipus de fotoreceptors. S'observa com, en general, el nombre de cèl lules augmenta lleugerament en sentit anteroposterior, igual com el gruix de les capes, tot i que les diferències intraespecífiques no han estat en cap cas significatives.

Taula 9.- Estadístics descriptius dels diàmetres dels perfils nuclears dels fotoreceptors i de les cèl·lules ganglionars de les retina dels insectívors analitzats. ZA, zona anterior; ZE, zona equatorial; ZP, zona posterior; DCM, diàmetre cel·lular mitjà. Valors de les mitjanes en μm . (n = 9).

Espècie	Zona	Bastonets				Cons				Ganglionars			
		Diàmetre horitzontal		Diàmetre vertical		Diàmetre horitzontal		Diàmetre vertical		Diàmetre horitzontal		Diàmetre vertical	
		\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
<i>S. minutus</i>	ZA	4.40	0.12	5.43	0.41	4.56	0.54	6.82	0.77	6.69	0.60	6.50	0.47
	ZE	4.17	0.49	5.74	0.16	4.49	0.32	7.35	0.70	8.41	1.69	7.51	1.96
	ZP	4.23	0.34	5.66	0.12	4.73	0.45	7.39	0.62	8.83	1.23	7.85	1.56
	DCM	4.27	0.32	5.61	0.27	4.59	0.40	7.19	0.67	7.96	0.88	7.31	1.12
<i>S. coronatus</i>	ZA	4.01	0.46	5.07	0.22	5.22	0.30	6.93	0.43	8.55	1.15	7.87	0.71
	ZE	3.97	0.01	5.85	0.34	4.51	0.13	7.34	0.24	7.64	1.22	7.97	2.02
	ZP	4.18	0.74	5.37	0.91	4.94	0.62	6.66	1.28	8.66	1.32	9.91	2.29
	DCM	4.06	0.48	5.38	0.61	4.94	0.48	6.93	0.78	8.28	1.12	8.59	1.65
<i>N. fodiens</i>	ZA	3.76	0.07	5.54	0.05	4.42	0.25	6.77	0.48	8.06	1.69	6.12	1.17
	ZE	3.65	0.15	5.69	0.22	4.20	0.46	6.74	0.31	9.73	0.75	9.99	0.94
	ZP	3.92	0.38	5.44	0.39	4.30	0.38	7.03	0.36	8.44	1.45	8.95	0.16
	DCM	3.77	0.24	5.55	0.25	4.30	0.34	6.85	0.37	8.90	0.59	8.35	0.47
<i>C. russula</i>	ZA	3.95	0.34	5.76	0.33	4.24	0.25	7.12	0.63	7.75	0.32	5.13	0.42
	ZE	3.25	0.13	5.88	0.30	4.55	0.34	7.15	0.45	7.86	1.85	6.73	0.97
	ZP	3.50	0.33	6.31	0.41	4.21	0.33	7.59	0.71	8.93	0.93	7.42	2.07
	DCM	3.57	0.39	5.98	0.39	4.33	0.31	7.29	0.57	7.98	0.66	6.47	0.89

Espècie	Zona	Fotoreceptors més interns				Fotoreceptors més externs				Ganglionars			
		Diàmetre horitzontal		Diàmetre vertical		Diàmetre horitzontal		Diàmetre vertical		Diàmetre horitzontal		Diàmetre vertical	
		\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
<i>T. europaea</i>	ZA	4.47	0.25	6.78	0.48	6.08	0.17	7.62	0.96	7.64	0.10	6.75	0.70
	ZE	4.78	0.88	7.76	0.24	5.52	0.30	8.97	0.63	8.85	0.67	7.96	1.14
	ZP	4.95	0.75	7.72	0.94	5.54	1.61	9.24	1.22	8.83	1.63	8.13	0.39
	DCM	4.73	0.63	7.42	0.72	5.71	0.87	8.61	1.12	8.49	0.77	7.64	0.55

Taula 10. Estadístics descriptius resultants del recompte cel lular per zones i el valor mitjà per a tota la retina, per a cada espècie d'insectívors. ZA, zona anterior; ZE, zona equatorial; ZP, zona posterior. Per a totes les espècies, n = 9.

Espècie	Zona	n bastonets		n cons		n cèl. nint		n ganglionars	
		\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
<i>S. minutus</i>	ZA	26.33	2.83	5.89	1.83	21.89	4.37	6.11	1.05
	ZE	29.33	3.28	8.44	1.24	27.22	3.93	3.88	1.13
	ZP	34.00	4.60	8.50	1.31	29.78	5.36	5.22	0.97
<i>S. coronatus</i>	ZA	21.43	4.39	7.29	1.70	21.43	2.94	6.00	1.00
	ZE	25.00	4.12	8.57	1.13	26.86	4.60	5.29	1.89
	ZP	28.00	2.52	8.14	1.46	23.43	2.64	6.57	2.15
<i>N. fodiens</i>	ZA	44.89	8.45	2.89	2.42	22.00	6.95	4.00	1.32
	ZE	53.56	4.33	3.22	1.72	27.78	3.19	5.38	1.92
	ZP	54.78	5.93	4.89	1.83	27.67	4.53	4.22	1.39
<i>C. russula</i> *	ZA	26.89	7.24	1.87	0.64	10.33	1.50	4.67	1.58
	ZE	54.50	13.80	3.25	1.98	17.33	4.12	4.89	1.17
	ZP	53.78	9.04	1.25	0.46	18.33	6.12	5.14	0.69

* Recompte de cons realitzat sobre un segment mitjà de 305 μm de retina.

Espècie	Zona	n fotoreceptors		n cèl. nint		n ganglionars	
		\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
<i>T. europaea</i>	ZA	15.67	2.34	10.89	3.98	5.38	1.77
	ZE	24.80	1.92	21.78	4.15	5.00	1.41
	ZP	28.00	1.41	26.78	3.31	4.78	1.09

Amb les dades dels diàmetres cel lulars i del recompte cel lular, i aplicant l'equació de Van der Meer i Anker (1986), s'ha calculat la densitat de les cèl lules fotoreceptores i ganglionars a les tres zones d'estudi, amb els resultats que poden veure's a la Taula 11. S'indica també la densitat mitjana de tota la retina calculada a partir de totes les dades disponibles, independentment de la zona. Es constata que les dues espècies de *Sorex* mostren valors similars entre elles, essent les que presenten les densitats cel lulars de cons i de cèl lules ganglionars més grans. En canvi, *N. fodiens* té la major densitat de bastonets, i per tant de fotoreceptors, i alhora la menor de cèl lules ganglionars. *Crocidura russula* mostra també una elevada densitat de

bastonets, però molt baixa de cons i de cèl lules ganglionars. *Talpa europaea* s'ha caracteritzat per la poca quantitat de fotoreceptors en general, encara que el nombre de cèl lules de la capa nuclear interna i de ganglionars són similars a la resta d'insectívors. Cal comentar que no s'ha pogut calcular la densitat de la capa nuclear interna aplicant l'equació de Van der Meer i Anker (1986), en no disposar del diàmetre de les cèl lules que la conformen. No obstant, el recompte de cèl lules d'aquesta capa indica clarament que *C. russula* és l'espècie que conté el nombre inferior de cèl lules, tot i que les diferències no són significatives en cap zona (Taula 10).

Taula 11. Estadístics descriptius de la densitat cel lular a les diferents zones de la retina i a tota la retina en general, a les espècies d'insectívors estudiades. ZA, zona anterior; ZE, zona equatorial; ZP, zona posterior; DM, densitat mitjana per a tota la retina. En negreta, les zones que han mostrat diferències interzonals significatives en la mateixa espècie, $p < 0.05$. Per a totes les espècies, $n = 9$. Valors de les mitjanes expressats en 10^3 cèl lules per mm^2 .

sp	Zona	Densitat bastonets		Densitat cons		Densitat fotoreceptors		Densitat ganglionars	
		\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
<i>Sm</i>	ZA	118.795	4.71	25.217	7.82	144.012	3.31	19.635	3.46
	ZE	136.724	19.69	37.176	7.31	173.899	24.90	10.537	5.22
	ZP	159.409	16.22	35.530	4.13	194.939	12.16	13.306	1.56
	DM	137.760	6.05	32.909	6.45	170.670	9.01	15.346	2.40
<i>Sc</i>	ZA	99.660	10.97	29.011	4.47	128.671	6.53	15.656	1.92
	ZE	132.361	2.10	41.428	10.12	173.789	12.22	16.295	3.59
	ZP	127.497	12.39	34.531	9.14	162.027	21.03	17.674	2.58
	DM	116.028	7.76	34.307	5.51	150.335	8.45	16.542	0.60
<i>Nf</i>	ZA	224.065	45.72	13.027	1.22	237.092	57.88	10.875	0.73
	ZE	274.453	10.92	14.666	3.70	289.119	11.54	11.822	5.98
	ZP	266.532	38.28	21.047	7.81	287.579	43.98	10.611	1.62
	DM	254.679	12.93	16.495	2.26	271.174	17.18	11.039	2.68
<i>Cr</i>	ZA	135.271	42.70	1.835	0.65	137.106	43.36	13.315	5.17
	ZE	293.212	81.27	1.715	0.61	294.928	80.70	14.366	4.18
	ZP	283.789	43.43	1.011	0.38	284.800	43.09	13.027	1.67
	DM	236.653	42.64	1.520	0.35	238.174	42.49	14.126	3.16
<i>Te</i>	ZA					65.878	7.81	15.393	5.53
	ZE					95.865	26.09	11.227	2.52
	ZP					103.282	20.68	12.805	3.36
	DM					96.522	15.27	13.142	3.77

Amb aquestes dades s'ha realitzat dues anàlisis de la variància per testar la variabilitat intra i interespecífica. En primer lloc, s'ha evidenciat la poca significació estadística ($p < 0.05$) en comparar les densitats cel lulars de les diferents zones d'estudi en les espècies estudiades. Tan sols la densitat de bastonets i de fotoreceptors de la zona anterior de la retina de *S. minutus* i *C. russula* ha estat significativament menor ($p < 0.05$) que la de la zona posterior (Taula 11). Tenint en compte, doncs, la densitat mitjana per a tota la retina, la segona anàlisi de la variància indica que les diferències interespecífiques sorgeixen exclusivament en contrastar la densitat de les cèl·lules fotoreceptores (Taula 12). Les comparacions per parells de mostres fan palesa la gran similitud entre les dues espècies de *Sorex* que, alhora, difereixen de *N. fodiens* i *C. russula* tant pel que fa a la densitat de fotoreceptors, en general, com a la densitat de bastonets i de cons. Aquestes dues últimes també difereixen entre si, respecte a la densitat de cons, i de *Talpa europaea* per la densitat de fotoreceptors. En cap cas, s'ha trobat diferències significatives interespecífiques per la densitat de cèl·lules ganglionars.

Taula 12. Resultats de l'anàlisi de la variància (ANOVA) de la densitat cel lular a la neuroretina i de les comparacions individuals entre parells de mostres entre les espècies d'insectívors estudiades. DB, densitat de bastonets; DC, densitat cons; DF, densitat de fotoreceptors; DG, densitat de cèl·lules ganglionars. X, no s'ha realitzat la comparació per manca de dades.

Variable	Comparació interespecífica											
	ANOVA											
	F	P	Sm- Sc	Sm- Nf	Sm- Cr	Sm- Te	Sc- Nf	Sc- Cr	Sc- Te	Nf- Cr	Nf- Te	Cr- Te
DB	27.86	***	---	**	**	X	**	**	X	---	X	X
DC	37.24	***	---	*	***	X	*	***	X	*	X	X
DF	33.26	***	---	**	---	---	**	*	---	---	***	***
DG	1.78	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---

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

A partir de les densitats mitjanes s'ha calculat el percentatge de bastonets així com la relació entre fotoreceptors i entre aquests i les cèl·lules ganglionars (Taula 13) que, a més de confirmar la diferent proporció en el nombre de cons i bastonets, indica el nombre de cèl·lules ganglionars que li corresponen a cada fotoreceptor per a cada espècie.

Taula 13. Percentatge de bastonets i les proporcions entre cons i bastonets i entre les cèl·lules ganglionars i els fotoreceptors (Gang : Fot) pels insectívors considerats.

Espècie	Percentatge bastonets	Proporció	
		con : bastonet	Gang : Fot
<i>S. minutus</i>	80.72	1 : 4.2	1 : 11.1
<i>S. coronatus</i>	77.18	1 : 3.4	1 : 9.1
<i>N. fodiens</i>	93.92	1 : 15.4	1 : 24.6
<i>C. russula</i>	99.36	1 : 155.7	1 : 16.9
<i>T. europaea</i>	---	- : -	1 : 7.3

Rosegadors

Anàlisi biomètrica del gruix de les capes de la neuroretina

Igual com en el cas dels insectívors, en els rosegadors també s'ha mesurat el gruix de les capes de la neuroretina en 6 zones inicials amb un gruix mínim a les zones perifèriques (1 i 6) i gruixos més elevats a les zones equatorials (2 i 5) i centrals (3 i 4) (Taulas 14-19, A; Fig. 8). Amb l'anàlisi de la variància s'ha comprovat la significació de les diferències interzonals per a cada capa i espècie i s'ha obtingut els subconjunts homogenis que han assenyalat la possibilitat d'agrupar les zones simètriques de cada hemisferi ocular (Taulas 14-19, B). Segons aquests resultats les noves zones d'estudi són: la zona anterior, constituïda per les zones 1 i 6 properes a l'ora serrata; la zona equatorial, que agrupa les zones 2 i 5 coincidents amb l'equador; i la zona posterior, que es correspon a les zones 3 i 4 properes al disc òptic.

Taula 14. A: Estadístics descriptius del gruix de les diferents capes que formen la neuroretina de *C. glareolus* a les sis zones d'estudi. Valors de les mitjanes en μm . (n = 10). **B:** Resultats de l'anàlisi de la variància i comparació de parells de mostres entre les diferents zones de la neuroretina. Fot, capa de fotoreceptors; Next, Capa nuclear externa; Pext, capa plexiforme externa; Nint, capa nuclear interna; Pint, capa plexiforme interna; Gang, capa de les cèl·lules ganglionars; Nopt, capa de les fibres del nervi òptic.

