

Estudi comparat de la mida i la forma de l'òrgan de la visió d'algunes espècies d'insectívors i rosegadors

1. INTRODUCCIÓ

Des del punt de vista físic, els ulls de tots els vertebrats són sistemes òptics relativament senzills, dissenyats per projectar sobre la superfície interna de la retina una imatge bidimensional de tot el que els envolta (Charman, 1991). Els components refractius principals d'aquest sistema òptic són la còrnia i el cristal·lí, mentre que l'iris regula el diàmetre pupil·lar i, per tant, la lluminositat de la imatge. No obstant, sota aquesta aparent uniformitat, poden trobar-se una gran varietat d'ulls capaços de satisfer les necessitats visuals de tots els organismes. Les variacions en el disseny òptic estan relacionades amb les mides absolutes dels components òptics, la forma i posició relativa de les principals superfícies refractives, que determinaran la distància nodal posterior, així com el grau d'obertura pupil·lar i l'índex de refracció del cristal·lí (Martin, 1999). El resultat d'aquestes variacions serà la d'imatges retinianes amb diferents característiques tant de mida com de lluminositat. Aquestes modificacions, que apareixen com a resposta a l'estil de vida, l'hàbitat, les dimensions corporals i la capacitat neuronal de l'animal, condicionaran la importància de la visió sobre altres sentits i li permetran conèixer el seu entorn i, per tant, adaptar-se a ell i sobreviure-hi (Duke-Elder, 1958; Walls, 1963; Hughes, 1977; Ali & Klyme, 1985a i b; Charman, 1991).

Una manera útil de descriure l'estructura òptica general de l'ull d'una espècie determinada és la construcció d'un model esquemàtic, que consisteix en la descripció matemàtica del sistema òptic, acompanyada per un diagrama esquematitzat de l'ull (Hughes, 1972, 1976, 1977, 1979 i 1986; Gur & Sivak, 1979; Chauduri *et al.*, 1983; Remtulla & Hallett, 1985; Charman, 1991; Martin, 1983 i 1999). No obstant, no s'ha trobat a la literatura cap estudi esquemàtic de l'ull de la majoria de rosegadors ni d'insectívors degut, principalment, a la dificultat en obtenir les dades necessàries per la seva realització. Segons Hughes (1977), en un ull d'aproximadament 6 mm de diàmetre, com el de rata, una imprecisió de només 0.05 mm en la separació del punt

focal i el pla receptor pot comportar una diferència de fins a 1 diòptria en el càlcul del seu estat refractiu total. Malgrat que les mesures es prenguin amb la màxima cura possible, sempre hi ha factors que poden desvirtuar-les com l'estat de vascularització de la coroides, que pot modificar la posició del pla receptor de la imatge (Hughes, 1977) o el lleuger desplaçament que es pot produir en el cristal·lí quan es talla l'ull per poder dur a terme les mesures (Hughes, 1977). A tots aquests inconvenients s'hi afegeix la dificultat en mesurar els índex de refracció dels humors oculars i de les superfícies refractives, degut a les reduïdes dimensions de l'ull. Per aquests motius, en aquest capítol no es pretén calcular l'ull esquemàtic per a cada espècie d'insectívor i de rosegador considerada, sinó efectuar una aproximació que permeti la comparació de la mida i forma de l'ull i dels seus components refractius, per tal de determinar possibles patrons filogenètics, etològics i/o ecològics entre les diferents espècies estudiades.

2. MATERIAL I MÈTODES

Anàlisi biomètrica de la mida i la forma del globus ocular

Per poder determinar la mida i la forma del globus ocular de cada espècie estudiada, s'ha pres quatre mesures oculars dels ulls acabats d'enuclear de tots els individus inclosos a l'estudi. S'ha analitzat indistintament ulls drets i esquerres, tant de mascles com de femelles. Seguint les indicacions de Branis (1981), els paràmetres oculars mesurats han estat els següents (Fig. 1):

- DA: Diàmetre anteroposterior. Distància entre el pol anterior i el pol posterior del l'ull situats, respectivament, al centre de la còrnia i al centre de l'esclera. Coincideix amb l'eix anatòmic de l'ull.
- DE: Diàmetre equatorial. Diàmetre de la circumferència que passa per l'equador de l'ull. Coincideix amb el diàmetre vertical més gran.
- DL: Diàmetre limbal. Diàmetre de l'ull a la zona de transició entre la còrnia i l'esclera (limbe esclerocornial).
- AAC: Altura de l'arc de la còrnia. Distància entre el pol anterior de la còrnia i el punt mig del diàmetre limbal.

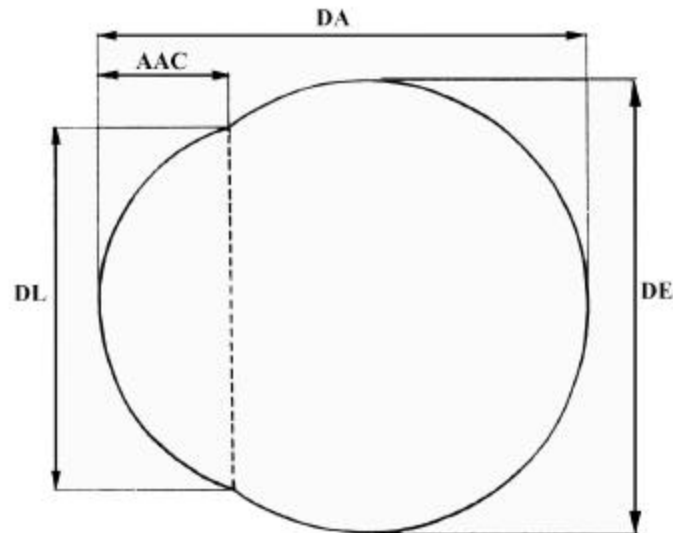


Figura 1. Paràmetres oculars. DA, Diàmetre anteroposterior; DE, Diàmetre equatorial; DL, Diàmetre limbal; AAC, Alta de l'arc de la còrnia. Segons Branis (1981).

Mentre que DA i DE indiquen la mida i forma general del globus ocular, DL i ACC estan més relacionades amb la mida i forma de la zona més anterior de l'ull, concretament de la còrnia.

La mesures s'han pres en el mateix lloc de captura mitjançant un ocular micromètric (comptafils) marca Peak de 7 augments. El reticle micromètric és del tipus 10/100 en creu, es a dir, que mesura 10 mm per banda i cada mil·límetre està dividit en 10 parts (100 divisions en total).

Amb les dades dels paràmetres oculars mesurats s'ha calculat l'índex d'esfericitat de l'ull (IEg: quocient entre els dos diàmetres del globus), així com el radi de curvatura corneal (RC) de la zona òptica de la còrnia. Posteriorment, s'ha calculat els estadístics descriptius per tal de poder caracteritzar l'ull de cada espècie. S'ha d'indicar que per algunes espècies s'ha comptat amb molt pocs individus de tal

manera que els valors obtinguts no són totalment representatius de la seva variabilitat morfològica. No obstant, s'ha cregut interessant incloure'ls degut a que no s'ha trobat cap estudi que indiqui les mesures oculars d'aquestes espècies.

Anàlisi biomètrica de la superfície del globus ocular

Un dels procediments que permet mesurar la superfície del globus ocular és l'anomenat "test points" (Mayhew & Astle, 1997). Per realitzar aquest test, s'aplanen les superfícies a mesurar, en aquest cas la còrnia i l'esclera, fent unes incisions a la perifèria. Amb un microscopi estereoscòpic NIKON SMZ-2T, dotat d'un ocular micromètric amb un reticle 10/10 (un quadrat dividit en deu quadradets d'1 mm de costat cadascun), es comptabilitza el nombre d'interseccions que es projecten sobre la superfície (Fig. 2). Girant l'ocular, el reticle es reposiciona a l'atzar i es realitzen dos recomptes més. Per finalitzar, es calcula la mitjana de tots els recomptes i s'obté una estimació no esbiaixada de la superfície mesurada.