A	Gruix total		Fot		Next		Pext		Nint		Pint		Gang		Nopt	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
ZONA																
1	112.74	19.81	25.62	4.66	22.71	4.53	10.09	2.34	19.61	4.05	26.57	7.05	5.13	0.50	3.03	.095
2	197.11	13.99	37.66	5.95	40.69	4.79	13.51	1.61	35.32	4.80	55.88	5.45	7.05	0.69	7.01	2.13
3	218.48	26.78	39.37	9.27	44.16	7.11	15.26	3.65	39.67	5.12	63.52	9.92	6.94	0.56	8.82	2.65
4	223.36	29.80	42.73	7.36	42.5	6.90	15.78	3.33	39.30	7.14	62.12	9.14	7.49	0.64	9.69	1.85
5	206.11	24.23	41.39	9.42	42.59	6.42	15.15	2.99	34.70	7.50	58.86	3.75	6.99	0.69	6.46	1.95
6	119.94	14.99	27.52	5.89	21.25	3.21	9.48	1.90	19.44	3.90	33.21	4.26	5.66	0.65	3.39	1.55
B	ANOVA		Fot		Next		Pext		Nint		Pint		Gang		Nopt	
	gl		59		59		59		59		59		59		59	
	F		9.823		30.320		10.212		28.019		51.066		21.915		20.426	
	p		***		***		***		***		***		***		***	
	Subconjunts homogenis		1,6 – 2,3,5,4		6,1 – 2,4,5,3		6,1 – 2,5,3,4		6,1 – 2,5,4,3		1,6 – 2,5,4,3		1,6 – 3,5,2,4		1,6 – 5,2 – 3,4	

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

Taula 15. A: Estadístics descriptius del gruix de les diferents capes que formen la neuroretina d'*A. terrestris* a les sis zones d'estudi. Valors de les mitjanes en μm . (n = 10). **B:** Resultats de l'anàlisi de la variància i comparació de parells de mostres entre les diferents zones de la neuroretina. Fot, capa de fotoreceptors; Next, Capa nuclear externa; Pext, capa plexiforme externa; Nint, capa nuclear interna; Pint, capa plexiforme interna; Gang, capa de les cèl·lules ganglionars; Nopt, capa de les fibres del nervi òptic.

A	Gruix total		Fot		Next		Pext		Nint		Pint		Gang		Nopt	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
ZONA																
1	133.86	21.09	25.14	4.26	28.39	5.07	10.96	1.88	22.53	4.43	36.09	6.68	6.54	1.20	4.22	2.39
2	187.75	23.79	32.20	5.83	39.49	5.12	13.72	2.66	28.78	3.75	54.08	7.09	7.64	0.75	9.45	3.46
3	191.71	20.41	32.60	7.77	39.52	5.48	13.14	2.11	30.30	3.60	53.88	8.89	7.58	1.16	13.34	4.51
4	184.55	18.73	31.28	6.45	37.29	5.88	12.08	1.63	29.34	4.81	55.18	6.58	7.64	0.93	11.74	2.47
5	173.86	20.70	31.17	5.11	35.35	4.35	11.11	1.32	26.10	4.47	52.49	5.31	7.77	1.15	9.88	3.03
6	113.00	13.16	23.09	2.47	22.30	3.12	9.31	1.75	18.26	2.64	29.04	4.19	6.58	1.48	4.16	1.62

B	ANOVA	Fot	Next	Pext	Nint	Pint	Gang	Nopt
	gl	59	59	59	59	59	59	59
	F	5.225	19.938	6.868	13.542	29.010	2.469	15.625
	p	***	***	***	***	***	---	***
	Subconjunts homogenis	6,1 – 5,4,2,3	6,1 – 5,4,2,3	6,1 – 5,4,3,2	6,1 – 5,2,4,3	6,1 – 5,3,2,4	1,6,5,4,2,3	6,1 – 2,5,4,3

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

Taula 16. A: Estadístics descriptius del gruix de les diferents capes que formen la neuroretina de *M. arvalis* a les sis zones d'estudi. Valors de les mitjanes en μm . (n = 10). **B:** Resultats de l'anàlisi de la variància i comparació de parells de mostres entre les diferents zones de la neuroretina. Fot, capa de fotoreceptors; Next, Capa nuclear externa; Pext, capa plexiforme externa; Nint, capa nuclear interna; Pint, capa plexiforme interna; Gang, capa de les cèl lules ganglionars; Nopt, capa de les fibres del nervi òptic.

A		Gruix total		Fot		Next		Pext		Nint		Pint		Gang		Nopt	
ZONA	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	
1	108.48	10.75	22.18	7.03	20.82	1.88	8.25	1.47	20.99	3.12	28.19	6.64	5.61	0.72	2.55	1.36	
2	178.20	19.89	28.17	4.06	32.21	3.31	10.77	2.57	32.39	4.39	56.07	8.82	7.86	1.07	9.13	3.09	
3	212.79	9.86	34.45	5.10	38.66	3.50	12.03	1.35	40.71	3.32	64.86	400	7.48	0.55	13.50	2.26	
4	209.12	11.47	31.62	6.16	37.46	4.15	12.02	1.76	41.09	2.43	65.49	6.39	7.27	0.79	14.26	2.39	
5	162.63	18.12	24.64	5.06	30.64	3.78	9.69	2.36	28.93	5.30	54.34	6.21	7.17	0.54	6.75	2.34	
6	110.49	12.95	22.41	5.35	20.95	3.45	7.98	1.82	19.52	4.31	31.51	8.18	5.60	0.48	2.53	0.89	

B	ANOVA	Fot	Next	Pext	Nint	Pint	Gang	Nopt
	gl	59	59	59	59	59	59	59
	F	8.333	51.669	8.495	56.300	56.368	16.493	16.493
	p	***	***	***	***	***	***	***
Subconjunts homogenis		1,6 – 5,2 – 4,3	1,6 – 5,2 – 4,3	6,1 – 5,2,4,3	6,1 – 5,2 – 3,4	1,6 – 5,2 – 3,	6,1 – 5,4,3,2	6,1 – 5,2 – 4,3

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

Taula 17. A: Estadístics descriptius del gruix de les diferents capes que formen la neuroretina d'*A. sylvaticus* a les sis zones d'estudi. Valors de les mitjanes en μm . (n = 10). **B:** Resultats de l'anàlisi de la variància i comparació de parells de mostres entre les diferents zones de la neuroretina. Fot, capa de fotoreceptors; Next, Capa nuclear externa; Pext, capa plexiforme externa; Nint, capa nuclear interna; Pint, capa plexiforme interna; Gang, capa de les cèl·lules ganglionars; Nopt, capa de les fibres del nervi òptic.

ZONA	Gruix total		Fot		Next		Pext		Nint		Pint		Gang		Nopt	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
1	144.27	29.54	40.01	8.51	36.34	10.76	7.91	2.26	23.00	6.27	28.63	7.71	5.10	0.63	2.47	0.86
2	240.51	25.28	56.23	8.10	66.29	8.71	11.74	1.61	37.43	5.77	55.68	11.56	6.22	0.88	6.43	2.57
3	240.99	26.92	54.21	11.23	64.00	10.09	10.26	2.50	38.94	4.75	55.44	7.33	6.50	0.79	9.41	3.19
4	245.75	13.53	53.64	8.15	65.96	7.78	11.30	1.97	39.38	4.07	56.49	8.34	6.44	0.68	12.20	2.12
5	232.64	28.74	49.57	8.47	65.38	8.00	12.19	2.19	37.73	6.57	54.26	11.46	6.60	1.14	7.95	3.11
6	149.56	21.24	40.82	8.87	37.96	8.52	7.98	2.58	23.90	4.25	30.81	8.07	5.46	0.74	2.63	0.99

B	ANOVA	Fot	Next	Pext	Nint	Pint	Gang	Nopt
	gl	59	59	59	59	59	59	59
	F	6.213	26.149	7.269	20.803	20.800	5.665	25.869
	p	***	***	***	***	***	***	***
Subconjunts homogenis		1,6 – 4,3 – 5,2	1,6 – 3,5,4,2	1,6 – 3,4,2,5	1,6 – 2,5,3,4	1,6 – 5,3,2,4	1,6 – 2,4,3,5	1,6 – 2,5 – 3,4

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

Taula 18. A: Estadístics descriptius del gruix de les diferents capes que formen la neuroretina de *M. domesticus* a les sis zones d'estudi. Valors de les mitjanes en μm . (n = 10). **B:** Resultats de l'anàlisi de la variància i comparació de parells de mostres entre les diferents zones de la neuroretina. Fot, capa de fotoreceptors; Next, Capa nuclear externa; Pext, capa plexiforme externa; Nint, capa nuclear interna; Pint, capa plexiforme interna; Gang, capa de les cèl·lules ganglionars; Nopt, capa de les fibres del nervi òptic.

A	Gruix total		Fot		Next		Pext		Nint		Pint		Gang		Nopt	
	ZONA	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}
1	145.93	22.19	33.80	6.55	32.63	5.34	10.08	2.59	25.12	5.47	35.76	8.09	5.10	0.73	3.14	1.34
2	236.06	43.29	49.86	10.66	57.04	10.84	16.47	3.88	39.66	10.41	58.50	13.52	6.39	1.07	7.51	3.70
3	236.67	31.51	50.26	10.0	59.23	11.03	13.94	3.21	37.85	7.47	57.89	8.55	6.27	0.51	11.22	1.69
4	241.70	24.36	48.59	7.74	61.94	8.51	14.14	1.71	38.07	6.93	60.52	8.00	6.04	0.53	11.95	3.55
5	231.72	31.88	50.90	9.56	55.83	9.72	14.29	2.50	38.86	9.50	58.13	12.28	6.37	0.80	6.39	3.39
6	149.19	23.79	36.19	7.33	33.17	5.490	9.52	2.36	23.79	5.100	38.50	7.14	5.17	1.01	3.75	2.47

B	ANOVA	Fot	Next	Pext	Nint	Pint	Gang	Nopt
	gl	57	57	57	57	57	57	57
	F	7.752	22.756	9.259	8.893	12.516	5.373	15.769
	p	***	***	***	***	***	***	***
	Subconjunts homogenis	1,6 – 4,2,3,5	1,6 – 5,2,3,4	6,1 – 3,4 – 5,2	6,1 – 3,4,5,2	1,6 – 3,5,2,4	1,6 – 4,3,5,2	1,6,5,2 – 3,4

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

Taula 19. A: Estadístics descriptius del gruix de les diferents capes que formen la neuroretina de *M. spretus* a les sis zones d'estudi. Valors de les mitjanes en μm . (n = 10). **B:** Resultats de l'anàlisi de la variància i comparació de parells de mostres entre les diferents zones de la neuroretina. Fot, capa de fotoreceptors; Next, Capa nuclear externa; Pext, capa plexiforme externa; Nint, capa nuclear interna; Pint, capa plexiforme interna; Gang, capa de les cèl·lules ganglionars; Nopt, capa de les fibres del nervi òptic.

A		Gruix total		Fot		Next		Pext		Nint		Pint		Gang		Nopt	
ZONA		\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
1		147.04	23.31	37.36	8.63	32.32	8.49	9.77	2.27	23.93	5.05	35.35	10.45	5.51	0.99	2.54	0.92
2		213.97	25.71	54.98	13.35	55.30	9.04	13.67	2.25	33.33	6.79	49.95	16.93	5.90	1.20	3.69	1.76
3		239.98	24.14	54.96	11.06	59.06	11.10	15.37	2.96	42.48	6.92	58.86	14.46	6.81	1.19	8.06	2.40
4		241.14	30.78	51.10	5.33	58.47	9.84	14.82	4.05	41.34	7.65	57.48	9.878	6.79	0.70	8.29	2.36
5		220.70	30.10	52.61	11.14	57.52	6.83	14.28	3.07	39.53	7.65	48.18	12.76	6.07	1.32	3.65	1.80
6		143.72	14.74	38.15	8.27	31.75	7.38	9.83	2.19	25.26	4.34	33.67	12.37	5.22	0.83	2.65	0.89

B		ANOVA	Fot	Next	Pext	Nint	Pint	Gang	Nopt
	gl		58	58	58	58	58	58	58
	F		6.813	23.930	7.541	15.724	7.139	3.896	21.082
	p		***	***	***	***	***	*	***
Subconjunts homogenis			1,6 – 4,5,3,2	6,1 – 2,5,4,3	1,6 – 2,5 – 4,3	1,6 – 2,5,4,3	6,1 – 5,2,4,3	Un de sol	1,6,5,2 - 4,3

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

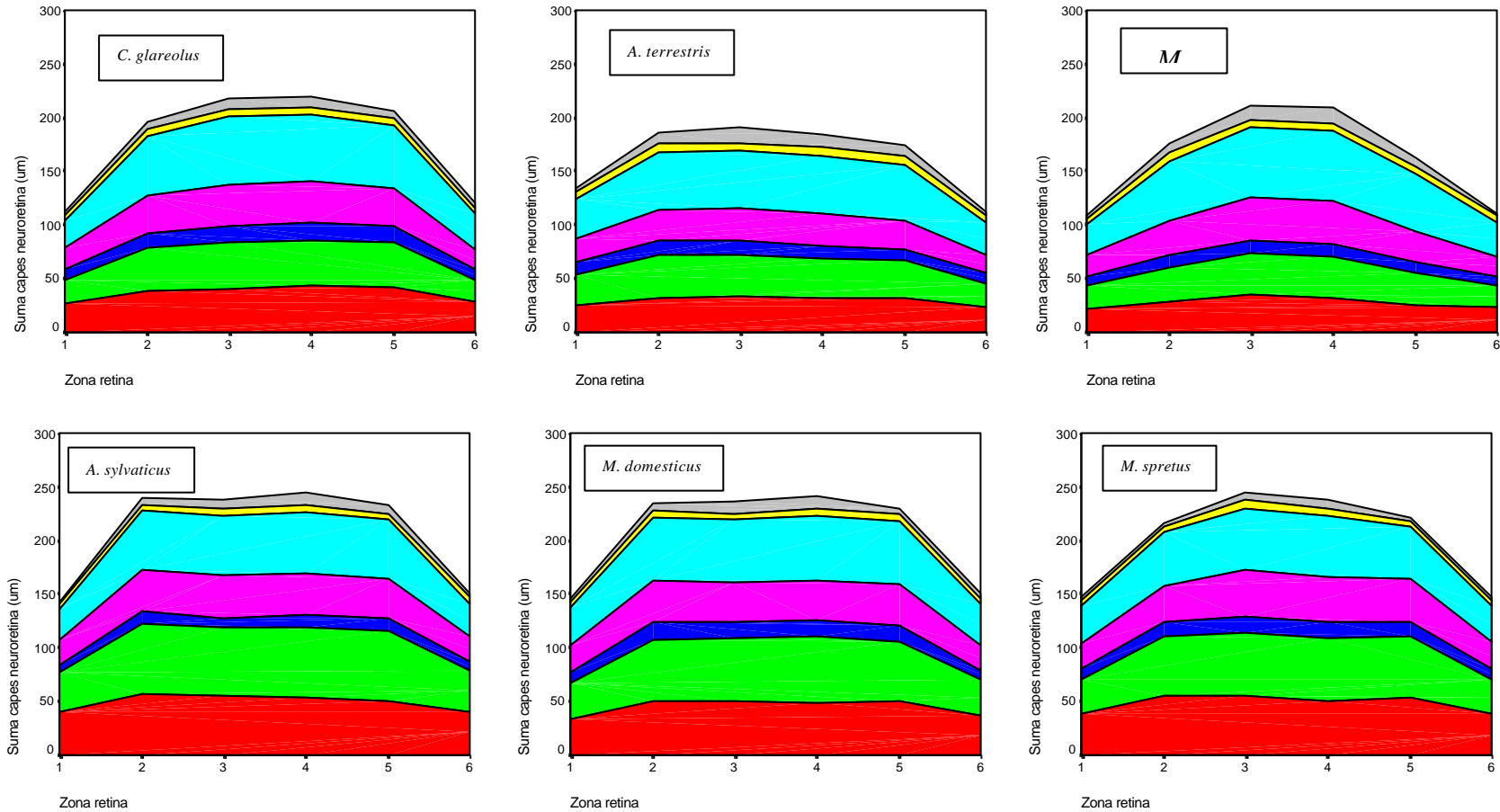


Figura 8. Representació gràfica del gruix apilat de les diferents capes de la neuroretina a les 6 zones predeterminades originalment en les espècies de rosegadors incloses a l'estudi. ■, capa de fotoreceptors; ■, capa nuclear externa; ■, capa plexiforme externa; ■, capa nuclear interna; ■, capa plexiforme interna; ■, capa de les cèl lules ganglionars; ■, capa de les fibres del nervi òptic.

En reunir les sis zones originals en només tres, el gruix de les capes neuroretinianes continua mantenint un a tendència clara a augmentar en sentit anteroposterior, com pot observar-se a la Taula 20. També s'ha calculat els gruixos mitjans a partir de totes les mesures realitzades independentment de la zona (Taula 20). En tots els casos, les capes més primes han estat la de les cèl·lules ganglionars i la de les fibres del nervi òptic seguides per la plexiforme externa. El gruix de la capa plexiforme interna ha estat molt similar en tots els rosegadors. No obstant, mentre que en els arvicolins aquesta última és amb diferència la capa més gruixuda, especialment a la zona equatorial i la posterior, en els murins mostra un gruix molt semblant o fins i tot inferior al de la capa nuclear externa i la de fotoreceptors. L'única espècie on la nuclear interna i la nuclear externa tenen gruixos similars ha estat *M. arvalis*. En general, però, la retina dels arvicolins considerats és més prima que la dels tres murins estudiats (Fig. 9).

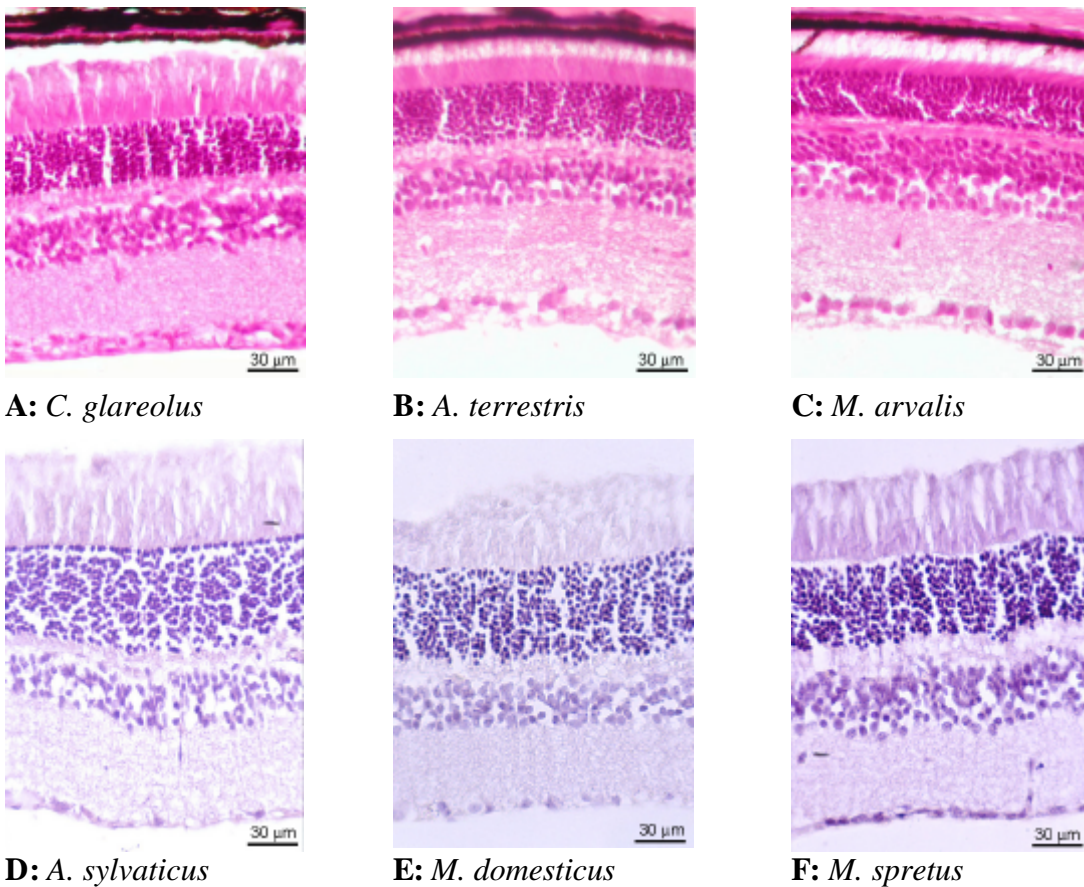


Figura 9. Imatges al microscopi òptic de les retines de les sis espècies de rosegadors estudiades.

Taula 20. Estadístics descriptius del gruix de les diferents capes que formen la neuroretina a les tres noves zones d'estudi pels rosegadors estudiats. ZA, zona anterior; ZE, zona equatorial; ZP, zona posterior; GM, gruix mitjà per a tota la retina. Valors de les mitjanes en μm . Per a totes les espècies considerades, $n = 10$.

Espècie	Zona	Gruix total		Fot		Next		Pext		Nint		Pint		Gang		Nopt	
		\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
<i>Cg</i>	ZA	116.34	13.94	26.57	4.51	21.98	3.21	9.79	1.63	19.52	3.23	29.89	4.14	5.39	0.52	3.21	0.96
	ZE	201.61	13.98	39.53	5.08	41.54	4.11	14.33	1.68	35.01	5.39	57.37	3.54	7.02	0.53	6.73	1.22
	ZP	220.92	23.16	41.73	6.91	43.16	5.92	15.52	3.21	39.49	5.26	62.82	8.97	7.21	0.50	9.61	1.11
	GM	179.62	13.50	35.72	3.28	35.52	3.36	13.21	1.70	31.34	4.07	50.02	4.63	6.54	0.37	6.52	0.71
<i>At</i>	ZA	123.43	14.11	24.11	2.92	25.34	3.45	10.13	1.04	20.39	2.70	32.57	4.77	6.60	0.91	4.19	1.67
	ZE	180.81	21.47	31.92	4.69	37.42	4.13	12.42	1.78	27.44	3.93	53.28	5.84	7.71	0.86	9.66	2.77
	ZP	188.13	18.13	31.94	6.94	38.41	5.03	12.61	1.62	29.82	3.82	54.53	6.52	7.61	0.93	12.56	3.14
	GM	164.12	15.90	29.24	3.95	33.72	3.35	11.72	1.05	25.88	3.27	46.79	4.53	7.32	0.83	8.74	2.17
<i>Ma</i>	ZA	109.49	8.40	22.29	5.97	20.88	2.16	8.11	1.03	20.25	3.35	29.83	5.98	5.61	0.68	2.54	1.04
	ZE	170.41	14.41	26.40	3.58	31.42	2.42	10.23	2.01	30.66	3.67	55.20	6.73	7.52	0.62	7.81	2.19
	ZP	210.95	8.57	33.04	4.47	38.06	3.28	12.03	1.49	40.90	2.26	65.17	4.60	7.38	0.48	13.95	1.82
	GM	163.62	8.04	27.24	4.23	30.12	1.97	10.12	1.19	30.60	2.59	50.07	4.06	6.83	0.22	7.64	0.91
<i>As</i>	ZA	146.92	21.79	40.41	7.56	37.15	8.02	7.95	2.26	23.45	4.49	29.72	6.72	5.28	0.49	2.55	0.77
	ZE	236.57	22.78	52.90	6.41	65.84	6.27	11.96	1.39	37.58	5.39	54.97	10.19	6.41	0.86	7.24	2.17
	ZP	243.37	15.94	53.93	9.18	64.98	6.52	10.78	1.48	39.16	2.37	55.97	7.26	6.47	0.60	11.25	2.26
	GM	208.95	10.64	49.08	5.31	55.99	3.04	10.23	1.33	33.40	2.75	46.88	5.80	6.05	0.46	6.61	1.11
<i>Md</i>	ZA	145.46	19.72	34.44	6.05	32.36	4.36	9.73	1.99	24.09	4.56	36.74	5.16	5.04	0.79	3.39	1.91
	ZE	229.98	34.22	49.66	8.96	55.29	8.62	14.98	2.67	38.59	8.84	57.68	9.86	6.33	0.77	6.52	2.37
	ZP	239.18	17.63	49.43	6.17	60.59	7.34	14.04	2.14	37.96	4.65	59.20	4.82	6.16	0.45	11.68	2.13
	GM	204.87	18.97	44.51	5.17	49.41	5.35	12.92	1.91	33.55	4.85	51.21	5.68	5.84	0.58	6.94	1.60
<i>Ms</i>	ZA	145.38	18.61	37.76	6.22	32.04	5.52	9.80	1.94	24.59	4.58	34.51	10.76	5.36	0.78	2.59	0.77
	ZE	216.67	21.84	52.94	10.44	56.08	6.97	13.91	2.40	36.68	6.03	49.06	9.39	5.98	0.89	3.67	1.14
	ZP	239.82	24.42	53.03	5.48	58.76	9.59	15.09	3.05	41.91	6.93	58.17	9.74	6.80	0.73	8.55	1.94
	GM	199.88	15.45	48.08	4.35	48.88	5.76	12.93	1.81	34.45	4.13	47.25	5.89	6.05	0.43	4.75	1.04

Els resultats de l'anàlisi de la variància entre les tres zones (Taula 21) han posat de manifest que, en general, la zona anterior segueix diferenciant-se significativament de la zona equatorial i la posterior, mentre que aquestes dues no acostumen a diferir entre sí, excepte en la capa de les fibres del nervi òptic i en la major part de capes de *M. arvalis* (Taula 21).

Igual com en els cas dels insectívors, degut a que els gruixos de les capes de la retina són dades del tipus composicional (veure apartat Material i mètodes), s'ha realitzat les corresponents transformacions dels valors absoluts per tal de poder aplicar les tècniques estadístiques habituals i contrastar les diferències interespecífiques de la retina de les espècies de rosegadors considerades.

Mitjançant l'anàlisi de la variància, s'ha posat de manifest que les diferències interespecífiques són significatives en totes les zones, particularment en la equatorial i la posterior, i per a totes les variables transformades, excepte la X_5 a la zona anterior, essent les variables X_6 i la X_2 les que han mostrat un grau de significació més elevat (Taula 22). De fet, la comparació entre parells de mostres indica que aquestes variables són les que més diferencien entre arvicolins i murins, tot i que també apareixen diferències entre algun membre de la mateixa subfamília (entre *A. sylvaticus* i les dues espècies de *Mus* per la X_6 i entre *M. arvalis* i els altres arvicolins per la X_2). Per la resta de variables, la retina d'*A. terrestris* és la que ha resultat ser més diferent, particularment en la X_3 , que mostra diferències amb totes les altres espècies considerades, mentre que per la X_1 , la X_4 i la X_5 només es diferencia dels murins. Apareixen altres diferències interespecífiques puntuals i amb graus de significació diferents en funció de la variable considerada.

L'anàlisi canònica realitzada a partir dels valors de les variables transformades ha proporcionat cinc funcions discriminants per a cada zona estudiada (Zona anterior, contrast de 1 a 5 : Lambda de Wilks = 0.048; $\frac{\lambda}{\lambda + 1} = 161.444$; g.l. = 30; $p < 0.001$; classifiquen correctament el 73.3% dels casos agrupats originals. Zona equatorial, contrast de 1 a 5 : Lambda de Wilks = 0.015; $\frac{\lambda}{\lambda + 1} = 217.223$; g.l. = 30; $p < 0.001$; classifiquen correctament el 89.8% dels casos agrupats originals.

Taula 21. Resultats de l'anàlisi de la variància i comparacions entre parells de mostres per les tres zones de la neuroretina de les espècies de rosegadors estudiades. Per a totes les espècies considerades, n = 10.

Variable	<i>C. glareolus</i>					<i>A. terrestris</i>					<i>M. arvalis</i>				
	F	p	ZA-ZE	ZA-ZP	ZE-ZP	F	p	ZA-ZE	ZA-ZP	ZE-ZP	F	p	ZA-ZE	ZA-ZP	ZE-ZP
Gtot	100.32	***	***	***	---	38.08	***	***	***	---	222.53	***	***	***	***
Fot	21.44	***	***	***	---	7.18	**	*	*	---	128.78	***	---	***	*
Next	67.34	***	***	***	---	29.28	***	***	***	---	105.58	***	*	***	***
Pext	17.39	***	***	***	---	8.26	**	*	*	---	15.68	***	***	***	---
Nint	49.05	***	***	***	---	19.30	***	**	***	---	107.20	***	***	***	***
Pint	84.84	***	***	***	---	45.93	***	***	***	---	97.48	***	***	**	***
Gang	38.04	***	***	***	---	4.58	*	---	---	---	31.66	***	***	***	---
Nopt	68.75	***	***	***	***	26.66	***	***	***	---	107.81	***	***	***	***

Variable	<i>A. sylvaticus</i>					<i>M. domesticus</i>					<i>M. spretus</i>				
	F	p	ZA-ZE	ZA-ZP	ZE-ZP	F	p	ZA-ZE	ZA-ZP	ZE-ZP	F	p	ZA-ZE	ZA-ZP	ZE-ZP
Gtot	69.69	***	***	***	---	38.53	***	***	***	---	51.20	***	***	***	---
Fot	9.31	**	*	**	---	13.25	***	**	**	---	13.03	***	**	**	---
Next	54.71	***	***	***	---	41.31	***	***	***	---	37.99	***	***	***	---
Pext	13.88	***	***	*	---	13.49	***	***	**	---	12.29	***	***	***	---
Nint	40.95	***	***	***	---	15.04	***	***	***	---	22.47	***	***	***	---
Pint	32.92	***	***	***	---	28.94	***	***	***	---	14.31	***	*	***	---
Gang	9.94	**	***	***	---	9.38	**	**	*	---	8.08	**	---	**	---
Nopt	54.55	***	***	***	***	34.55	***	---	***	***	53.39	***	---	***	***

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

Taula 22. Resultats de l'anàlisi de la variància de les variables transformades a partir dels gruixos de les capes de la neuroretina a les tres zones estudiades i de les comparacions individuals entre les espècies d'insectívors estudiades. ZA, zona anterior; ZE, zona equatorial; ZP, zona posterior. Per a totes les espècies, n = 9.