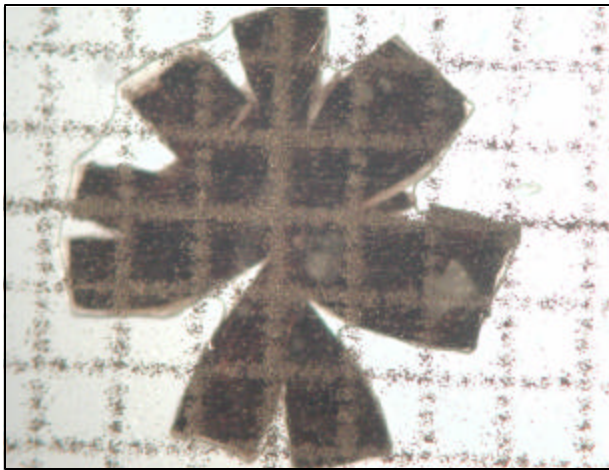


Figura 2. Imatge d'una esclera de *Mus domesticus* a punt per mesurar la seva superfície mitjançant el "test points".

Degut a la manipulació dels globus oculars en tot aquest procés, els teixits oculars es malmeten i no poden utilitzar-se en estudis posteriors. Per aquest motiu, s'ha

desenvolupat dos models geomètrics que, a partir dels paràmetres oculars mesurats a l'apartat anterior, permeten obtenir dues aproximacions de la superfície ocular. En el model 1 s'ha suposat que el globus ocular descriu una única esfera que engloba la còrnia i l'esclera (Fig. 3A, model 1). En el model 2 s'ha assumit que el globus ocular està format per dues esferes independents, les que descriuen la còrnia i l'esclera, que es fonen en un punt determinat per formar el solc limbal (Fig. 3A, model 2).

En ambdós models, la superfície corneal (SC) s'ha aproximat prenent la còrnia com un arc d'esfera (Fig. 3B) del que es coneix l'altura de l'arc ($a = ACC$) i el valor de la corda que delimita aquest arc ($b_c = DL / 2$), el que permet calcular el radi de curvatura de la còrnia (RC) com:

$$RC = \frac{b_c^2 + a^2}{2a}$$

i, d'aquesta manera:

$$SC = 2pRC (RC - \sqrt{RC^2 - b_c^2})$$

Per aproximar la superfície escleral (S_e), en el primer model s'ha considerat que la meitat posterior de l'esclera descriu una semiesfera, mentre que la meitat anterior descriu una el·lipsoide a la que li falta el casquet esfèric anterior que ocupa la còrnia (Fig. 3-A, model 1). Així, si:

$$SE = S_{post} + S_{ant},$$

llavors:

$$S_{post} = 2pR^2,$$

i:

$$S_{\text{ant}} = \frac{2p}{R} \int_{b_c}^R f(r) dr$$

tenint en compte que:

$$f(r) = r \sqrt{\frac{R^4 + (c^2 - R^2)r^2}{R^2 - r^2}}$$

i:

$$c = \frac{R(R-a)}{\sqrt{R^2 - b_c^2}}$$

En canvi, en el segon model, s'ha considerat que l'esclera és una esfera a la que també li falta el segment anterior (Fig. 3-A, model 2), de tal manera que:

$$SE = 2pR^2 + 2pR\sqrt{R^2 - b_c^2} = 2pR(R + \sqrt{R^2 - b_c^2})$$

Com que la superfície ocular total s'obté de la suma de la superfície corneal i escleral,

$$ST = SC + SE,$$

en tenir en compte els valors percentuals, la modificació d'un dels sumands (%SC) comporta la modificació de l'altre (%SE). Per aquest motiu, aquestes variables han de ser considerades com a dades composicionals. Una dada composicional és un vector "X" format per "D" components estrictament positius, la suma dels quals és

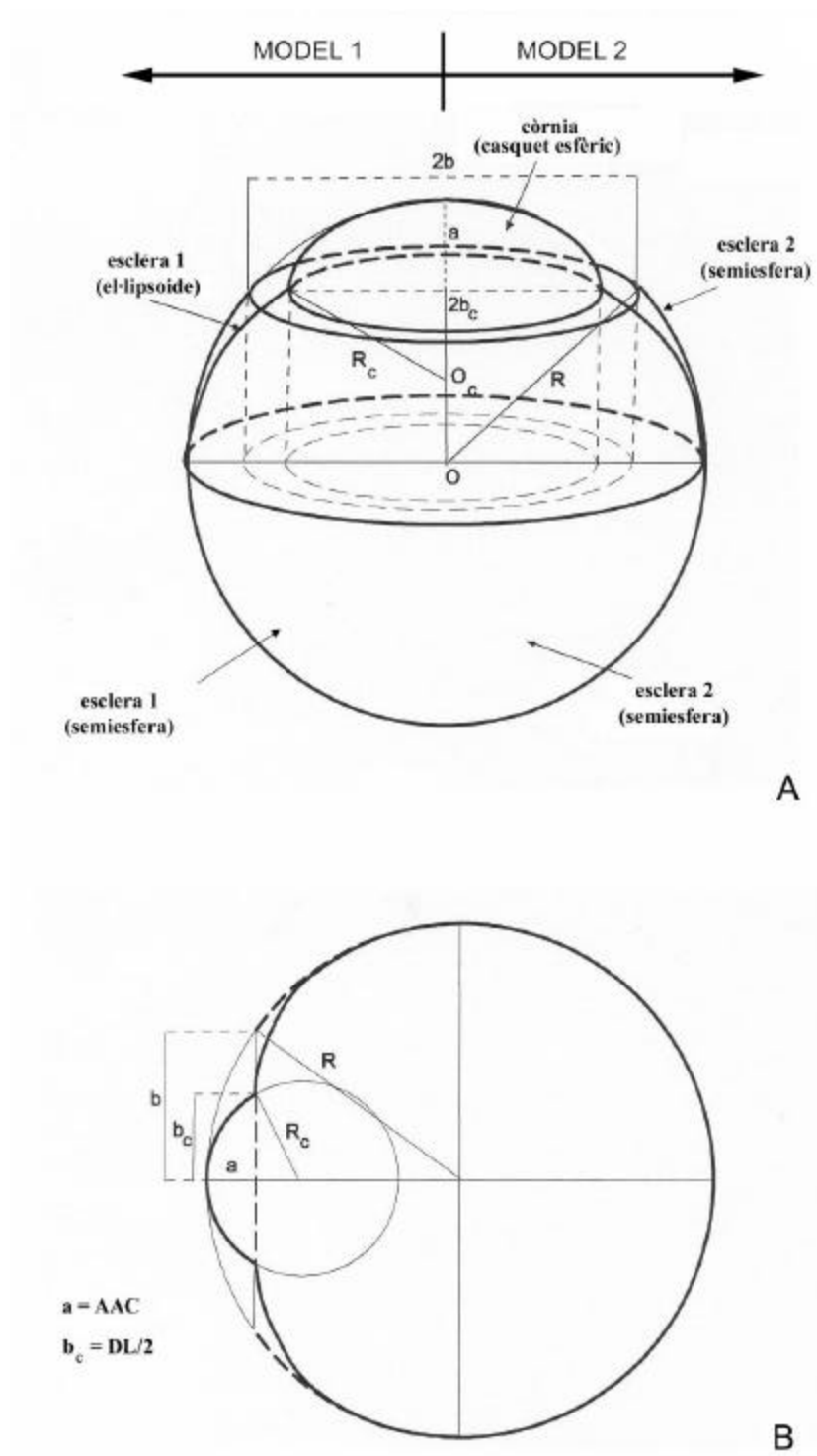


Figura 3. Esquema representatiu dels dos models geomètrics desenvolupats per calcular les superfícies oculars, escleral (A) i corneal (B).

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. Amb les dades composicionals no es poden aplicar els procediments estadístics habituals ja que existeix una falsa correlació entre els components del vector que poden conduir a interpretacions errònies. Per evitar aquests errors, s’ha proposat una sèrie de transformacions 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 (veure per exemple Aitchison, 1982 i 1986; Pawlowski-Glahn & Egozcue, 2001 i 2002; Egozcue *et al.*, 2003, Mateu-Figueras *et al.*, 2003, entre d’altres). La transformació efectuada en aquest apartat ha estat la proposada per Egozcue *et al.* (2003), anomenada transformació logquocient isomètrica, que permet obtenir una nova variable que relaciona les dues variables anteriors:

$$X_1 = \ln \frac{\%SC}{\%SE}$$

Anàlisi biomètrica de la mida i forma del cristal·lí

També s’ha mesurat els paràmetres del cristal·lí (Fig. 4) mitjançant un microscopi estereoscòpic NIKON SMZ-2T proveït d’un ocular micromètric 10/100. Degut a la mida de la mostra, no s’ha inclòs en aquest apartat el cristal·lí de *S. araneus*, *C. nivalis*, *M. gerbei*, *M. duodecimcostatus* ni d’*E. quercinus*.

Els paràmetres mesurats han estat:

- DAC: Diàmetre anteroposterior del cristal·lí. Distància entre el pol anterior i el pol posterior, situats al centre de cada cara de la lent. Coincideix amb el gruix del cristal·lí.
- DEc: Diàmetre equatorial del cristal·lí. Diàmetre de la circumferència que descriu l’equador del cristal·lí.

AAc: Altura de l'arc anterior del cristal·lí. Distància entre el pol anterior, o punt central de la cara anterior, i l'equador del cristal·lí.

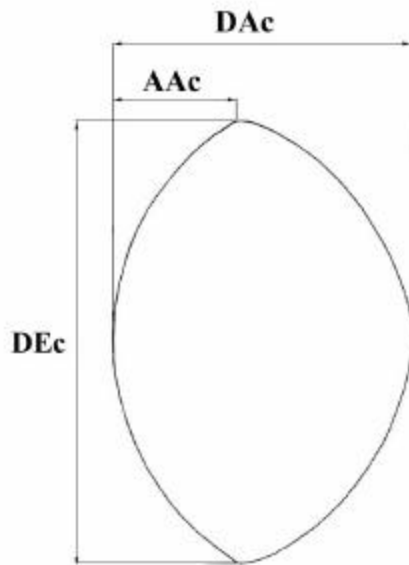


Figura 4. Paràmetres del cristal·lí. DAc, Diàmetre anteroposterior del cristal·lí; DEc, Diàmetre equatorial del cristal·lí; AAc, altura de l'arc anterior del cristal·lí. Segons Branis (1981).

Amb aquestes dades s'ha calculat l'índex d'esfericitat (IEc: quocient entre els dos diàmetres de la lent), així com els radis de curvatura de les dues superfícies del cristal·lí a partir de la fórmula:

$$R_c = \frac{b_c^2 + a^2}{2a}$$

a on $b_c = DEc / 2$ i $a = AAc$.

Procediments estadístics

Totes les mesures obtingudes han estat sotmeses a una sèrie de proves estadístiques. La normalitat de la distribució de les variables per a cada espècie s'ha analitzat mitjançant la prova no paramètrica de Kolmogorov-Smirnov, mentre que

l'homogeneïtat de les variàncies, o homoscedasticitat, s'ha avaluat segons la prova de Levene. El grau de dimorfisme sexual, així com les comparacions entre els dos ulls d'un mateix individu i els dos diàmetres d'un mateix ull, s'ha testat mitjançant l'estadístic t-Student. S'ha efectuat comparacions interespecífiques a partir d'anàlisis de variància (ANOVA), mentre que s'ha avaluat les diferències entre parell de mostres amb el mètode de Scheffé. Aquestes comparacions han estat realitzades tant amb els valors absoluts com amb els valors relatius en funció de la longitud del cap i cos de l'animal (CC). En totes les proves seqüencials, el nivell de significació s'ha establert segons l'ajust de Bonferroni (Rice, 1989), atenent a la modificació proposada per Chandler (1995). Les anàlisis canòniques efectuades a partir de les mitjanes aritmètiques de cada variable han permès avaluar la covariació entre grups. S'ha efectuat totes les anàlisis estadístiques mitjançant els programes del paquet estadístic SPSS 10.0 (Norusis, 2000).

3. RESULTATS

Descripció macroscòpica del globus ocular

Totes les espècies estudiades tenen els ulls laterals, situats a la meitat frontal del cap, molt a prop de la zona proximal del musell. No obstant, en les espècies amb els ulls molt grossos, com *A. sylvaticus*, pot donar la sensació de que els tenen més aviat frontals. No s'ha pogut distingir una veritable cavitat orbitària en cap de les espècies considerades, encara que l'arc zigomàtic dels rosegadors i un petit procés de l'os frontal, en el cas dels arvicolins, contribueixen a mantenir el globus ocular en la posició adequada. En realitat, el globus ocular es manté en la seva posició gràcies als músculs cranials i oculars (4 rectes, 2 obliques i el múscul retractor) i, especialment, a la glàndula de Harder. Aquesta glàndula, extremadament desenvolupada en relació a la mida de l'ull en tots els exemplars estudiats, és bilobulada i forma una mena de coixinet al voltant de la zona posterior i nasal del globus ocular fins assolir la zona limbal. A l'angle intern palpebral, la glàndula de Harder s'associa amb la tercera parpella o membrana nictitant, generalment poc desenvolupada, pel que només és visible amb el microscopi estereoscòpic. Anteriorment, els globus oculars estan coberts per les parpelles, les vores de les quals formen una obertura circular o

el·líptica que només deixa al descobert la còrnia, transparent i més o menys convexa segons l'espècie. Així, mentre que la còrnia en els insectívors és petita i descriu un arc d'esfera fortament convex, en els rosegadors acostuma a ser gran i circular, descrivint un arc d'esfera molt aplanat. En totes les espècies analitzades, el nervi òptic es situa a la regió posterior, desplaçat lleugerament ventro-caudalment respecte al pol posterior. Envoltat per múscul retractor, el nervi passa pel mig de la glàndula de Harder i entra al crani a través del foramen òptic.

Ja enucleats, els globus oculars de totes les espècies analitzades tenen l'aspecte de petites esferes de color negre, degut a que tant la còrnia com l'esclera són transparents (veure capítol 2) i deixen veure directament la túnica mitjana, molt pigmentada. Macroscòpicament, els ulls dels insectívors i dels rosegadors són massa semblants per poder distingir uns dels altres. Només la grandària de determinades espècies pot ajudar en aquesta tasca, però pels que tenen la mida semblant la diferenciació ocular interespecífica és pràcticament impossible. Tan sols quan es comparen microscòpicament els talls sagitals de cada espècie poden apreciar-se certes característiques que faciliten la seva identificació (Figs. 5 i 6).