		ANOVA		Comparació interespecífica														
		F	p	Cg-At	Cg-Ma	At-Ma	Cg-As	Cg-Md	Cg-Ms	At-As	At-Md	At-Ms	Ma-As	Ma-Md	Ma-Ms	As-Md	As-Ms	Md-Ms
ZA	X ₁	3.86	**	---	---	---	---	---	---	---	---	*	---	---	---	---	---	---
	X ₂	8.19	***	---	---	---	---	---	---	*	---	---	***	*	**	---	---	---
	X ₃	8.19	***	---	---	---	---	*	---	---	***	**	---	**	---	---	---	---
	X ₄	6.45	***	---	---	---	---	---	---	**	---	---	*	---	---	---	---	---
	X ₅	2.89	*	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
	X ₆	36.74	***	---	---	---	***	***	***	***	**	**	**	***	*	*	***	***
ZE	X ₁	19.82	***	---	---	---	---	---	***	*	*	***	---	---	***	---	**	---
	X ₂	35.20	***	---	***	*	*	***	***	***	***	***	***	***	***	---	---	---
	X ₃	16.61	***	**	---	---	---	---	---	***	***	***	**	**	**	---	---	---
	X ₄	7.38	***	---	---	---	---	---	---	*	---	*	*	---	*	---	---	---
	X ₅	10.36	***	**	---	---	---	---	---	**	*	***	---	---	---	---	---	---
	X ₆	27.88	***	---	---	---	***	---	**	***	---	**	***	---	*	***	**	---
ZP	X ₁	12.11	***	*	**	---	---	---	---	---	---	***	---	---	***	---	---	---
	X ₂	20.95	***	---	*	---	---	**	**	**	**	**	***	***	***	---	---	---
	X ₃	12.07	***	**	---	***	---	---	---	***	***	***	---	---	---	---	---	---
	X ₄	4.94	**	---	---	---	---	---	---	**	---	---	---	---	---	---	---	---
	X ₅	5.04	*	---	---	---	---	---	---	*	---	**	---	---	---	---	---	---
	X ₆	36.36	***	---	---	---	***	***	**	***	***	*	**	**	---	**	**	---

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

Zona posterior, contrast de 1 a 5 : Lambda de Wilks = 0.014; $\div^2 = 222.556$; g.l. = 30; $p < 0.001$; classifiquen correctament el 89.8% dels casos agrupats originals). A la Figura 10-A s'indica, a tall d'exemple, la representació de les puntuacions discriminants de les dues primeres funcions, que han acumulat respectivament el 72.5% i 13.2% de la variància observada, dels exemplars analitzats a la zona posterior. Els valors obtinguts per la primera funció, correlacionada positivament amb X_6 , han permès discriminar clarament els membres de les dues subfamílies. En canvi, entre els membres de la mateixa subfamília, es produeix un cert grau d'encavalcament, bàsicament per part de *M. arvalis* en els arvicolins, i entre les tres espècies de murins. La segona funció discriminant, relacionada amb la X_1 , no ha permès discriminar entre espècies ni entre famílies.

De la mateixa manera, les anàlisis canòniques realitzades només entre les espècies d'arvicolins han proporcionat dues funcions discriminants estadísticament significatives per a cada zona estudiada (Zona anterior, contrast de 1 a 2 : Lambda de Wilks = 0.182; $\div^2 = 41.753$; g.l. = 12; $p < 0.001$; classifiquen correctament el 80.0% dels casos agrupats originals. Zona equatorial, contrast de 1 a 2 : Lambda de Wilks = 0.080; $\div^2 = 61.879$; g.l. = 12; $p < 0.001$; classifiquen correctament el 93.3% dels casos agrupats originals. Zona posterior, contrast de 1 a 2 : Lambda de Wilks = 0.069; $\div^2 = 65.360$; g.l. = 12; $p < 0.001$; classifiquen correctament el 96.7% dels casos agrupats originals). En aquesta darrera zona, tal i com es pot veure a la Figura 10-B, la primera funció, correlacionada positivament amb la variable X_3 , discrimina entre *A. terrestris* i els altres dos arvicolins, que alhora queden separats per la segona funció discriminant, correlacionada positivament amb la variable X_1 . En el cas dels murins també s'ha obtingut dues funcions discriminants per zona (Zona anterior, contrast de 1 a 2 : Lambda de Wilks = 0.323; $\div^2 = 27.676$; g.l. = 12; $p < 0.01$; classifiquen correctament el 70.0% dels casos agrupats originals. Zona equatorial, contrast de 1 a 2 : Lambda de Wilks = 0.140; $\div^2 = 46.147$; g.l. = 12; $p < 0.001$; classifiquen correctament el 93.1% dels casos agrupats originals. Zona posterior, contrast de 1 a 2 : Lambda de Wilks = 0.138; $\div^2 = 46.464$; g.l. = 12; $p < 0.001$;

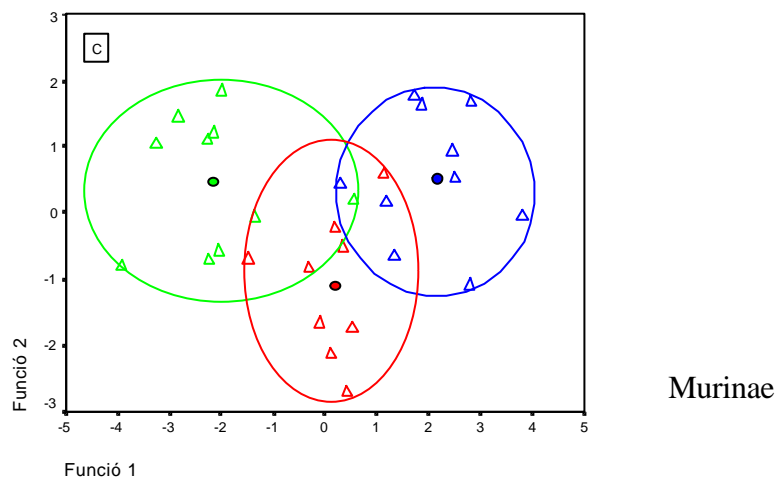
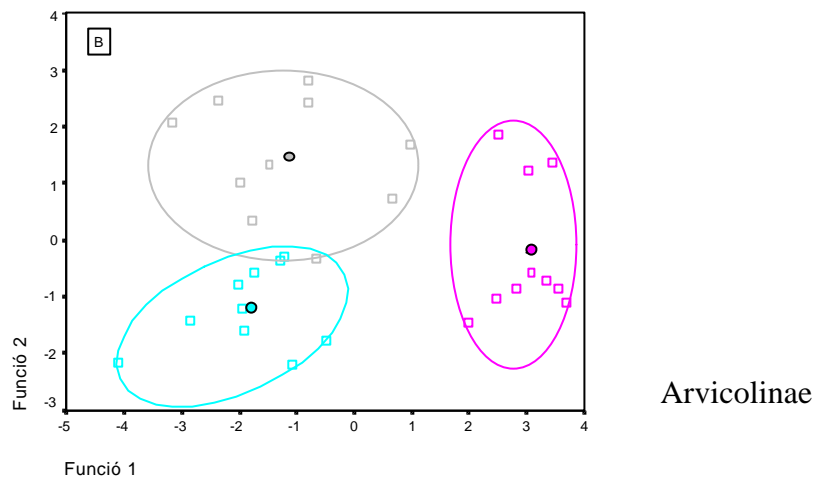
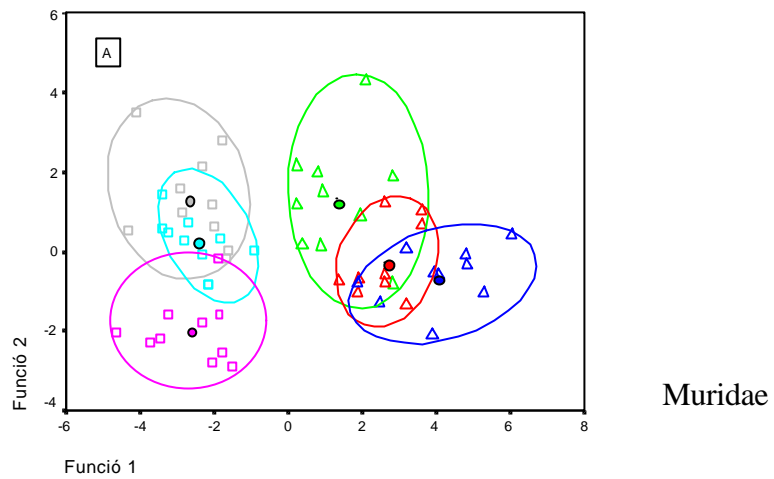


Figura 10. Representació gràfica de les puntuacions discriminants sobre els dos primers eixos canònics per les variables transformades dels gruixos de les capes de la neuroretina de la zona posterior dels rosegadors analitzats. □, *C. glareolus*; □, *A. terrestris*; □, *M. arvalis*; △, *A. sylvaticus*; △, *M. domesticus*; △, *M. spretus*.

classifiquen correctament el 86.2% dels casos agrupats originals). Com en els casos precedents, a la Fig. 10-C es representen les puntuacions discriminants sobre els eixos canònics de les dues funcions per a la zona posterior. En ambdues funcions, relacionades positivament amb la variable X_6 , es registra un notable encavalcament entre les tres espècies amb un individu d'*A. sylvaticus* i un de *M. spretus* classificats com *M. domesticus*, i dos individus d'aquesta espècie agrupats amb *A. sylvaticus* i amb *M. spretus* respectivament.

En l'anàlisi jeràrquica de conglomerats realitzada a partir dels valors absoluts dels gruixos de les capes neuroretinianes permet constatar una gran relació amb la posició taxonòmica de les espècies considerades, ja que cada subfamília queda agrupada en un mateix cluster (Fig. 11). Alhora es constaten certes diferències entre els membres de la mateixa subfamília, especialment entre els arvicolins, que segurament estan relacionades amb els diferents patrons d'activitat temporal propis de cada espècie.

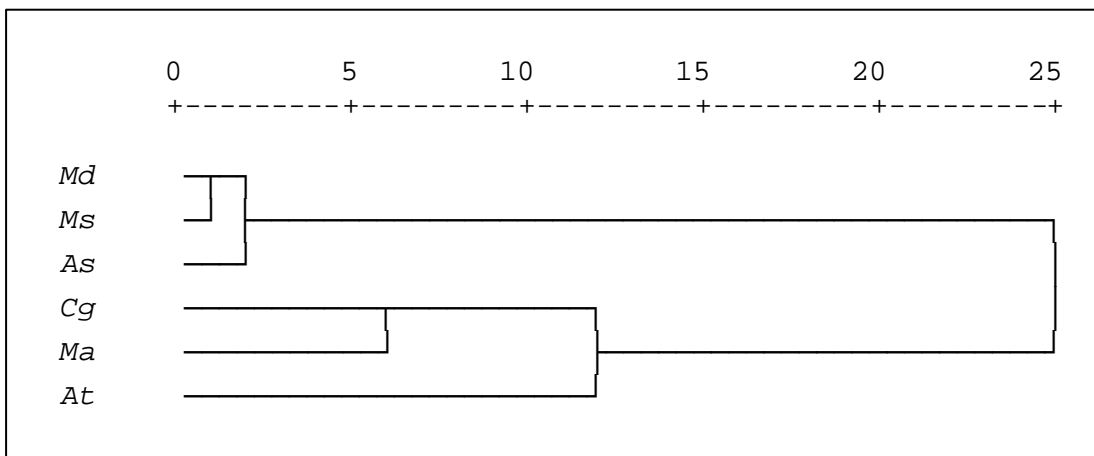


Figura 11. Dendrograma obtingut a partir de les mitjanes dels valors absoluts dels gruixos de les capes neuroretinianes pels rosegadors estudiats.

Anàlisi biomètrica de la densitat cel·lular de la neuroretina

Com en el cas dels insectívors, per poder calcular la densitat cel·lular a la retina dels rosegadors cal mesurar els diàmetres dels perfils cel·lulars i del nombre de cèl·lules presents en una àrea determinada de la retina. En aquests sentit, a la Taula 23 es mostren els valors mitjans dels diàmetres màxims de les cèl·lules fotoreceptores i ganglionars de les sis espècies de rosegadors analitzades a les tres zones d'estudi, així com el diàmetre cel·lular mitjà per a tota la retina. Pot observar-se com en tots els casos els bastonets són més petits que els cons i el diàmetre horitzontal és sempre menor que el vertical. Les cèl·lules ganglionars, amb diàmetres superiors als dels fotoreceptors, acostumen a ser bastant esfèriques. En realitzar l'anàlisi de la variància per determinar la variabilitat intraespecífica i interespecífica s'ha comprovat que les lleugeres diferències entre els diàmetres cel·lulars que s'observen en les tres zones d'estudi no han estat significatives, com tampoc ho han estat entre les diferents espècies estudiades.

Pel que fa al recompte cel·lular, a la Taula 24 s'indiquen el nombre de cèl·lules retinianes comptabilitzades per a cada espècie, en funció de la zona d'estudi. En general, el nombre de cèl·lules augmenta en sentit anteroposterior essent els valors de la zona anterior significativament inferiors als de la zona posterior amb graus de significació que oscil·len entre $p < 0.05$ i $p < 0.001$. Tan sols el nombre de cèl·lules ganglionars no ha estat estadísticament significatiu en contrastar les tres zones d'estudi.

Amb aquestes dades de diàmetre i nombre cel·lular i aplicant l'equació de Van der Meer i Anker (1986) s'ha obtingut les densitats dels bastonets, cons i cèl·lules ganglionars, per a cada espècie i zona (Taula 25). També s'ha calculat la densitat cel·lular mitjana de la retina a partir de la mitjana de totes les dades disponibles, independentment de la zona. De la mateixa manera que s'ha descrit pels insectívors, en no disposar-se dels diàmetres de les cèl·lules de la capa nuclear interna, no s'ha pogut calcular la densitat cel·lular d'aquesta capa. Els resultats posen de manifest que

Taula 23. Estadístics descriptius dels diàmetres dels nuclis de les cèl·lules fotoreceptores i ganglionars de la retina dels rosegadors analitzats. Valors de les mitjanes expressats en μm . ZA, zona anterior; ZE, zona equatorial; ZP, zona posterior. DCM, diàmetre cel·lular mitjà. Per a totes les espècies $n=9$.