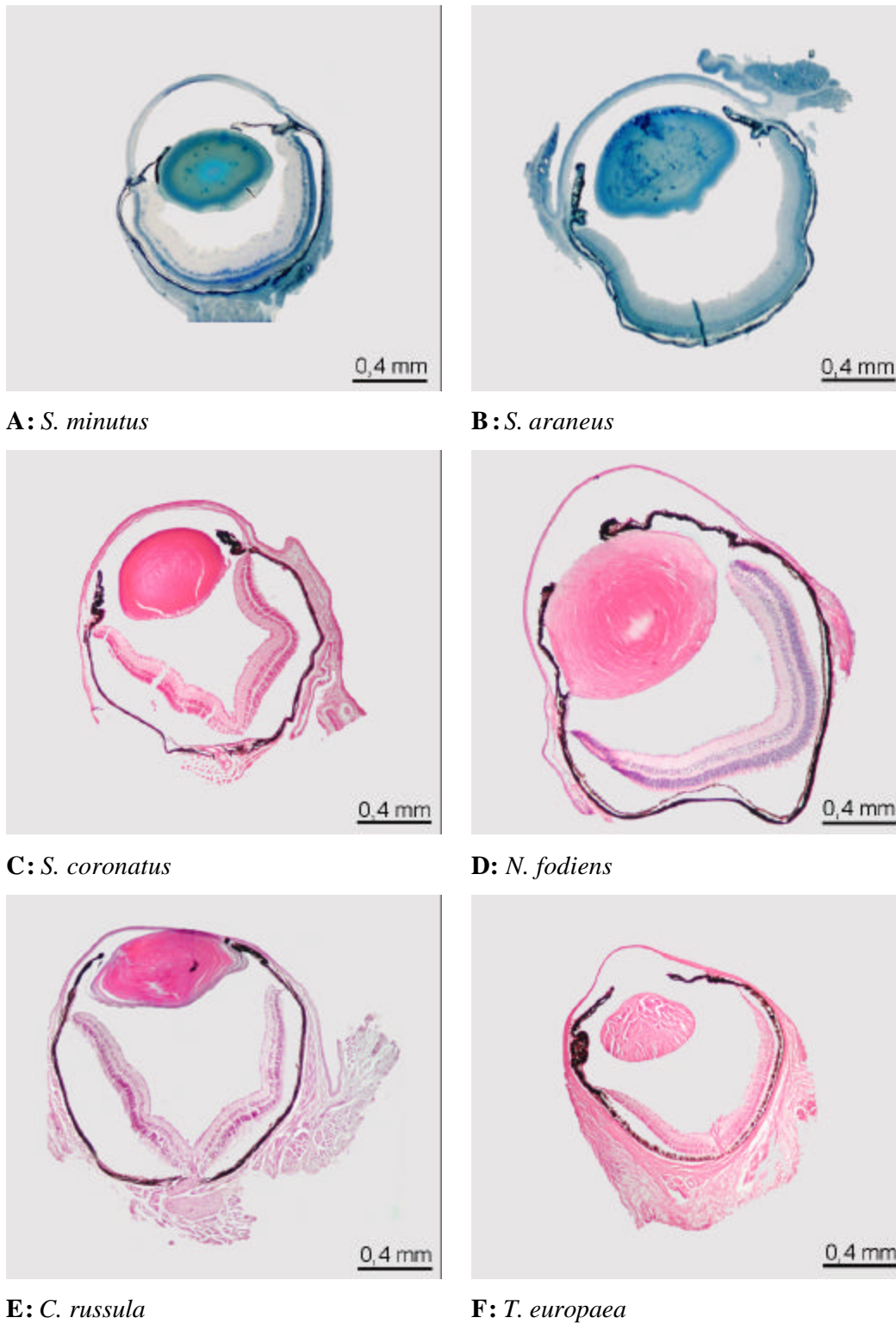
Insectívors

Anàlisi biomètrica de la mida i la forma del globus ocular

Un cop confirmada la normalitat i homoscedasticitat dels quatre paràmetres oculars mesurats (DA, DE, AAC, DL), s'ha determinat la variabilitat intraespecífica en quant a la mida i la forma del globus ocular per tal de poder determinar posteriorment la variació entre les diferents espècies.

Variabilitat intraespecífica

En les espècies que es compta amb un nombre suficient d'individus, s'ha realitzat comparacions intersexuals, que han demostrat l'absència de diferències morfomètriques significatives (t-Student, $p > 0.05$). Per falta de dades, no s'ha pogut



A: *S. minutus*

B: *S. araneus*

C: *S. coronatus*

D: *N. fodiens*

E: *C. russula*

F: *T. europaea*

Figura 5. Talls sagitals del globus ocular de sis espècies d'insectívors estudiades.

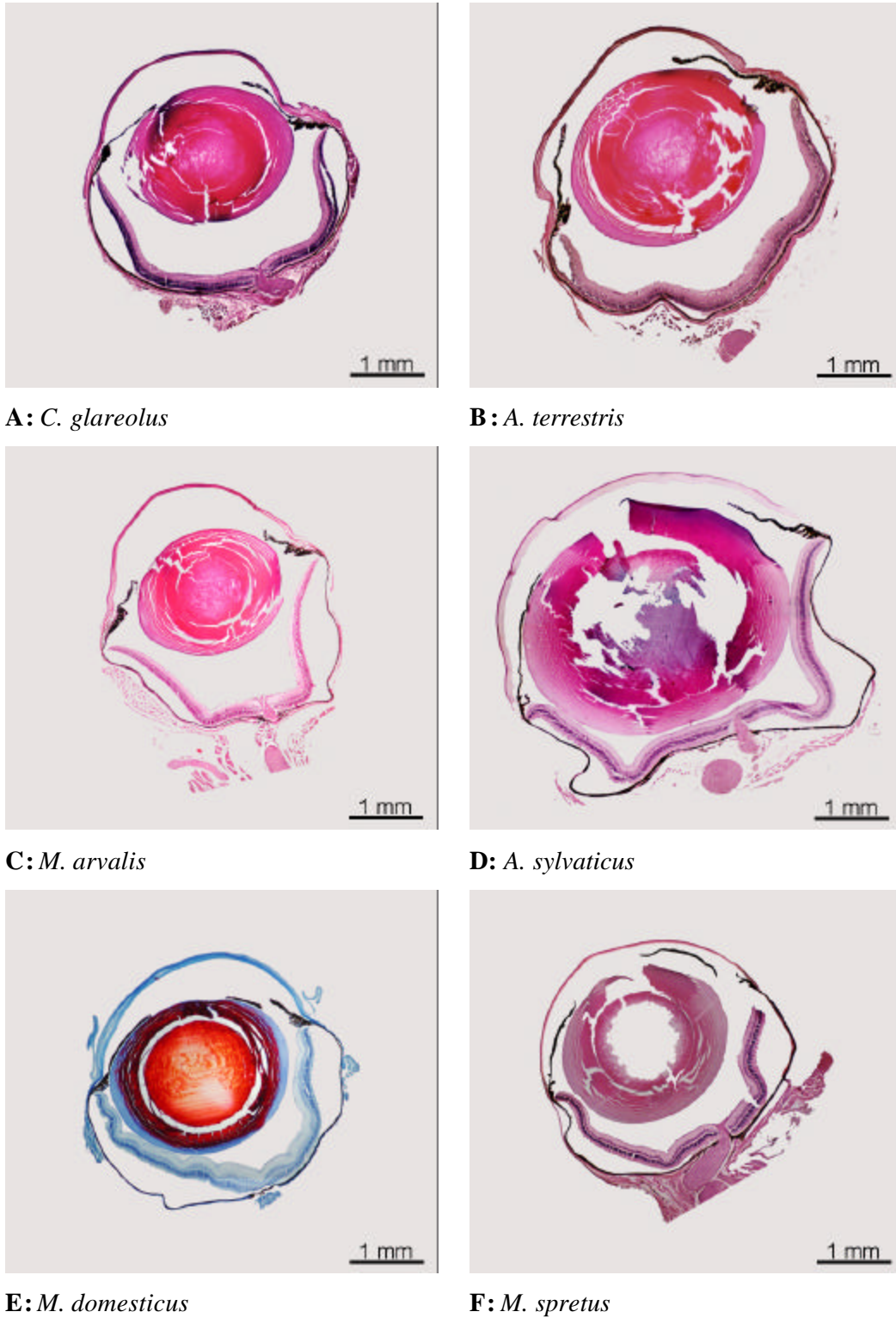


Figura 6. Talls sagitals del globus ocular de sis de les espècies de rosegadors estudiades.

realitzar aquesta comparació intersexual en el cas dels representants del gènere *Sorex*; no obstant, degut a que no presenten dimorfisme sexual per a cap caràcter craniomètric ni somatomètric (veure Niethammer & Krapp, 1990; LópezFuster, 1983) i que no s'ha trobat cap referència bibliogràfica que citi diferències oculars entre mascles i femelles d'aquest gènere, s'ha assumit que els paràmetres oculars tampoc en presenten. En cada espècie analitzada, s'ha comparat els paràmetres oculars dels dos ulls d'un mateix individu constatant-se que les diferències que es poden observar entre l'ull dret i l'esquerra no són significatives. Per tant, en les següents anàlisis estadístiques s'ha considerat conjuntament ambdós sexes i indistintament l'ull dret o l'esquerre.

A la taula 1 es mostren els estadístics descriptius dels quatre paràmetres oculars externs, tant en valors absoluts com relatius, en funció de la longitud del cap i cos (CC), així com els radis de curvatura de la zona central de la còrnia (RC) de totes les espècies d'insectívors estudiades. En general, s'observa una gran similitud intraespecífica entre DA i DE. En tots els casos, IEg mostra valors molt propers a 1, excepte per *T. europaea* a on IEg = 1.11 (taula 1). Aquest fet és degut a que normalment la còrnia en aquesta espècie té forma cònica encara que, sovint, aquest queratocon afecta només a la zona central o pupil·lar (Fig. 5, ull *T. europaea*). Així doncs, excepte per *T. europaea*, es pot considerar que els ulls de les diferents espècies insectívores estudiades són pràcticament esfèrics, malgrat que normalment el diàmetre anteroposterior és lleugerament superior al diàmetre equatorial (Fig. 5). A la Figura 7 es constata l'alta correlació existent entre els diàmetres oculars dels insectívors ($r = 0.983$, $p < 0.001$). Els radis de curvatura corneal són molt petits, en consonància amb les mides reduïdes del globus ocular.

Variabilitat interespecífica

A la Taula 1 es constata que, en general, els paràmetres oculars de *N. fodiens* i de *T. europaea* mostren els valors absoluts superiors i inferiors respectivament, mentre que en valors relatius són *S. minutus* i *T. europaea* les que presenten els valors extrems.

Taula 1. Estadístics descriptius de les diferents variables oculars de les espècies d'insectívors analitzades, tant en valors absoluts com relatius, en funció de CC. DA, diàmetre anteroposterior; DE, diàmetre equatorial; AAC, altura de l'arc de la còrnia; DL, diàmetre limbal; RC, radi de curvatura corneal; IEg, índex d'esfericitat mitjà del globus ocular. Mitjanes dels valors absoluts en mm.