Espècie	Zona	Bastonets				Cons				Ganglionars			
		Diàmetre horitzontal		Diàmetre vertical		Diàmetre horitzontal		Diàmetre vertical		Diàmetre horitzontal		Diàmetre vertical	
		\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
<i>C. glareolus</i>	ZA	4.09	0.11	4.19	0.60	4.48	0.20	6.23	0.13	9.77	2.16	7.11	1.21
	ZE	3.89	0.42	4.76	0.40	4.57	0.52	7.00	0.66	9.98	0.87	9.90	1.92
	ZP	3.95	0.51	4.69	0.51	4.06	0.36	7.28	0.41	9.22	2.32	8.47	2.46
	DCM	3.98	0.35	4.54	0.52	4.37	0.34	6.84	0.61	9.66	1.68	8.49	2.06
<i>A. terrestris</i>	ZA	4.04	0.47	4.33	2.37	5.00	0.02	4.00	0.02	8.94	1.51	9.05	1.70
	ZE	3.98	0.31	4.28	0.46	4.30	0.43	6.53	0.23	8.93	1.19	9.26	2.42
	ZP	3.80	0.17	4.78	0.34	4.11	0.19	6.06	0.42	8.65	2.73	8.85	0.85
	DCM	3.94	0.31	4.46	0.39	4.32	0.42	5.97	0.94	8.84	1.58	9.05	1.55
<i>M. arvalis</i>	ZA	3.65	0.19	4.01	0.10	3.84	0.08	5.38	1.17	8.59	0.41	8.82	0.19
	ZE	3.67	0.33	4.11	0.19	3.74	0.39	5.59	0.18	10.54	0.91	10.00	0.02
	ZP	3.50	0.28	4.22	0.39	3.27	0.31	5.90	0.30	7.11	2.26	7.42	2.39
	DCM	3.61	0.25	4.11	2.24	3.62	0.36	5.62	0.65	8.52	1.91	8.39	1.71
<i>A. sylvaticus</i>	ZA	3.95	0.38	4.78	0.60	3.95	0.80	6.36	0.58	7.59	0.59	7.34	2.41
	ZE	3.99	0.27	5.05	0.24	4.67	0.97	6.83	1.98	8.41	0.43	8.13	1.14
	ZP	3.84	0.20	5.28	0.81	4.22	0.71	6.43	0.92	8.00	0.37	8.06	0.33
	DCM	3.93	0.25	5.04	0.47	4.28	0.54	6.54	1.10	8.00	0.22	7.84	0.26
<i>M. domesticus</i>	ZA	3.76	0.12	4.01	0.54	4.39	0.79	5.75	0.22	8.62	2.08	10.85	0.00
	ZE	3.97	0.10	4.66	0.73	4.81	0.32	7.22	0.66	9.92	0.83	8.70	1.15
	ZP	3.88	0.24	4.61	0.61	4.42	0.57	7.41	0.80	9.77	1.17	10.83	0.62
	DCM	3.87	0.16	4.40	0.63	4.55	0.55	6.74	0.96	9.50	1.28	9.77	1.40
<i>M. spretus</i>	ZA	3.76	0.12	4.03	0.24	4.00	0.51	6.85	1.14	8.51	1.29	8.83	1.22
	ZE	3.48	0.39	4.69	0.51	3.81	0.29	5.88	0.62	10.02	3.04	9.76	0.96
	ZP	3.67	0.00	4.84	0.01	3.86	0.80	7.89	1.19	9.00	0.01	9.13	0.00
	DCM	3.63	0.27	4.42	0.51	3.90	0.45	6.75	1.18	9.37	2.14	9.34	0.94

Taula 24. Estadístics descriptius resultants del recompte cel lular dut a terme per a cada espècie de rosegadors. ZA, zona anterior; ZE, zona equatorial; ZP, zona posterior. Per a totes les espècies, n = 9.

Espècie	Zona	n bastonets		n cons		n cèl. nint		n ganglionars	
		\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
<i>C. glareolus</i>	ZA	46.00	7.62	1.33	0.34	20.78	3.10	3.22	0.51
	ZE	70.78	6.30	3.67	0.88	28.33	3.00	2.78	0.39
	ZP	81.22	3.09	4.33	0.67	40.22	3.47	3.84	0.23
<i>A. terrestris</i>	ZA	41.78	1.57	0.16	0.03	19.00	3.28	2.89	0.51
	ZE	72.33	8.89	1.89	0.84	26.56	1.17	2.94	1.83
	ZP	76.33	15.60	2.89	0.38	30.67	5.70	2.78	0.51
<i>M. arvalis</i>	ZA	43.22	7.19	6.67	2.40	25.56	3.47	3.72	0.74
	ZE	78.22	11.43	7.11	1.83	36.89	7.74	3.67	0.47
	ZP	74.00	10.12	6.33	0.67	35.33	4.05	3.34	0.58
<i>A. sylvaticus</i>	ZA	99.11	8.80	1.78	0.79	30.89	3.30	3.67	0.58
	ZE	118.11	7.75	1.89	0.78	33.56	2.22	3.78	1.07
	ZP	120.67	16.031	2.17	0.23	37.17	3.54	4.00	0.63
<i>M. domesticus</i>	ZA	61.44	4.77	2.00	0.88	20.67	4.04	3.33	0.88
	ZE	84.11	8.80	1.89	0.87	27.89	2.04	3.78	0.77
	ZP	82.83	12.50	2.33	0.84	26.34	0.47	4.33	0.82
<i>M. spretus</i>	ZA	61.22	9.90	1.56	0.77	27.00	6.51	4.17	0.29
	ZE	92.89	15.38	1.55	0.69	28.78	9.22	3.33	0.87
	ZP	111.78	3.67	2.11	0.19	42.89	1.26	4.50	1.59

els murins, especialment *A. sylvaticus*, tenen més bastonets que els arvicolins i, en conseqüència, més cèl lules fotoreceptores en general. Al mateix temps, la densitat dels cons ha estat sempre superior en els arvicolins, especialment en *M. arvalis*. En canvi, totes les espècies mostren una densitat de cèl lules ganglionars molt similar, independentment de la subfamília a la que pertanyen (Taula 25).

L'anàlisi de la variància realitzada amb les densitats de les cèl lules neuroretinians a les diferents zones considerades ha constatat que només els arvicolins manifesten una certa variabilitat intraespecífica, tant pels cons com pels bastonets, preferentment entre la zona anterior i les altres dues. També s'ha posat de manifest l'absència de diferències interzonals significatives respecte a la densitat de la capa de les cèl lules ganglionars (Taula 26).

Taula 25. Estadístics descriptius de la densitat cel lular a les diferents zones de la retina i a tota la retina en general, a les espècies de rosegadors estudiades. ZA, zona anterior; ZE, zona equatorial; ZP, zona posterior; DM, densitat mitjana per a tota la retina. Per a totes les espècies, n = 9. Valors de les mitjanes expressats en 10^3 cèl lules per mm^2 .

Espècie	Zona	Densitat bastonets		Densitat cons		Densitat fotoreceptors		Densitat ganglionars	
		\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
<i>Cg</i>	ZA	215.460	33.23	5.920	1.36	221.381	33.54	7.286	0.65
	ZE	350.524	18.56	15.624	337	366.148	17.88	6.452	1.23
	ZP	394.844	51.06	19.650	2.91	414.494	53.51	8.570	1.03
	DM	320.276	17.68	13.731	0.89	334.008	18.27	7.329	0.32
<i>At</i>	ZA	198.910	11.55	2.047	0.11	194.326	1.78	7.120	1.27
	ZE	345.907	66.20	11.195	1.30	357.102	66.30	9.789	3.32
	ZP	377.749	77.44	13.747	2.27	391.496	79.59	7.544	1.53
	DM	307.522	42.02	10.138	1.93	317.661	43.32	8.151	0.58
<i>Ma</i>	ZA	221.527	39.78	31.403	11.42	252.930	51.14	9.416	2.33
	ZE	401.098	81.37	36.576	12.50	437.674	93.56	8.262	1.13
	ZP	403.659	64.41	32.609	5.03	436.267	61.72	10.977	2.50
	DM	342.095	49.74	33.529	8.31	375.624	55.39	10.062	2.43
<i>As</i>	ZA	479.939	33.13	7.264	2.05	487.104	26.50	11.871	0.79
	ZE	577.904	45.99	7.822	2.56	585.726	43.84	10.647	1.78
	ZP	594.627	90.50	10.545	0.24	605.173	90.26	11.147	0.13
	DM	550.823	36.49	7.759	4.02	558.582	33.25	11.233	0.41
<i>Md</i>	ZA	309.772	28.53	8.788	2.77	318.559	26.60	10.077	1.79
	ZE	405.224	47.80	10.001	0.29	415.225	48.05	8.059	1.31
	ZP	400.172	51.36	5.596	2.04	405.768	53.40	10.132	3.23
	DM	366.382	38.99	8.488	0.41	374.870	38.63	9.390	1.06
<i>Ms</i>	ZA	308.454	58.15	7.589	3.90	316.043	59.30	9.230	1.01
	ZE	404.830	68.70	8.071	4.21	412.901	72.90	8.056	3.76
	ZP	457.879	25.03	10.279	1.41	468.158	26.07	10.387	4.13
	DM	390.388	39.24	8.646	1.85	399.034	40.51	9.224	2.35

Taula 26. Resultats de l'anàlisi de la variància (ANOVA) i de les comparacions interzonals de les diferents densitats cel·lulars entre parells de mostres en les espècies de rosegadors estudiades. ZA = Zona anterior; ZE = Zona equatorial; ZP = Zona posterior. No s'ha inclòs la densitat de la capa nuclear interna ni la de les cèl·lules ganglionars per manca de diferències interzonals.

	ANOVA		Comparació interzonal		
	F	p	ZA-ZE	ZA-ZP	ZE-ZP
Densitat bastonets					
<i>C. glareolus</i>	19.376	*	*	**	---
<i>A. terrestris</i>	7.791	*	---	*	---
<i>M. arvalis</i>	7.945	*	*	*	---
<i>A. sylvaticus</i>	3.577	---	---	---	---
<i>M. domesticus</i>	4.640	---	---	---	---
<i>M. spretus</i>	5.917	---	---	---	---
Densitat cons					
<i>C. glareolus</i>	20.711	**	*	**	---
<i>A. terrestris</i>	31.503	**	**	**	---
<i>M. arvalis</i>	0.211	---	---	---	---
<i>A. sylvaticus</i>	0.310	---	---	---	---
<i>M. domesticus</i>	3.029	---	---	---	---
<i>M. spretus</i>	0.530	---	---	---	---
Densitat fotoreceptors					
<i>C. glareolus</i>	21.084	**	**	*	---
<i>A. terrestris</i>	5.866	---	---	---	---
<i>M. arvalis</i>	6.695	*	---	---	---
<i>A. sylvaticus</i>	4.046	---	---	---	---
<i>M. domesticus</i>	4.583	---	---	---	---
<i>M. spretus</i>	5.611	---	---	---	---

La variabilitat interespecífica s'evidencia fonamentalment en la densitat dels dos tipus de cèl·lules fotoreptores de les tres zones considerades (Taula 27). En les comparacions per parells de mostres, són *A. sylvaticus*, per la densitat de bastonets i fotoreceptors en general, i *M. arvalis* per la de cons, les úniques espècies que difereixen de la resta, fins i tot amb espècies de la mateixa subfamília. En canvi, no

Taula 27. Resultats de l'anàlisi de la variància per la densitat cel·lular a la neuroretina i de les comparacions individuals entre parells de mostres entre les espècies de rosegadors estudiades. DB, densitat de bastonets; DC, densitat cons; DF, densitat de fotoreceptors; DG, densitat de cèl·lules ganglionars.

		Comparació interespecífica																			
		ANOVA		Cg-At	Cg-Ma	At-Ma	Cg-As	Cg-Md	Cg-Ms	At-As	At-Md	At-Ms	Ma-As	Ma-Md	Ma-Ms	As-Md	As-Ms	Md-Ms			
		F	p																		
ZA	DB	24.54	***	---	---	---	***	---	---	***	---	---	***	---	---	**	**	---			
	DC	8.47	**	---	*	*	---	---	---	---	---	---	*	*	*	---	---	---			
	DF	19.54	***	---	---	---	***	---	---	***	---	---	**	---	---	*	*	---			
	DG	4.84	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---			
ZE		6.31	**	---	---	---	*	---	---	*	---	---	---	---	---	---	---	---			
		11.25	***	---	*	**	---	---	---	---	---	---	***	***	**	---	---	---			
		5.35	*	---	---	---	*	---	---	*	---	---	**	**	---	---	---	---			
		1.12	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---			
ZP		6.00	*	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---			
		29.19	***	---	*	**	---	---	---	**	---	---	***	***	***	---	---	---			
		5.46	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---			
		0.78	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---			

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

han aparegut divergències interespecífiques per la densitat de les cèl lules ganglionars, ja que totes les espècies mostren una densitat molt similar.

A partir dels valors mitjans de les densitats dels diferents tipus cel lulars, s'ha calculat el percentatge de bastonets així com les proporcions entre els dos tipus de fotoreceptors i entre els fotoreceptors i les cèl lules ganglionars (Taula 28). S'observa que en totes les espècies els bastonets són les cèl lules predominants, especialment en els murins, en general, i en *A. sylvaticus*, en particular, a on hi ha un con per cada 71 bastonet. En canvi, *M. arvalis* presenta un con per tan sols 10 bastonets. Tornen a ser aquestes dues espècies, *A. sylvaticus* i *M. arvalis*, les que presenten els valors màxims i mínims respecte la proporció entre fotoreceptors i cèl lules ganglionars.

Taula 28. Percentatge de bastonets i les proporcions entre cons i bastonets i entre les cèl lules ganglionars i els fotoreceptors (Gang : Fot), per les espècies de rosegadors considerades.

Espècie	Percentatge bastonets	Proporció	
		con : bastonet	Gang : Fot
<i>C. glareolus</i>	95.89	1 : 23.33	1 : 45.57
<i>A. terrestris</i>	96.81	1 : 30.33	1 : 38.97
<i>M. arvalis</i>	91.07	1 : 10.20	1 : 37.33
<i>A. sylvaticus</i>	98.61	1 : 70.99	1 : 49.73
<i>M. domesticus</i>	97.74	1 : 43.16	1 : 39.92
<i>M. spretus</i>	97.83	1 : 45.15	1 : 43.26

4. DISCUSSIÓ

Excepte a *T. europaea*, totes les capes de les retines dels insectívors i rosegadors considerats estan ben desenvolupades i no mostren cap signe de regressió malgrat les reduï des dimensions oculars, igual com s'ha constatat en elCapítol 2. Totes elles responen a una estructura bàsica, típica per a tots els vertebrats, encara que la mida, forma, nombre i disposició de les seves cèl lules poden presentar variacions més o

menys perceptibles. Segons autors com Detwiler (1940), Walls (1963), Ali & Klyne (1985a i b) i Collin (1999), entre d'altres, aquestes variacions reflectirien els hàbits i hàbitats als quals s'han adaptat cada espècie. En general, la retina dels vertebrats nocturns està sempre dominada per bastonets i un nombre més o menys elevat de cons, en funció de si l'ull també pot ser útil durant del dia o no. Els bastonets tendeixen a ser nombrosos i estan més o menys agrupats. Els seus segments externs, situats a la capa de fotoreceptors, tendeixen a ser el més llarg possible per facilitar la captura dels escassos fotons que hi ha en condicions escotòpiques (Bassi & Power, 1990; Locket, 1999). Els seus nuclis, de mides i formes variades, estan situats a la capa nuclear externa i es disposen en varies fileres, degut a que són més amples que els segments externs (veure Capítol 2) i no tenen prou espai per situar-se uns al costat dels altres. Generalment, els bastonets mostren un grau de convergència molt elevat cap a les cèl·lules bipolars que, alhora, també convergeixen fortament cap a les ganglionars. Aquestes convergències, denominades també "sumacions" (Walls, 1963), consisteixen en que diverses cèl·lules retinianes "sumen" els seus impulsos nerviosos, per estimular a una sola cèl·lula de l'estrat immediatament més intern. D'aquesta manera, s'afavoreix la sensibilitat a la llum sacrificant, però, el poder resolutiu de la retina (Walls, 1963; Aly & Klyne, 1985a i b; Levine, 1985; Locket, 1999; Kardong, 1999). Així doncs en els vertebrats, la retina nocturna es caracteritza per tenir una capa de fotoreceptors i la nuclear externa molt gruixudes, una capa nuclear interna molt més prima, i poques cèl·lules ganglionars (Fig. 12).