Espècie	Variables	Valors absoluts			Valors relatius		IEg	
		n	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
<i>S. minutus</i>	DA	15	1.127	0.088	0.0227	0.002	1.01	0.08
	DE	14	1.114	0.095	0.0223	0.003		
	AAC	7	0.314	0.069	0.0061	0.001		
	DL	7	0.729	0.125	0.0142	0.003		
	RC	7	0.375	0.071				
<i>S. araneus</i>	DA	4	1.350	0.058	0.0212	0.003	1.02	0.03
	DE	4	1.325	0.050	0.0208	0.002		
	AAC	3	0.400	0.100	0.0063	0.001		
	DL	3	0.900	0.100	0.0143	0.000		
	RC	3	0.463	0.054				
<i>S. coronatus</i>	DA	27	1.181	0.147	0.0181	0.003	1.02	0.16
	DE	27	1.163	0.133	0.0178	0.002		
	AAC	10	0.280	0.079	0.0044	0.001		
	DL	10	0.740	0.107	0.0117	0.002		
	RC	10	0.393	0.054				
<i>N. fodiens</i>	DA	13	1.546	0.120	0.0205	0.003	1.00	0.03
	DE	13	1.550	0.108	0.0206	0.002		
	AAC	5	0.440	0.089	0.0059	0.001		
	DL	5	0.940	0.134	0.0126	0.002		
	RC	5	0.474	0.064				
<i>C. russula</i>	DA	31	1.271	0.187	0.0180	0.003	1.02	0.08
	DE	31	1.252	0.186	0.0177	0.003		
	AAC	12	0.383	0.103	0.0055	0.001		
	DL	11	0.891	0.122	0.0130	0.003		
	RC	11	0.471	0.061				
<i>T. europaea</i>	DA	8	1.125	0.198	0.0095	0.002	1.11	0.27
	DE	9	1.014	0.186	0.0084	0.002		
	AAC	3	0.300	0.100	0.0024	0.001		
	DL	3	0.667	0.289	0.0053	0.001		
	RC	3	0.341	0.149				

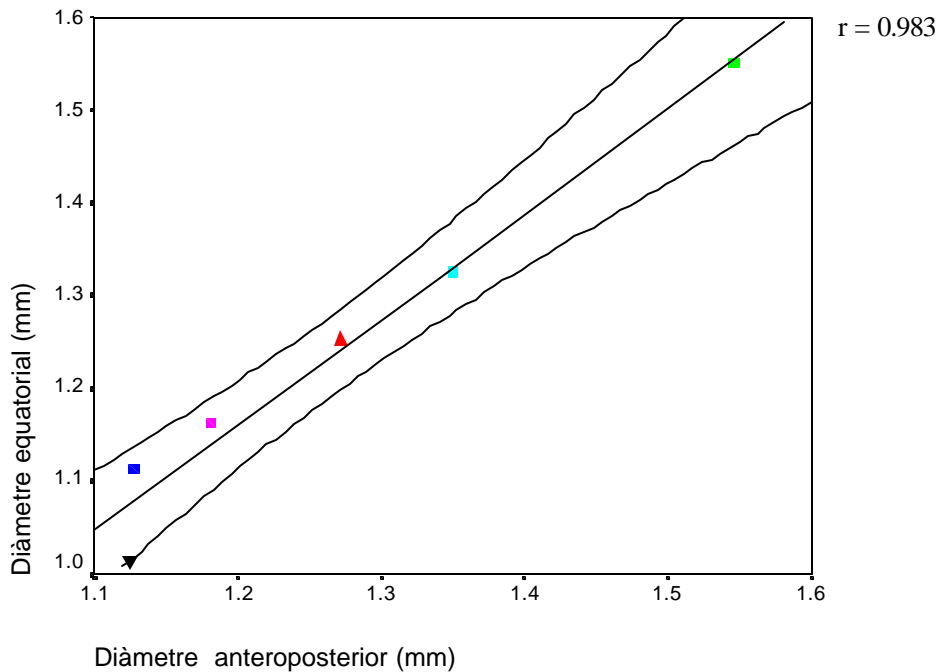


Figura 7. Relació entre els dos diàmetres oculars en valors absoluts. ■, *S. minutus*; ■, *S. araneus*; ■, *S. coronatus*; ■, *N. fodiens*; ▲, *C. russula*; ▼, *T. europaea*.

Atenent als valors de radi de curvatura corneal calculat a la regió pupil·lar es desprèn que *N. fodiens* és l'espècie que presenta la còrnia més aplanada (0.475 mm) i *T. europaea* la més corbada (0.341 mm).

Amb la finalitat de ponderar les relacions de mida del globus ocular i establir possibles patrons diferenciadors bàsics a nivell genèric o supragenèric, s'ha realitzat un test ANOVA amb els valors absoluts dels paràmetres oculars. Els resultats han mostrat l'existència de diferències significatives per a totes les variables analitzades (Taula 2-A). Les comparacions entre parells de mostres han posat de manifest escasses diferències interespecífiques de caràcter significatiu. Així, solament *N. fodiens* ha presentat valors de DA i DE significativament superiors a la resta d'espècies, feta l'excepció de *S. araneus*, i *C. russula* ha mostrat un DE significativament més gran que el de *T. europaea*. Els paràmetres que afecten a la còrnia, fins i tot el radi de curvatura, no han revelat cap diferència interespecífica de

Taula 2. Resultats de l'anàlisi de la variància així com de les comparacions individuals entre parells de mostres entre les sis espècies d'insectívors estudiades pels diferents paràmetres oculars. **A**: valors absoluts; **B**: valors relatius. Mateixes abreviatures que en la **Taula 1**.

A				Comparació interespecífica														
Variable	ANOVA			<i>Sm-Sa</i>	<i>Sm-Sc</i>	<i>Sm-Nf</i>	<i>Sm-Cr</i>	<i>Sm-Te</i>	<i>Sa-Sc</i>	<i>Sa-Nf</i>	<i>Sa-Cr</i>	<i>Sa-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>
	n	F	P															
DA	98	14.18	***	---	---	***	---	---	---	---	---	---	***	---	---	***	***	---
DE	96	18.38	***	---	---	***	---	---	---	---	---	---	***	---	---	***	***	*
AAC	40	3.15	*	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
DL	39	3.68	**	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
RC	39	3.62	*	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---

B				Comparació interespecífica														
Variable	ANOVA			<i>Sm-Sa</i>	<i>Sm-Sc</i>	<i>Sm-Nf</i>	<i>Sm-Cr</i>	<i>Sm-Te</i>	<i>Sa-Sc</i>	<i>Sa-Nf</i>	<i>Sa-Cr</i>	<i>Sa-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>
	n	F	P															
DA/CC	94	22.09	***	---	**	---	***	***	---	---	---	***	---	---	***	---	***	***
DE/CC	92	23.58	***	---	**	---	***	***	---	---	---	***	---	---	***	---	***	***
AAC/CC	39	5.46	**	---	---	---	---	**	---	---	---	*	---	---	---	---	*	*
DL/CC	38	7.38	***	---	---	---	---	***	---	---	---	**	---	---	*	---	*	**

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

caràcter significatiu. Quan es comparen els valors relatius de la mida de l'ull en funció de la mida corporal, el test ANOVA ha revelat també l'existència de diferències interespecífiques significatives en totes les variables (Taula 2-B). No obstant, en aquest cas, l'espècie que ha diferit més significativament de la resta ha estat *T. europaea*, ja que l'ull és molt petit en relació a la mida corporal. A més, *S. minutus*, ha mostrat valors relatius de DA i DE significativament més elevats que els de *S. coronatus* i *C. russula*.

Per tal de caracteritzar els individus analitzats en funció de les mesures oculars i avaluar la covariació entre les espècies estudiades, s'ha efectuat una anàlisi canònica a partir de les mitjanes aritmètiques dels valors absoluts de DA, DE, AAC i DL. L'anàlisi ha proporcionat quatre funcions discriminants (contrast de les funcions 1 a 4: Lambda de Wilks = 0.209; $\eta^2 = 51.616$; g.l. = 20; $p < 0.001$) que han agrupat el 61.1% dels casos agrupats originals (Taula 3).

Taula 3. Resultats de la classificació de l'anàlisi canònica realitzada a partir de les mitjanes aritmètiques de DA, DE, AAC i DL en les espècies d'insectívors estudiades.

		Grup de pertinença pronosticat						Total	
		<i>Sm</i>	<i>Sa</i>	<i>Sc</i>	<i>Nf</i>	<i>Cr</i>	<i>Te</i>		
Recompte	original	<i>Sm</i>	5	0	2	0	0	0	7
		<i>Sa</i>	0	0	1	0	2	0	3
		<i>Sc</i>	4	0	6	0	0	0	10
		<i>Nf</i>	0	0	0	3	2	0	5
		<i>Cr</i>	0	0	1	1	9	0	11
		<i>Te</i>	1	0	0	0	1	1	3
		%	<i>Sm</i>	71.4	0.0	28.6	0.0	0.0	0.0
		<i>Sa</i>	0.0	0.0	33.3	0.0	66.7	0.0	100.0
		<i>Sc</i>	40.0	0.0	60.0	0.0	0.0	0.0	100.0
		<i>Nf</i>	0.0	0.0	0.0	60.0	40.0	0.0	100.0
		<i>Cr</i>	0.0	0.0	9.1	9.1	81.8	0.0	100.0
		<i>Te</i>	33.3	0.0	0.0	0.0	33.3	33.3	100.0

A la Figura 8A es representen gràficament les puntuacions discriminants per les dues primeres funcions canòniques, que han acumulat el percentatge de variància més elevat (91.1 i 5.2% respectivament), i que estan correlacionades positivament amb DE, la primera, i negativament amb DA, la segona. S'observa que *S. minutus* se separa del grup format per *S. araneus*, *C. russula* i *N. fodiens*, mentre que *S. coronatus* es situa entre els dos grups, no mostrant encavalcament amb *N. fodiens*. Per altra banda, les puntuacions de *T. europaea* presenten una gran dispersió, imbricant-se amb les de les espècies de *S. minutus*, *S. coronatus* i *C. russula*.

Quan es tenen en compte els valors relatius, per tal d'avaluar i eliminar el possible efecte derivat de la mida corporal, també s'obtenen quatre funcions (contrast de les funcions 1 a 4: Lambda de Wilks = 0.236; $\chi^2 = 47.658$; g.l. = 20; $p < 0.001$), que només classifiquen correctament el 43.6% dels casos originals. En aquest cas, la representació gràfica de les puntuacions discriminants de les dues primeres funcions canòniques (amb el percentatge de variància acumulada del 92.1% i el 6.0% i correlacionades positivament amb DE i negativament amb DA respectivament) permet segregar clarament les puntuacions de *T. europaea* (100% dels casos agrupats originals), manifestant-se una altra vegada la desproporció entre la mida ocular i la corporal en aquesta espècie. En termes generals, la resta d'espècies mostren entre si un elevat grau d'encavalcament; només la imbricació entre *S. minutus* i *S. coronatus* és relativament petita (Fig. 8-B).

Atesa la gran dispersió existent entre les mides oculars i corporals de *T. europaea*, no s'ha tingut en compte els valors d'aquesta espècie a l'hora de relacionar els centroides de la primera funció discriminant de l'anàlisi canònica en valors absoluts i la mitjana de CC de cada espècie. A la Figura 9 pot observar-se que existeix una alta correlació entre aquestes dues variables ($r = 0.887$; $p < 0.05$) i, a més, que els valors de tots els sorícids estudiats estan dins de l'interval de confiança al 95%.

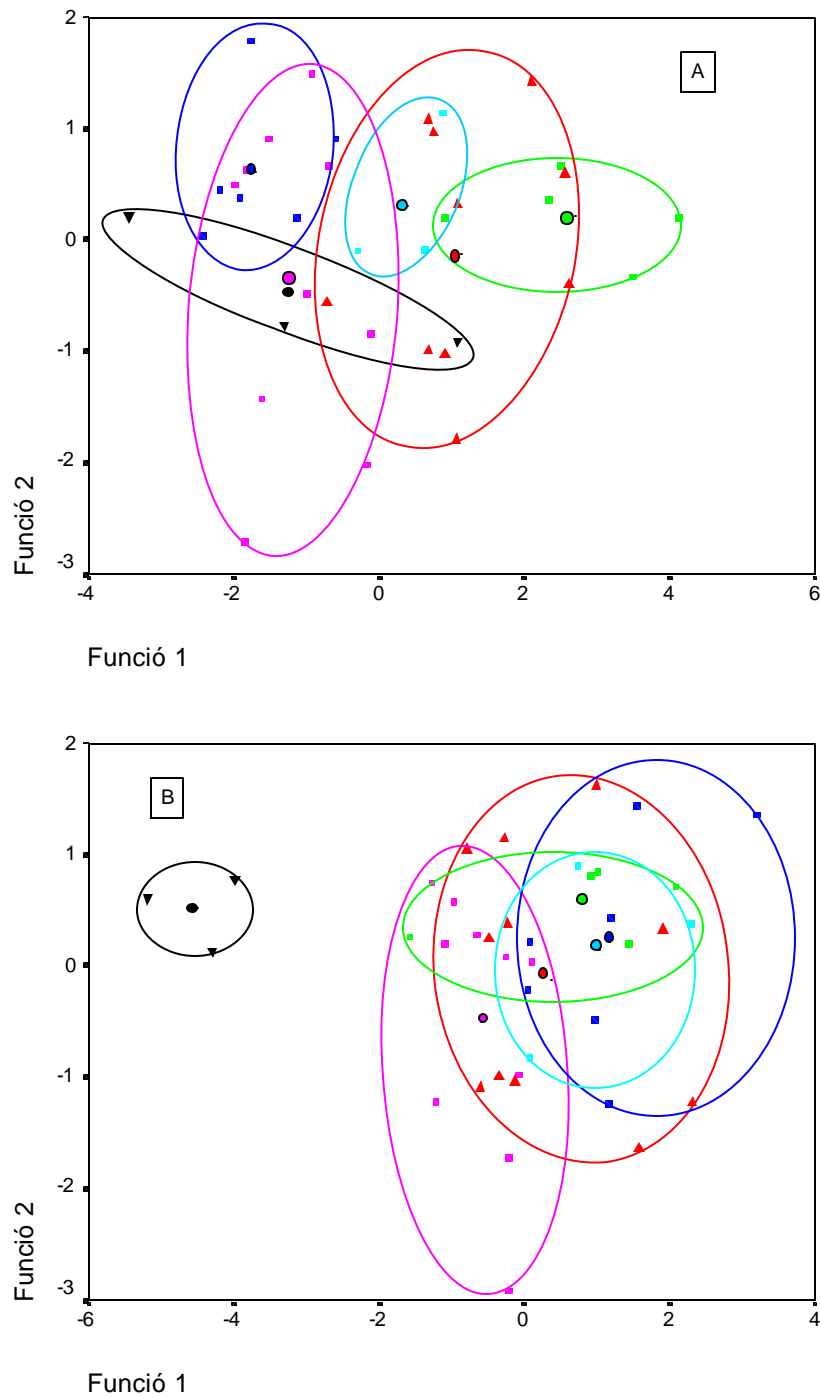


Figura 8. Representació gràfica sobre els eixos canònics de les puntuacions discriminants obtingudes a partir de les mitjanes dels diferents paràmetres oculars, a les espècies d'insectívors considerades. **A:** valors absoluts; **B:** valors relatius. ■, *S. minutus*; ■, *S. araneus*; ■, *S. coronatus*; ■, *N. fodiens*; ▲, *C. russula*; ▼, *T. europaea*; o, centroide de cada espècie.