En canvi, a les retines dels vertebrats diürns que habiten medis ben il·luminats, hi predominen els cons, tot i que el nombre de bastonets també sol ser elevat, especialment en les espècies arrítmiques. La capa de fotoreceptors és més prima que en les retines nocturnes ja que en condicions fotòpiques no hi ha necessitat de tenir segments externs llargs, perquè hi ha llum suficient per activar als fotoreceptors (Locket, 1999). Els cons acostumen a tenir els segments externs més amples que el nuclis (veure Capítol 2) per la qual cosa, aquests tenen més espai per disposar-se en una sola filera just per sota de la membrana limitant externa. Com que els nuclis també són més grans que els dels bastonets, en una mateixa àrea de retina podran acomodar-se menys nuclis i, com a conseqüència, la capa nuclear externa serà més

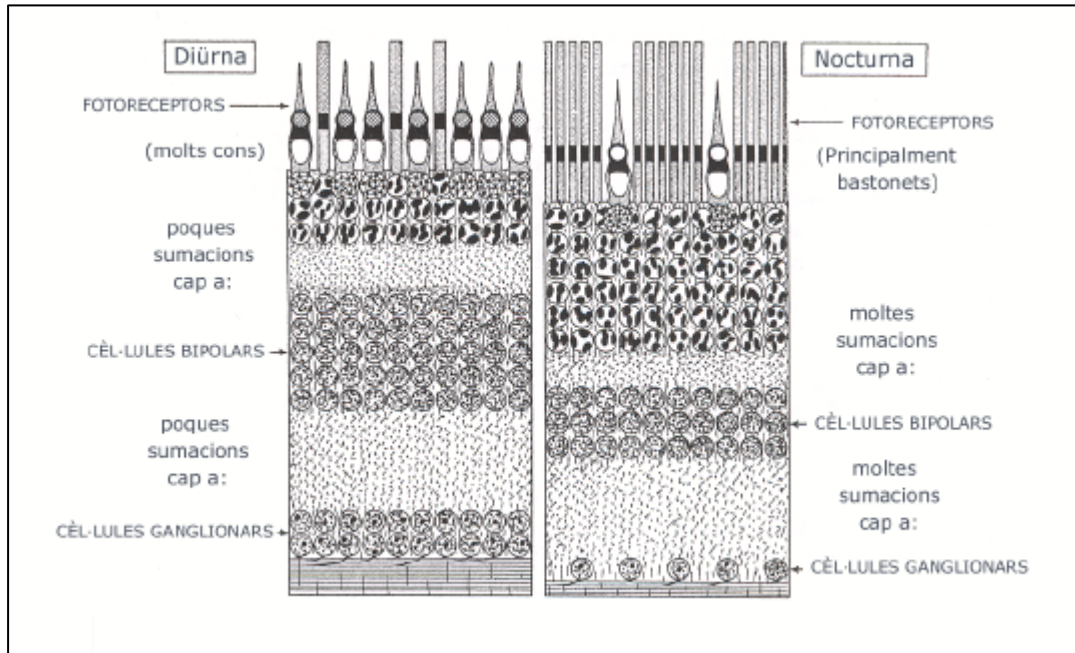


Figura 12. Esquema d'una retina diürna i una altra nocturna. Segons Walls, 1963.

prima que en els nocturns (Ali & Klyne, 1985b). A més, a les retines diürnes no acostumen a haver-hi tantes sumacions com a les nocturnes (Walls, 1963) pel que la capa nuclear interna i la de cèl·lules ganglionars seran més gruixudes, ja que tindran més cèl·lules (Thompson, 1991). En conseqüència, l'agudeses visual serà més gran a les espècies diürnes que a les nocturnes. Segons aquest darrer autor, una retina estrictament diürna pot distingir-se a simple vista d'una estrictament nocturna, perquè a la primera la capa nuclear interna és normalment més gruixuda que l'externa, essent al contrari en les retines nocturnes (Fig. 12). La diferència però no és tan clara en les espècies de vida més arrítmica o crepuscular, ja que les seves retines hauran de tenir característiques intermèdies, per tal d'aconseguir una bona sensibilitat quan els nivells d'il·luminació són baixos i una agudeses visual raonable quan la il·luminació sigui més elevada (Ali & Klyne, 1895b). A més, també hi ha casos en els que una espècie ha hagut de canviar els seus patrons d'activitat temporal per adaptar-se a noves situacions, el que provocarà que la seva retina pugui presentar trets estructurals diürns i nocturns alhora (Feldman & Phillips, 1984; Kronfeld-Schor *et al.*, 2001).

El percentatge relatiu de cons i bastonets d'una retina també pot correlacionar-se amb els patrons d'activitat temporal d'una espècie determinada (Feldman & Phillips, 1984). Així, els mamífers amb retines formades quasi exclusivament per bastonets (99% o més) possiblement tindran una agudesia visual pobre però seran capaços de veure bé en condicions de baixa il·luminació. En canvi, les espècies amb retines formades majoritàriament per cons (més del 60%) tindran una excel·lent visió, però només en condicions d'alta il·luminació. Un tercer grup, format per espècies amb retines mixtes (entre 5 i 25% de cons), poden considerar-se com diürnes, però amb una certa habilitat de veure-hi en condicions de baixa intensitat lluminosa (Feldman & Phillips, 1984). Aquestes variacions bastonet-con, influiran no només en el llindar d'estimulació sinó també en la discriminació de la visió en color (Jacobs, 1993).

Com a la majoria de mamífers (Branis, 1981; Long & Fisher, 1983; Müller & Peichl, 1989; Buttery, *et al.*, 1991; DiLoreto *et al.*, 1994), el gruix de les capes neuroretinarianes dels insectívors i rosegadors estudiats ha variat en funció de la zona de la retina considerada. En general, el gruix de totes les capes augmenta en sentit anteroposterior, assolint-se els gruixos màxims a la zona propera al disc òptic. Com s'ha comentat al Capítol 4, aquest fet es deu a que el desenvolupament de la retina comença sempre per la zona posterior de l'ull i progressa cap a la zona perifèrica, no només per insectívors (Branis, 1985b; Mišek, 1988; Sprando *et al.*, 1989) i per murins (Braekevelt & Hollenberg, 1970; Pei & Rhodin, 1970; Kaufman, 1992) sinó també en humans (Barishak, 1992; Forrester *et al.*, 1996). D'aquesta manera, la diferenciació i el gruix de les capes d'aquesta zona són, en general, significativament menors que a les zones equatorial i posterior. En totes les espècies analitzades s'ha constatat la simetria entre les zones dels dos hemisferis oculars, situades a la mateixa distància de l'ora serrata i del disc òptic, en el sentit que el gruix de totes les capes ha estat molt similar, tal i com també han constatat Buttery *et al.* (1991), tant a les retines de mamífers placentaris (*Rattus* sp, *Cavia cobaya*, *Felis catus*) com marsupials (*Trichosurus vulpecula* i *Dasyurus viverrinus*) i DiLoreto *et al.* (1994) a *Rattus*. Aquest fet ha permès agrupar les zones simètriques i obtenir 3 zones d'estudi, l'anterior, l'equatorial i la posterior.

Insectívors

Els resultats obtinguts en el present capítol pels gruixos de les capes neuroretinianes coincideixen amb els aportats per Branis (1981) per *S. minutus*, *N. fodiens*, i altres espècies afines (*S. araneus*, *S. alpinus*, *C. leucodon*, *C. suaveolens* i *N. anomalus*). Cal assenyalar, però que els valors indicats per aquest autor a cada capa són més o menys diferents, segons la zona i l'espècie contrastada. Aquest fet possiblement es deu a la diferent metodologia emprada (veure Capítol 2 i 4).

Com a la majoria de vertebrats (Rochon-Duvigneaud, 1943; Walls, 1963; Ali & Klyne, 1985b; Hogan *et al.*, 1971; Foelix *et al.*, 1987; Locket, 1999), a totes les espècies de sorícids considerades, el diàmetre vertical dels perfils nuclears dels fotoreceptors és més gran que l'horitzontal i sempre els cons són més voluminosos que els bastonets. No obstant, les dades obtingudes són sensiblement superiors a les aportades per Branis (1981) per la retina d'insectívors centreeuropeus, que assenyala uns diàmetres de 2.5 μm x 3.5 μm pels bastonets i de 3 μm x 5 μm pels cons dels sorícids en general. Cal tenir en compte però que, possiblement, aquest autor es refereix als valors mitjans de tots els nuclis de cons i bastonets i no només als dels nuclis més grans tal i com s'ha mesurat en el present estudi. Ara bé, el fet que a la capa de cèl lules ganglionars s'hagi considerat tan sols els perfils nuclears més grans assegura que realment s'estan mesurant les cèl lules ganglionars i no les cèl lules glials ni les cèl lules amacrines desplaçades, que també poden trobar-se en aquesta capa, i que acostumen a ser més petites (veure Capítol 2 i Hughes, 1977; Dräger & Olsen, 1981; Long & Fisher, 1983).

S'ha constatat que el nombre de cèl lules presents en un segment de 50 μm de longitud i la densitat cel lular a les diferents capes retinianes ha variat en funció de la zona, encara que no de forma significativa, essent la zona anterior la que mostra una densitat més baixa. Aquesta variació interzonal ha estat també ressenyada per Grün & Schwammberger (1980) a *S. coronatus*, *N. fodiens* i *C. russula*. En general, les densitats cel lulars de la neuroretina indicades en el present capítol són inferiors a les reportades per insectívors centreeuropeus (de 220000 a 465000 fotoreceptors/ mm^2 ; Branis, 1981 i 1994), possiblement degut a dos factors principals: en primer lloc, en

el present estudi només s'ha tingut en compte els diàmetres dels nuclis més grans situats a l'àrea de recompte i per tant, la densitat està subestimada; en segon lloc, el mètode d'estimació de la densitat també ha estat diferent. No obstant, quan es comparen els percentatges de bastonets i els quocients entre els diferents tipus de cèl·lules retinianes, les diferències s'atenuen considerablement. Així, si per *S. minutus* s'ha calculat que el 80.72% de fotoreceptors són bastonets amb una proporció con : bastonet de 1 : 4, Branis (1981) indica un 86% de bastonets i una proporció de 1 : 6. De la mateixa manera, el percentatge de bastonets calculat per *N. fodiens* ha estat d'un 93.92% i la proporció de 1 : 15 respectivament, mentre que per Branis (1981) ha estat del 94.29% i la proporció de 1 : 16:17. Les proporcions aportades per Grün & Schwammberger (1980) són lleugerament diferents, de 1 : 2 en certes zones (sense especificar) de la retina de *S. coronatus* i des de 1 : 3 fins a 1 : 13 en diferents zones de la retina de *N. fodiens*; també indiquen la dificultat en identificar i comptar els cons de *C. russula*, no donant cap valor concret. Per aquests mateixos autors, les proporcions entre cèl·lules ganglionars i fotoreceptors són elevades, de 1 : 10 o 12 a *S. coronatus* (similars a les trobades en del present treball) i a *C. russula* i de 1 : 13 o més per *Neomys* (sensiblement més baixes que les comptabilitzades en el present treball).

Les anàlisis comparatives de la biometria de les capes retinianes dels insectívors mostra que, a més de similituds més o menys acusades en funció de la proximitat filogenètica, apareixen certes diferències que en molts casos estan correlacionades amb l'estratègia biotòpica de cada espècie. En aquest sentit, i tenint en compte els models generals descrits anteriorment per retines nocturnes i diürnes, es desprèn que les dues espècies de *Sorex* mostren millors adaptacions retinianes a la visió fotòpica que *N. fodiens* i, particularment que *C. russula*. Com ha succeït en altres capítols, el cas de *T. europaea* necessita un comentari a part.

Ambdues espècies del gènere *Sorex* mostren característiques biomètriques quasi bé idèntiques entre si i en cap cas les lleugeres diferències que s'ha detectat han estat significatives. En totes dues espècies, la capa de fotoreceptors és més prima que en els altres sorícids, la qual cosa indica una longitud inferior dels segments externs de

les cèl·lules visuals. De la mateixa manera, la capa nuclear externa és també més prima, fet que es correspon amb una densitat significativament menor de fotoreceptors, particularment de bastonets. Tot i que la densitat de cons és quasi bé el doble que a *N. fodiens* i unes vint vegades més que a *C. russula*, la densitat total de fotoreceptors continua sent més baixa en les dues espècies de *Sorex*. S'ha de tenir en compte que la densitat total de fotoreceptors determina, en part, el poder de resolució del sistema visual. A més, el nombre de receptors per unitat de distància angular mesurada a partir del punt nodal posterior (Fig. 13) limita físicament la resolució espacial (Buttery *et al.*, 1991). Per això, ulls petits hauran de tenir una densitat de fotoreceptors més elevada per aconseguir la mateixa resolució que un ull més gran degut a la diferent mida de la imatge sobre la retina. Es podria suposar doncs que l'ull de *S. minutus* i el de *S. coronatus* tenen una resolució espacial menor que *N. fodiens* i possiblement que *C. russula*, ja que aquestes darreres espècies, amb la mida ocular més gran o pràcticament igual, tenen una densitat de fotoreceptors significativament més elevada que *Sorex*.

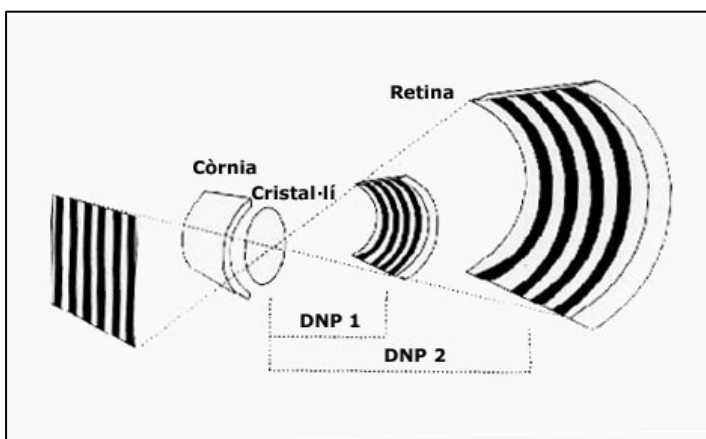


Figura 13. Mida de la imatge en funció de la distància nodal posterior de l'ull (DNP).

Buttery *et al.* (1991) també indiquen que la resolució espacial ve realment determinada pel grau de convergència de fotoreceptors i interneurons cap a les cèl·lules ganglionars. A *Sorex*, degut al menor nombre de bastonets i que els cons tendeixen a realitzar menys sumacions, la capa nuclear interna és lleugerament més gruixuda que la nuclear externa i, a més la densitat de cèl·lules ganglionars també és

més elevada que en altres sorícids. Això indica que hi haurà menys convergència i, per tant, si tingués les mateixes dimensions oculars que *N. fodiens* tindria una resolució superior. Per altra banda, Dowling (1987) i Buttery *et al.* (1991), entre d'altres, assenyalen que les capes plexiformes dels mamífers, a on es produeixen les sinapsis entre les diferents cèl·lules neuroretinianes, tenen un paper funcional important pel que fa al modulador de la recepció espacial, temporal i de la longitud d'ona de la llum per part de la retina. El volum de les plexiformes podria doncs constituir una aproximació de la complexitat de la informació visual que serà conduïda cap al sistema nerviós central. Mentre que la resolució espacial ve determinada primerament a nivell de la capa plexiforme externa, que és més o menys del mateix gruix en totes les espècies, la plexiforme interna és a on es processa la informació temporal. Tenint en compte el gruix d'aquesta capa en les espècies de *Sorex* considerades podria pensar-se que la percepció de moviment està ben desenvolupada. No obstant, estudis realitzats per Branis (1981, 1985a i 1988) i Sigmund (1985), indiquen que l'habilitat de distingir formes o el moviment de les preses mitjançant el sentit de la vista és molt pobre, no només a *Sorex*, sinó a totes les musaranyes en general.