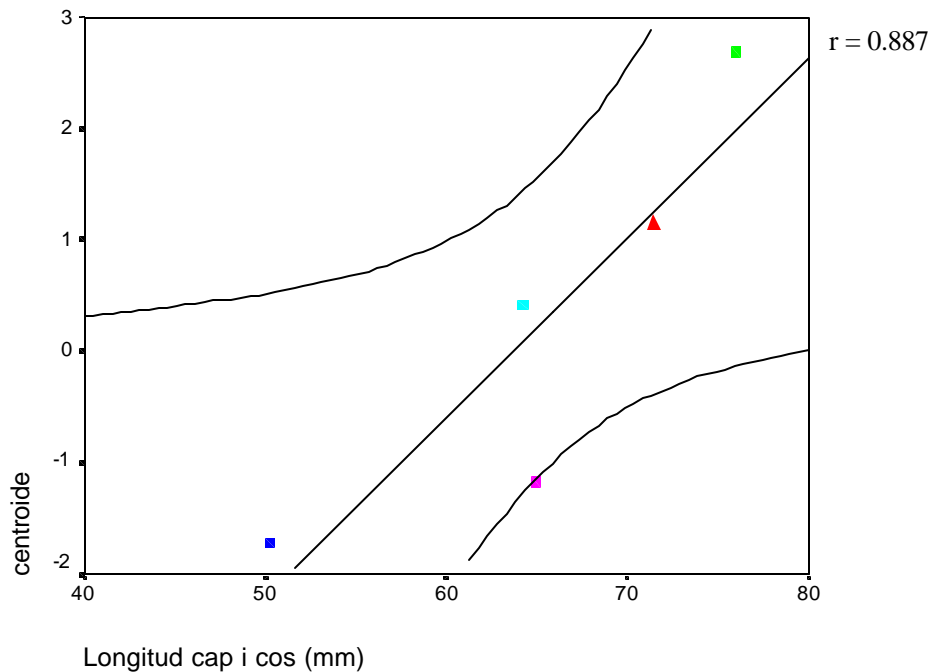


Figura 9. Relació entre els centroides de la primera funció resultant de l'anàlisi canònica a partir dels valors absoluts dels diferents paràmetres oculars i la mitjana de CC de les espècies de sorícids. ■, *S. minutus*; ■, *S. araneus*; ■, *S. coronatus*; ■, *N. fodiens*; ▲, *C. russula*.

Anàlisi biomètrica de la superfície ocular

Com ja s'ha comentat en l'apartat de Materials i Mètodes, s'ha desenvolupat dos models geomètrics per tal de calcular la superfície dels ulls sense malmetre els teixits oculars. Per decidir quin dels dos models s'aproxima més a la superfície real del globus ocular dels insectívors estudiats, s'ha comparat els valors resultants d'aplicar els dos models amb els obtinguts en realitzar un "test points" en uns quants globus oculars de diferents espècies d'insectívors (Taula 4). Pot observar-se que en comparar entre si els resultats d'ambdós models geomètrics sempre s'obtenen diferències significatives, de la mateixa manera que en comparar els resultats del model 2 amb els del "test points". En canvi, els valors obtinguts en aquest test no han diferit estadísticament dels del model 1 i, per tant, ha estat aquest últim el que s'ha

Taula 4. Comparació entre els valors de les superfícies oculars mesurades i calculades. **A:** Valors obtinguts en aplicar els models geomètrics desenvolupats per calcular la superfície ocular i els valors resultants en els “test points” realitzats a set ulls d’insectívors. **B:** Comparació d’aquests valors mitjançant l’estadístic t d’Student. null, número d’ull; DA, diàmetre anteroposterior de l’ull; DE, diàmetre equatorial; AAC, altura de l’arc de la còrnia; DL, diàmetre limbal; SE1, superfície escleral segons el model 1; SE2, superfície escleral segons els model 2; SC; superfície corneal segons els models geomètrics; ST1, superfície total segons el model 1; ST2, superfície total segons el model 2; SEM; superfície escleral mesurada amb el “test points”; SCM, superfície corneal mesurada amb el “test points”; STM, superfície total mesurada amb el “test points”. Valors expressats en mm².

A		Mesures oculars				Models geomètrics					Test points		
Espècie	null	DA	DE	AAC	DL	SE1	SE2	SC	ST1	ST2	SEM	SCM	STM
<i>Sm</i>	23	1.1	1.1	0.3	0.7	2.91	3.37	0.67	3.57	4.03	2.33	0.33	2.66
<i>Sm</i>	33	1.2	1.2	0.3	0.8	3.51	3.95	0.79	4.30	4.73	2.67	0.67	3.33
<i>Sc</i>	20	1.3	1.2	0.4	0.5	3.81	4.70	0.27	4.08	4.97	3.67	0.67	4.33
<i>Nf</i>	19	1.6	1.6	0.4	0.9	6.38	7.35	1.14	7.52	8.49	5.33	1.67	7.00
<i>Cr</i>	53	1.5	1.5	0.4	1.0	5.40	6.17	1.29	6.69	7.46	4.00	1.67	5.67
<i>Cr</i>	57	1.5	1.1	0.5	0.7	3.80	4.89	0.57	4.37	5.47	4.66	1.00	5.66
<i>Cr</i>	65	1.4	1.5	0.5	0.9	4.83	5.99	1.15	5.98	7.14	3.67	1.50	5.17

B		Diferències relacionades						
		SE1-SE2	SE1-SEM	SE2-SEM	SC-SCM	ST1-ST2	ST1-STM	ST2-STM
t		-7.636	2.361	5.489	-1.884	-7.636	1.357	4.111
p		***	---	**	---	***	---	**

*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$.

utilitzat per calcular la superfície ocular, corneal i escleral, de tots els ulls analitzats, i per poder donar finalment un valor mitjà aproximat per a cada espècie. No obstant, s'ha de tenir en compte que els valors obtinguts per *T. europaea* són només aproximatius, ja que les còrnies d'aquesta espècie han mostrat diferents formes, des de ben corbades a ben còniques, passant per còrnies en que el queratocon només afecta a la zona central (Fig. 5, ull *T. europaea*). Per aquest motiu, és realment difícil trobar un model geomètric escaient que pugui aplicar-se per calcular la superfície corneal d'aquesta espècie.

A la Taula 5 es mostren els paràmetres descriptius dels valors obtinguts de la superfície total del globus ocular, així com la superfície que cobreix la còrnia i l'esclera per separat. Tal i com era d'esperar, *N. fodiens* és l'espècie que presenta la superfície ocular mitjana més gran, ja que també ho són els valors dels seus paràmetres oculars, especialment DA i DE (Taula 1). Les superfícies oculars mitjanes de *S. minutus* i *T. europaea* són les més petites, degut a les reduïdes dimensions de l'ull.

En general, la superfície de la còrnia dels insectívors estudiats és molt petita, sent *N. fodiens* (1.33 mm^2) i *T. europaea* (0.65 mm^2) les que presenten els valors mitjans màxims i mínims respectivament. Cal remarcar que malgrat que els valors absoluts de la superfície que cobreix la còrnia són més o menys diferents, en expressar-los en percentatges relatius a la superfície ocular total, aquestes diferències s'atenuen i oscil·len entre un 17 i un 20% en la majoria d'espècies, excepte per *S. araneus* (22.56%) i *T. europaea* (13.74%).

L'esclera, el principal recobriment extern del globus ocular, presenta els valors mitjans màxims a *N. fodiens* (5.94 mm^2) i mínims a *S. minutus* (2.99 mm^2). Si es té en compte la superfície total de l'ull, la superfície escleral mitjana varia entre el 77.44% de *S. araneus* i el 86.26% de *T. europaea* (Taula 5).

Taula 5. Estadístics descriptius de les superfícies ocular, escleral i corneal així com els percentatges mitjans que representen aquestes dues últimes respecte del total ocular en cada una de les espècies d'insectívors considerades. Valors de les mitjanes en mm².

	n	Superfície ocular		Superfície corneal				Superfície escleral			
		\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x} %	s %	\bar{x}	s	\bar{x} %	s %
<i>Sm</i>	7	3.72	0.37	0.72	0.22	19.68	6.72	2.99	0.46	80.32	6.72
<i>Sa</i>	3	5.19	0.20	1.16	0.35	22.56	7.39	4.02	0.48	77.44	7.39
<i>Sc</i>	10	4.45	0.92	0.70	0.05	17.03	8.31	3.75	1.20	82.97	8.31
<i>Nf</i>	5	7.27	1.07	1.33	0.41	18.64	6.57	5.94	1.16	81.36	6.57
<i>Cr</i>	11	6.09	1.12	1.02	0.33	17.05	5.35	5.07	1.12	82.95	5.35
<i>Te</i>	3	4.27	1.47	0.65	0.55	13.74	7.30	3.63	0.97	86.26	7.30

Les diferències observades en els valors absoluts de les superfícies oculars dels insectívors considerats han resultat ser estadísticament significatives (Taula 6), essent *N. fodiens* l'espècie que ha diferit amb tota la resta, excepte amb *C. russula*. Aquesta última també s'ha diferenciat de *S. minutus* i *S. coronatus*. En canvi, no ha aparegut cap diferència significativa en comparar la variable resultant de realitzar la transformació logquocient isomètrica que relaciona la superfície corneal i escleral (X_1).

Taula 6. Resultats de l'anàlisi de la variància així com de les comparacions individuals entre parells de mostres per les superfícies oculars entre les espècies d'insectívors estudiades. No s'inclouen els parells de mostres que no presenten diferències interespecífiques. ST, superfície ocular total; X_1 , ln (% superfície corneal / % superfície escleral).