La retina de *N. fodiens* mostra tant adaptacions als hàbits arrítmics com al medi aquàtic. Si la longitud dels segments externs dels fotoreceptors afavoreix la captura dels fotons de llum per part dels pigments visuals que contenen, *N. fodiens* és l'espècie que té la retina més ben disposada per realitzar aquesta tasca. La capa nuclear externa és més gruixuda que l'interna, degut a que el nombre de fotoreceptors és superior al de les cèl·lules de la capa nuclear interna. L'alta densitat de bastonets assegura una considerable sensibilitat a la llum, mentre que els cons (6.08%), tot i no estar en una proporció tan elevada com a *Sorex*, els dotaran d'una agudeses visual raonable. Estudis realitzats per Sigmund *et al.* (1989) han demostrat que *N. fodiens* percep coloració entre 471 i 622 nm, fet que segons aquest autors, seria una adaptació al medi on busca l'aliment (semiaquàtic) i a l'estratègia de vida (en part diürn amb un alt metabolisme). Segons Grün & Schwammberger (1980), a la capa nuclear interna hi ha una gran proporció de cèl·lules amacrines pel que el nombre de cèl·lules bipolars és molt més baix que el de fotoreceptors. Aquest fet

demostra un grau de convergència entre fotoreceptors i bipolars superior al dels altres soricins. A més, la densitat de cèl·lules ganglionars és la més baixa de tots els insectívors considerats, el que indica que la convergència dels fotoreceptors cap a les cèl·lules ganglionars també és força elevada. Ara bé, la capa considerablement més gruixuda a la retina de *N. fodiens* és la capa plexiforme interna. Es podria presuposar que la capa plexiforme interna més gruixuda de *N. fodiens* podria reflectir una major capacitat de detecció i processat del moviment i l'orientació, que contribuiran sens dubte a una millor adaptació al medi aquàtic.

Les retines de *C. russula* i *T. europaea* han manifestat diferències significatives amb la resta d'insectívors per a totes les variables transformades, excepte la X_6 . Així, *C. russula*, degut a que les capes nuclear i plexiforme interna i la de les fibres del nervi òptic són considerablement més primes que a les altres espècies, particularment que en els soricins, ha mostrat diferències significatives per les variables transformades en les que apareixen aquestes capes, és a dir, X_1 , X_2 i X_3 . De fet, ha estat la variable X_1 , inversament relacionada amb el gruix de la capa de les fibres del nervi òptic, la que ha permès discriminar millor a *C. russula* de la resta d'insectívors considerats. Tot i tenir retina dúplex, la retina de *C. russula*, presenta una proporció molt baixa de cons. Les capes més externes ocupades preferentment per bastonets tenen gruixos intermedis entre les mateixes capes de *N. fodiens* i les de les espècies de *Sorex*. En canvi, les capes més internes són considerablement primes, degut al nombre molt reduït d'interneurons i de cèl·lules ganglionars. Com ja s'ha comentat al Capítol 2, en aquesta espècie, les cèl·lules amacrines es situen probablement en mig de la capa plexiforme interna i, en conseqüència, la capa nuclear interna presenta un nombre de perfils nuclears molt baix. Per altra banda, el fet que la densitat de cèl·lules ganglionars sigui fins i tot superior a la de *N. fodiens*, però que el gruix de la capa de les fibres del nervi òptic sigui quasi una tercera part de la d'aquesta mateixa espècie pot indicar que també hi ha bastants cèl·lules amacrines situades entre les ganglionars i per això hi ha pocs àxons formant aquesta capa. El grau de convergència bastonet-ganglionar seria doncs més elevat que l'indicat en els resultats el que demostraria que l'ull d'aquesta espècie és molt sensible a la llum però amb poca agudesesa visual. La capa plexiforme interna també és una capa prima, pel que la retina de *C. russula* es

caracteritzarà per una transmissió més directa des de les cèl·lules bipolars a les ganglionars amb un grau de processament de la informació temporal dins de la retina molt baix (Grün & Schwammberger, 1980).

De la mateixa manera, *T. europaea* ha diferit amb els soricins, particularment dels gruijos de la zona anterior per les variables transformades X_3 , X_4 i X_5 , ja que, com s'ha comentat en altres capítols, la retina de *T. europaea* mostra signes evidents de regressió com a conseqüència de la seva vida subterrània o hipogea. Totes les retines dels animals subterranis mostren trets regressius més o menys evidents que són relativament independents de la filogènia i de la relació amb altres espècies que no mostrin la mateixa "devoció" pels hàbits subterranis (Burda *et al.*, 1990). En el cas de *T. europaea*, les diferències biomètriques de la retina són degudes a l'endarreriment que es produeix en el seu desenvolupament a partir del 19è dia de gestació (Míšek, 1988) i que provoca que la seva estructura no s'alteri substancialment fins al final del període prenatal (28 dies de gestació). Per aquest motiu la retina manté per sempre un cert grau d'immaduresa, particularment a la regió anterior, on sovint és difícil distingir totes les capes neuroretinianes. Com en tots els mamífers, la diferenciació de la retina del talp progressa des del pol posterior cap a l'anterior, i des de les capes més internes, properes al cos vitri, fins a les més externes (Míšek, 1988). Aquest fet provoca que la capa de les cèl·lules ganglionars i la de les fibres dels nervi òptic de la zona posterior siguin les primeres en diferenciar-se i, per tant, són les més gruixudes en els primers estadis del desenvolupament ocular. Ara bé, en la resta de mamífers, a mesura que la diferenciació avança, tant anterior com externament, l'ull va augmentant de mida, per la qual cosa el gruix de totes les capes va disminuint, per tal que la retina pugui cobrir una superfície més gran. En canvi, el creixement del globus ocular de *T. europaea* és molt lent o fins i tot s'atura completament a partir del 25è dia de gestació. Aquesta podria ser la raó per la qual les capes més internes (cèl·lules ganglionars i fibres del nervi òptic) de la zona posterior de la retina de *Talpa* són les més gruixudes de tots els insectívors considerats, mentre que la resta de capes de la zona equatorial i sobretot anterior es troben entre les més primes. A més, si es compara la densitat de les cèl·lules ganglionars s'observa que és del mateix ordre que

en altres insectívors (13.142 cèl lules ganglionars / mm²). En canvi, en altres mamífers hipogeus d'ulls encara més regressius que *Talpa*, com per exemple la rata-talp *Spalax ehrenbergi*, el nombre màxim de cèl lules ganglionars és de 850 (Herbin *et al.*, 1993). Els somes cel lulars dels fotoreceptors més grans i voluminosos de la retina del talp també podrien ser conseqüència del lent desenvolupament retinià, ja que el primer pas en la diferenciació de les cèl lules de la retina comporta l'augment de volum cel lular. A mesura que aquest procés avança, les cèl lules van disminuint de mida fins assolir la definitiva. Així doncs, el poc grau de diferenciació neuroretiniana que comporta una poca densitat cel lular fan suposar una capacitat visual limitada. Per Sanyal *et al.* (1990) i de Jong *et al.* (1990), entre d'altres autors, el fet que la retina dels animals subterranis sigui estructuralment reduïda però amb totes les capes neuronals ben diferenciades demostraria que aquests ulls, malgrat que rudimentaris, encara són funcionals, intervenint en les vies neuroendocrines de la fotoperiodicitat i en el manteniment d'un ritme d'activitat bàsicament circadià. Diamond (1996) atribueix la reducció de la retina i, conseqüentment del còrtex visual, dels animals subterranis a una "selecció positiva" en el sentit que s'eliminarà el cost metabòlic que suposa mantenir unes estructures amb un dels metabolismes més elevats de tot l'organisme (el consum de la retina és 100 vegades el valor mitjà de tot el cos). Però a més, i sempre segons aquest autor, la reducció del còrtex visual deixarà més espai al cervell per tal que es desenvolupin altres zones sensorials més importants per aquests animals, com el tacte en tot el cos en general, i en les vibrisses en particular, l'olfacte, l'oïda, la comunicació intraespecífica mitjançant senyals vibratòries i l'orientació a través de les galeries.

Rosegadors

No s'ha trobat a la bibliografia gaires dades referents als gruixos de les capes retinianes de rosegadors. Tan sols l'estudi realitzat per Buttery *et al.* (1991) comparant retines vasculars i avasculars aporta aquests valors per les retines de dos rosegadors, *Rattus* i *Cavia cobaya*. Així, per la retina vascular de *Rattus* (n = 9) indiquen gruixos comparables als obtinguts pels murins considerats en el present estudi, especialment per la capa de fotoreceptors i les plexiformes ($x = 14.1 \pm 1.7 \mu\text{m}$

per l'externa i $x = 59 \pm 1.3 \mu\text{m}$ per la interna). En canvi, les capes nuclears són més diferents (Next: $x = 35.4 \pm 7.6 \mu\text{m}$; Nint: $x = 22.5 \pm 2.2 \mu\text{m}$; Gang i Nopt: $x = 31.9 \pm 9.2 \mu\text{m}$). Probablement, aquestes diferències poden ser atribuïdes a que la metodologia emprada en l'estudi de Buttery *et al.* (1991) i en el present treball ha afectat de forma diferent a les capes cel·lulars i a les acel·lulars (Deutsch & Hillman, 1977), ocasionat diferents graus de retracció i dilatació. La retina de *C. cobaya* és tota ella molt més prima ($x = 136.6 \mu\text{m}$; $n = 9$) en tractar-se d'una retina avascular, essent la capa plexiforme interna la que experimenta un aprimament més evident ($x = 26.7 \pm 1.5 \mu\text{m}$).

Altres autors només han mesurat la capa de fotoreceptors (tant del segment extern com de l'intern) i la nuclear externa de diverses espècies de rosegadors. Entre aquests cal comentar, els estudis realitzats a la retina de *Rattus* com els de Battelle & Lavail (1978) que reporten un segment extern de $25.8 \mu\text{m}$ de gruix mitjà per tota la retina de *Rattus* ($n = 30$); en un estudi sobre envelliment cel·lular de la retina, DiLoreto *et al.* (1994) indiquen que el gruix de la capa de fotoreceptors dels exemplars de *Rattus* de 18 mesos utilitzats com a control oscil·la entre els $24.5 \pm 2.4 \mu\text{m}$ de la zona anterior i els $34.8 \pm 3.5 \mu\text{m}$ de la posterior, mentre que el de la nuclear externa varia entre els 31.3 ± 1.6 de la zona anterior i els $37.5 \pm 1.00 \mu\text{m}$ de la posterior ($n = 3$); Takeda *et al.* (1996) i Mayhew & Astle (1997), assenyalen un gruix mitjà del segment extern dels fotoreceptors de $20 \mu\text{m}$ i de la capa nuclear externa de 52 i $42 \mu\text{m}$, respectivament. Feldman & Phillips (1984) comparen la retina de dos rosegadors americans, un nocturn *Neotoma floridana* amb valors similars als murins mesurats en el present treball ($n = 30$; gruix total $x = 220 \mu\text{m}$; longitud segment extern $x = 31.05 \pm 1.71 \mu\text{m}$ i longitud segment intern $x = 15.21 \pm 1.37 \mu\text{m}$, per tant capa de fotoreceptors, $x = 46.26 \mu\text{m}$; gruix capa nuclear externa $x = 51.93 \pm 2.32 \mu\text{m}$), i un altre cavador però amb una retina que mostra certes característiques diürnes, *Geomys bursarius*, amb valors més similars als dels arvicolins ($n = 30$; gruix total, $x = 140 \mu\text{m}$; longitud segment extern, $x = 11.64 \pm 2.00 \mu\text{m}$ i longitud segment intern, $x = 11.67 \pm 0.99 \mu\text{m}$, per tant capa de fotoreceptors, $x = 23.31 \mu\text{m}$; gruix capa nuclear externa, $x = 36.06 \pm 1.71 \mu\text{m}$; $n = 30$).

Com en el cas dels insectívors, els diàmetres màxims dels perfils nuclears dels bastonets observats a la zona de mesura acostumen a ser més petits que els dels cons. Els diàmetres mesurats coincideixen amb els reportats per Carter-Davson & Lavail (1979) per la retina de *Mus*. Respecte a les cèl·lules ganglionars, no s'ha trobat diferències significatives de mida a les diferents zones d'estudi, encara que Dräger & Olsen (1981) indiquen que a la retina de *Mus*, les cèl·lules ganglionars més voluminoses acostumen a situar-se a la zona perifèrica. Aquesta afirmació no coincideix amb els resultats obtinguts en el present estudi, tot i que possiblement, la diferent metodologia a l'hora de realitzar les mesures tingui a veure amb aquestes diferències, ja que els plans de les seccions examinades no són els mateixos i, per tant, els diàmetres mesurats en ambdós casos tampoc ho són.

Pel que fa a la densitat cel·lular cal assenyalar que de totes les espècies de rosegadors analitzades, tan sols s'ha trobat referències de *Mus domesticus*. En aquest sentit, cal dir que hi ha gran discrepància en torn als percentatges estimats de cons a les retines d'aquesta espècie, sent de l'1% per Menner (1928) calculat a partir d'un recompte de nuclis; del 10% per Sidman (1958) comptabilitzant els el lipsoïdes suposadament més tenyits dels cons; del 8% per Blanks *et al.* (1974) i del 2% per Ross *et al.* (1975) a partir del nombre de pedicles observats; del 3% per Carter-Dawson & Lavail (1979) i per Calderone & Jacobs (1995) comptant els nuclis a diferents zones de la retina. Les dades obtingudes per *A. sylvaticus* estan més a prop de les descrites per *Rattus*. Així, segons Lavail (1976b), la retina de *Rattus* només conté un 1.5% de cons; per Szèl & Rohlich (1992) un 0.8%, Euler & Waessle (1995) un 1% i per Mayhew & Astle (1997) entre un 1 i 2%, en front del 1.39% obtingut per *A. sylvaticus* en el present estudi. El nombre mitjà de perfils nuclears comptabilitzats per Kovalevsky *et al.* (1995) en un segment de 60 µm de retina de *Rattus* és de 138 ± 5.8 (n = 9), no està massa lluny dels 112.63 nuclis trobats en el segment de 50 µm utilitzat en el present treball (si aquest valor s'extrapolés a 60 µm suposarien 135.16 nuclis). Estudis realitzats en altres rosegadors indiquen que les espècies més nocturnes tenen percentatges de cons molt baixos, similars als dels murins estudiats (per exemple *Neotoma floridana* només conté un 1% de cons segons Feldman & Phillips, 1984), mentre que aquelles crepusculars i les que poden dur a terme una

certa activitat diürna tenen percentatges de cons una mica més elevats com *Meriones unguiculatus* amb un 12-14% de cons (Govardovskii *et al.*, 1992) o *Geomys bursarius* amb un 23-25% de cons (Feldman & Phillips, 1984). A l'altre extrem es troben les espècies d'hàbits quasi exclusivament diürns que tenen molt pocs bastonets a la retina. Així, a *Sciurus carolinensis* el bastonets representen el 40% (McBrien *et al.*, 1993), mentre que a *Spermophilus* sp. el percentatge de bastonets és de 5-7% a la zona perifèrica i del 15-20% a la zona posterior (Long & Fisher, 1983), i la proporció bastonet : con és de 14-19 a 1, a la zona perifèrica, i de 5-6 a 1 a la zona posterior (Jacobs, 1990). La densitat mitjana de cèl lules ganglionars calculada ha oscil·lat entre 7329 cèl lules / mm² de *C. glareolus* i 11233 cèl lules / mm² d'*A. sylvaticus*, i no han aparegut diferències significatives intra ni interespecífiques. Dräger & Olsen (1981) indiquen una densitat de cèl lules ganglionars que oscil·la entre 2000 i 8000 cèl lules / mm² per *Mus*, inferiors a les calculades en el present treball.

Les anàlisis comparatives realitzades amb les dades biomètriques de la neuroretina dels rosegadors considerats han posat de manifest que la retina de cada subfamília respon a un model propi, diferent al de l'altre subfamília. És aquest model el que es modifica posteriorment en funció de l'estratègia biotòpica de cada espècie. En aquest sentit cal destacar, per exemple, que la retina dels arvicolins és més prima que la dels murins, fonamentalment perquè les capes més externes ocupades pels fotoreceptors també ho són, mentre que les altres capes són bastant similars en totes les espècies. Les diferències entre les capes més externes de la neuroretina expliquen perquè les variables transformades que relacionen els seus percentatges, X_6 i X_2 , són les que han mostrat més diferències interespecífiques entre arvicolins i murins.

Tot i que els arvicolins presenten una retina amb trets eminentment nocturns, mostren una sèrie d'adaptacions que possiblement els hi permeten ser més crepusculars o, fins i tot, més diürns, que no pas els murins. Per exemple, la capa de fotoreceptors més prima indica que els segments externs no són tan llargs i per tant tampoc tan eficaços en la captura dels fotons que els travessen. A més, la densitat de bastonets, inferior a la dels murins, els hi proporcionarà una sensibilitat també

inferior. Per contra, la proporció de cons més elevada els dotarà d'una major agudesesa visual i, potser també, d'una certa discriminació cromàtica. No s'ha trobat a la bibliografia cap estudi referent a la visió en color dels arvicolins, ni tampoc que identifiqui immunocitològicament diferents tipus de cons ni la sensibilitat espectral dels seus pigments visuals. No obstant, Szél *et al.* (1996) indiquen que la presència de dos tipus de cons és un fet comú en el sistema visual dels mamífers. En el mateix sentit s'expressen Jacobs (1990 i 1993), Govardovskii *et al.* (1992), Szél & Rohlich (1992), Szél *et al.* (1992, 1994), Jacobs & Deegan (1994) i Calderone & Jacobs (1995), que assenyalen que altres espècies de rosegadors mostren dos tipus de cons amb sensibilitat a longituds d'ona mitjanes i curtes situades entre les radiacions verdes i ultraviolades. Seria d'esperar que els arvicolins també tinguessin una visió dicròmata capaç de distingir com a mínim entre el verd i el blau. Per altra banda, com que hi ha menys bastonets i més cons, el grau de convergència cap a la capa nuclear interna, amb un gruix similar o lleugerament inferior al de la nuclear externa, i posteriorment cap a les cèl·lules ganglionars serà menor afavorint també la resolució del sistema visual.

A partir d'aquest patró, les lleugeres diferències detectades entre els arvicolins possiblement estan relacionades amb els hàbits comportamentals interespecífics. Així, *C. glareolus* sembla ser l'arvicolí millor adaptat a condicions escotòpiques, tot i que el percentatge de cons molt proper al 5% li permet ser actiu també durant les hores crepusculars i fins i tot durant el dia, particularment si la competència ecològica amb altres espècies és massa forta (veure Capítol Materials i mètodes). Kronfeld-Schor *et al.* (2001) indiquen que *Acomys rossatus*, un ratolí nocturn del desert rocós d'Israel, també s'ha adaptat a realitzar una activitat diürna degut a la competència amb el seu congènere *A. cahirinus*. Tot i així, continua mantenint característiques retinianes nocturnes, principalment una proporció molt elevada de bastonets. Per això, quan ha de desplaçar-se per microhàbitats oberts on la llum del sol incideix directament, *A. rossatus* aprofita els moments en que l'exposició solar és menor, com les primeres hores del matí i les últimes de la tarda, especialment durant l'estiu. La resta del dia, es desplaça per zones cobertes per les ombres que proporcionen les mateixes roques. D'aquesta manera, està exposat a baixes

intensitats de llum la major part del dia. Segons Kronfeld-Schor *et al.* (2001), la combinació entre les propietats bioquímiques i estructurals de l'ull d'*A. rossatus* i la selecció del microhàbitat de farratge permet a aquesta espècie compaginar una activitat diürna amb una retina dissenyada per la nocturnalitat. Possiblement, aquesta sigui la mateixa estratègia que segueix *C. glareolus* si ha de traslladar la seva activitat cap a hores més diürnes quan entra en competència territorial amb altres espècies (Savic *et al.*, 1976, Blanco, 1998b).

Malgrat que *A. terrestris* habiti en galeries fosques o semifosques i tingui ulls relativament petits respecte a la seva mida corporal (veure Capítol 1), la seva retina no mostra signes de regressió tan evidents com altres mamífers subterranis o hipogeus. No obstant, es fa difícil atribuir les característiques biomètriques de la neuroretina al seu actual estil de vida o a reminiscències del seu passat diürn i semiaquàtic. Per un cantó, les capes més externes de la retina tenen gruixos intermedis entre *C. glareolus* i *M. arvalis*, el que faria suposar una activitat de tendència més diürna; però per l'altre la densitat de fotoreceptors és la més baixa dels arvicolins analitzats, tant pel que fa a bastonets com a cons. Aquest fet probablement comportarà una menor sensibilitat a la llum i, alhora, una menor agudesesa visual, trets més adients amb l'ambient més fosc de l'interior de les galeries. Al mateix temps, la densitat de cèl lules ganglionars i el gruix de la capa de les fibres del nervi òptic són elevats, senyal que la convergència amb les cèl lules ganglionars no és tan gran com faria suposar el baix nombre d'interneurons a la capa nuclear interna. Seria interessant poder comparar la retina d'exemplars d'*A. terrestris* de poblacions centreuropees que encara conserven l'activitat semiaquàtica, i també d'*A. sapidus*, per tal d'esbrinar si els resultats obtinguts en els exemplars analitzats són característiques específiques o genèriques o, si pel contrari, indiquen un inici de regressió de la retina dels exemplars analitzats per tal d'adaptar-se al nou tipus de vida hipogea. Cal tenir en compte que la degeneració de la retina en els mamífers subterranis és un procés relativament lent i independent de la regressió d'altres estructures oculars com, per exemple, la mida de l'ull (Burda *et al.*, 1990). Fins i tot hi ha espècies hipogees, com *Geomys bursarius*, amb una densitat considerable de

fotoreceptors (330000 fot/mm²) dels quals un 23-25% són cons (Feldman & Phillips, 1984).

Potser, el cas més interessant entre els arvicolins, i també entre tots els rosegadors considerats, ha estat *M. arvalis*, amb una activitat principalment diürna (la majoria d'exemplars han estat capturats a primera hora de la tarda), que alterna desplaçaments pels prats pirinencs molt ben il·luminats amb entrades a l'interior semifosc o fosc de les galeries. La retina de *M. arvalis* mostra una capa de fotoreceptors prima, fet típic de les retines diürnes ja que hi ha suficient llum per estimular els pigments visuals dels segments externs. La capa nuclear externa també ha estat la més prima però al contrari del que es podria suposar, la densitat de fotoreceptors és molt més elevada que a la resta d'arvicolins analitzats i comparable a la de *M. domesticus*, espècie d'hàbits crepusculars onocturns. Aquesta major densitat en una capa més prima es deu a que els fotoreceptors de *M. arvalis* són els menys voluminosos de tots els mesurats. Com que la densitat total de fotoreceptors determina, en part, el poder de resolució del sistema visual, cal suposar que la retina de *M. arvalis* tindrà més resolució que la resta de rosegadors analitzats. Al mateix temps, com que la distància nodal posterior és més gran que en els murins, la superfície de la imatge projectada sobre la retina també és més gran (Fig. 13), fet que contribuirà a augmentar la resolució de la imatge. És cert que *A. sylvaticus* té un ull més gran i una densitat de fotoreceptors superior, però la resolució també depèn de la proporció de cons i del grau de convergència d'aquests fotoreceptors cap a cèl·lules bipolars i ganglionars, aspectes amb els que *M. arvalis* supera a *A. sylvaticus*. Per altra banda, l'elevada proporció de cons permetrà a *M. arvalis* una bona discriminació de forma, mida i color de tot el que l'envolta mentre estigui a l'exterior i l'elevada densitat de bastonets l'hi atorgarà la sensibilitat necessària quan entri dins de les galeries amb una intensitat lluminosa molt inferior. Els impulsos nerviosos generats en els fotoreceptors seran transmesos cap a les interneurons de la capa nuclear interna, tant gruixuda com la nuclear externa, i seguidament cap a les cèl·lules ganglionars, amb una densitat només superada per *A. sylvaticus*, encara que per motius diferents, com es comentarà més endavant. Tot això demostra que el grau

de convergència fotoreceptor-ganglionar és inferior que en altres rosegadors, el que també concorda amb el fet que la capa de fibres del nervi òptic sigui més gruixuda.

Les retines dels tres murins analitzats mostren característiques típicament nocturnes, coincidint amb la descripció feta a l'inici d'aquest apartat. Així, els segments externs dels fotoreceptors són llargs per tal que una gran proporció de la llum transmesa pugui ser absorbida pels pigments visuals. Cal tenir en compte que quan la intensitat de llum és baixa hi ha pocs fotons disponibles, que la captura d'aquests fotons és incerta i que els pigments visuals no són uns absorbents perfectes (Locket, 1999). Estudis realitzats en murins han evidenciat que la longitud dels segments externs és proporcional a la sensibilitat a la llum i que, per tant, els individus adults que tenen els segments externs més llargs tenen el llindar d'estimulació més baix que els exemplars que acaben de sortir del niu (Battelle & Lavail, 1978; Bassi & Power, 1990). La capa nuclear externa és molt gruixuda perquè la densitat de fotoreceptors és molt elevada, principalment la de bastonets. Tot i la poca quantitat de cons, estudis electrofisiològics (Jacobs, *et al.*, 1991; Deegan & Jacobs, 1993; Calderone & Jacobs, 1995) i immunològics (Szél *et al.*, 1992, 1994; Provencio & Foster, 1995) han posat de manifest que les retines de certs rosegadors, entre ells *A. sylvaticus* i les espècies del gènere *Mus*, contenen dos tipus de cons de sensibilitat espectral diferent: uns cons són sensibles a longituds d'ona mitjanes (al voltant de 510 nm) i els altres a λ curtes classificades ja com ultraviolades (al voltant de 360 nm). En general, els raigs ultraviolats són perillosos per la retina dels mamífers (Douglas & Marshall, 1999), però com que els ratolins no viuen massa temps, el teixit retinià no arriba a veure's afectat. El paper d'aquests darrers cons a la visió no és clar, però significa que aquests murins són dicròmats, amb un mecanisme diferent al d'altres mamífers, a on la sensibilitat a λ curtes es queda al voltant de 420-450 nm (Jacobs *et al.*, 1991 i 2001). A *A. sylvaticus*, els dos tipus de cons estan distribuïts de manera similar en tota la retina (Szél *et al.*, 1994), però a la retina de *Mus* presenten una separació topogràfica en les dues meitats, dorsal i ventral. Els cons sensibles a λ mitjanes (M) es situen exclusivament a la meitat dorsal de la retina, mentre que la majoria dels cons sensibles a λ curtes (S) es troben majoritàriament ocupant la meitat ventral (Szél *et al.*, 1992, 1994; Calderone & Jacobs, 1995). Aquest fet distintiu de les

espècies que pertanyen al gènere *Mus* no es pot observar, però, amb estudis histològics com els realitzats en el present treball. La implicació funcional de tenir molts cons S a la meitat de la retina que percep la llum des de dalt és que el predador destacarà millor sobre un cel blau; els cons M a la meitat superior incrementaran el contrast del que hi hagi a terra en mig d'un entorn verd (Szél *et al*, 1994). No obstant, el fet que ratolins de mida similar i que comparteixen el mateix hàbitat mostren patrons de distribució tan diferents dels dos tipus de cons potser implica que aquest agrupament dels cons S no és vital per la visió (Szél *et al*, 1994), però potser sí que contribueix a que les espècies del gènere *Mus* puguin ser més crepusculars que *A. sylvaticus*. A més, la proporció entre fotoreceptors:ganglionars és lleugerament inferior a *Mus* el que possiblement indica un menor grau de sumacions i, per tant, més poder de resolució.

Apodemus sylvaticus ha resultat ser el rosegador amb la retina més ben adaptada a condicions escotòpiques. El gruix de la neuroretina i de les seves capes, els segments externs tan allargats i densament empaquetats, i l'elevada densitat de bastonets, semblen indicar un patró morfològic dissenyat per maximitzar la captura de llum. Cal assenyalar que l'elevada densitat de bastonets li proporcionarà una gran sensibilitat i un poder de resolució raonable, malgrat que la mida de la imatge serà molt petita ja que la distància nodal posterior també ho és (veure Capítol 1). La densitat cel lular tan elevada a la capa de cèl lules ganglionars no indica que el grau de convergència fotoreceptor-ganglionar sigui menor que a la resta de rosegadors. Tan sols és un reflex de l'elevada densitat de bastonets. De fet la proporció de quasi bé 50 fotoreceptors per a cada cèl lula ganglionar és la més elevada de tots els rosegadors. En canvi, la proporció de cons és tant reduïda que potser la seva contribució al sistema fotòpic no es pot apreciar (Szél & Rohlich, 1992), encara que hi ha evidències que suggereixen que els cons podrien intervenir en la regulació de la periodicitat circadiana dependent de la llum (Provencio & Foster, 1995).

Així doncs, tal i com reflecteixen els resultats d'aquest capítol, els gruixos de les capes neuroretinianes no depenen de la mida ocular, sinó que varien en funció del nombre de cèl lules retinianes i de les relacions que s'estableixen entre elles. A més,

les retines de les espècies estretament emparentades mostren un mateix disseny d'organització que afecta als gruixos de les diferents capes. Coincidint amb Thompson (1991), les variacions interespecífiques que han aparegut dins de les subfamílies no són substancials i responen a detalls relacionats amb el comportament de l'espècie. Aquests resultats serviren de base per futurs anàlisis electrofisiològics destinats a relacionar el disseny estructural amb les capacitats funcionals de la retina de cada espècie.