Variable	n	ANOVA		Comparació interespecífica				
		F	p	<i>Sm-Nf</i>	<i>Sm-Cr</i>	<i>Sc-Nf</i>	<i>Sc-Cr</i>	<i>Nf-Te</i>
ST	38	11.764	***	***	**	**	*	**
X_1	38	0.623	---	---	---	---	---	---

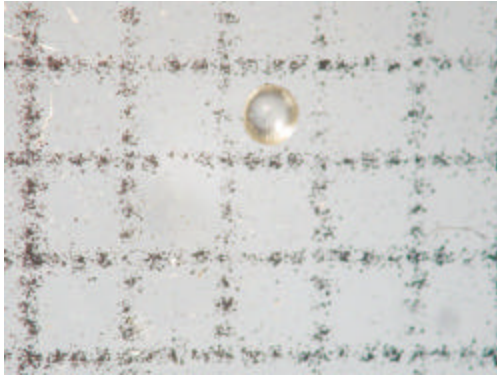
*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$. Valors de p corregits mitjançant l'ajust de Bonferroni.

Anàlisi biomètrica de la mida i la forma del cristal·lí

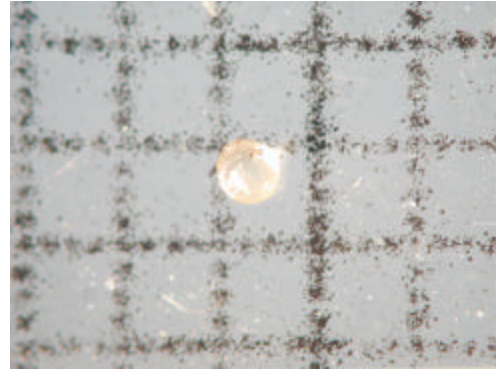
El cristal·lí de tots els insectívors considerats és una lent més o menys voluminosa (Fig. 10), amb un diàmetre anteroposterior que representa, per terme mitjà, entre el 20% (*T. europaea*) i el 42 % (*S. coronatus*) del diàmetre anteroposterior de l'ull (Taula 7). Ocupa la zona anterior de la cambra vítria, estant més a prop de la còrnia que no pas de la retina. En conseqüència, la distància nodal posterior, que determina la distància entre el cristal·lí i la retina, és relativament gran (Fig. 5). És una lent biconvexa amb el diàmetre equatorial més gran que l'anteroposterior (Taula 7). En general, la superfície anterior és més corbada que la posterior i, per aquest motiu, l'equador o la zona de contacte entre aquestes dues superfícies, està desplaçat lleugerament cap enrere. L'índex d'esfericitat mitjà, que s'obté com el quocient entre el diàmetre anteroposterior i l'equatorial, oscil·la entre el 0.75 i 0.71 de la lent més arrodonida dels tres sorícids, i entre el 0.5 i 0.4 del cristal·lí més aplanat de *C. russula* i *T. europaea*. Sovint la superfície anterior de la lent de *T. europaea* adopta una forma més aviat cònica en la zona central, una mena de lenticon que es correspon amb el queratocon central de la còrnia (Fig. 5, ull *T. europaea*). Degut a la mida de la mostra, no s'ha realitzat mesures dels cristal·lins de *S. araneus*.

Els resultats de l'anàlisi de la variància i la comparació per parells de mostres indiquen que els cristal·lins de *N. fodiens* i *T. europaea* són els que més difereixen respecte els de la resta, especialment pels diàmetres en valor absolut (Taula 8). En quant als radis de curvatura, *C. russula* destaca per tenir la cara posterior significativament més plana que cap altra espècie. Quan es comparen els valors relatius, en funció dels diàmetres oculars, només són significatives les diferències entre els diàmetres anteroposteriors, preferentment entre *T. europaea* i les tres espècies de sorícids (Taula 8).

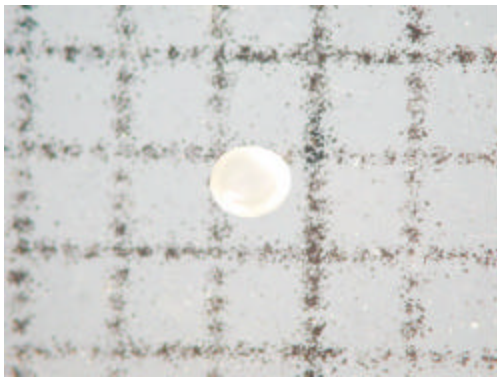
A la Figura 11 es mostra la relació entre els diàmetres del cristal·lí respecte als diàmetres oculars de cada espècie. La correlació entre els diàmetres anteroposteriors no ha estat estadísticament significativa ($r = 0.782$), però sí que ho ha estat entre els diàmetres equatorials ($r = 0.948$; $p < 0.05$).



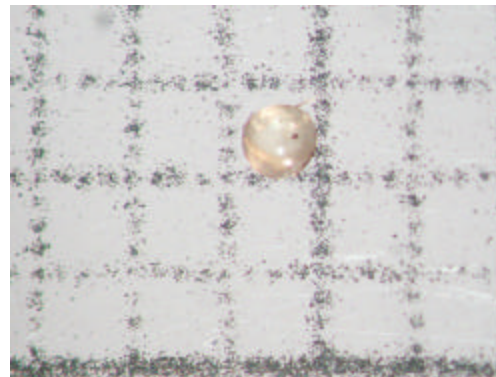
S. minutus



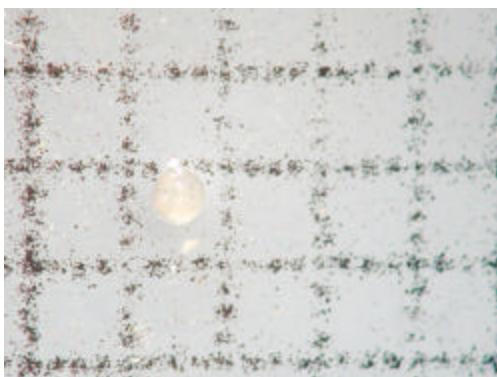
S. coronatus



N. fodiens



C. russula



T. europaea

Figura 10. Imatges dels cristal·lins de cinc de les espècies d'insectívors estudiades, sobre un reticle format per quadrats d'1 mm de costat. Degut a la mida de la mostra, no s'ha realitzat mesures dels cristal·lins de *S. araneus*.

Taula 7. Estadístics descriptius dels paràmetres mesurats als cristal·lins d'insectívors, així com els seus índexs d'esfericitat. DAc, diàmetre anteroposterior del cristal·lí; DEc, diàmetre equatorial del cristal·lí; AAc, altura de l'arc anterior de cristal·lí. RCant, radi de curvatura anterior del cristal·lí; RCpost, radi de curvatura posterior del cristal·lí. IEc, índex d'esfericitat del cristal·lí. Mitjanes dels valors absoluts expressades en mm. Valors relatius calculats en funció dels diàmetres oculars corresponents (DAc/DA i DEc/DE). Per a totes les espècies considerades, n = 9.

Espècie	Variables	Valors absoluts		Valors relatius		IEc	
		\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
<i>S. minutus</i>	DAc	0.43	0.058	0.38	0.031	0.73	0.09
	DEc	0.60	0.100	0.53	0.066		
	AAc	0.30	0.000				
	RCant	0.303	0.050				
	RCpost	-0.423	0.070				
<i>S. coronatus</i>	DAc	0.50	0.000	0.42	0.035	0.75	0.06
	DEc	0.67	0.058	0.56	0.070		
	AAc	0.30	0.000				
	RCant	0.336	0.031				
	RCpost	-0.379	0.047				
<i>N. fodiens</i>	DAc	0.63	0.058	0.40	0.002	0.71	0.08
	DEc	0.87	0.115	0.55	0.106		
	AAc	0.40	0.000				
	RCant	0.438	0.065				
	RCpost	-0.547	0.160				
<i>C. russula</i>	DAc	0.40	0.100	0.28	0.072	0.50	0.10
	DEc	0.80	0.000	0.56	0.022		
	AAc	0.30	0.100				
	RCant	0.439	0.054				
	RCpost	-0.850	0.000				
<i>T. europaea</i>	DAc	0.20	0.010	0.20	0.010	0.40	0.06
	DEc	0.50	0.010	0.50	0.010		
	AAc	0.10	0.010				
	RCant	0.364	0.014				
	RCpost	-0.363	0.013				

Taula 8 Resultats de l'anàlisi de la variància i de les comparacions individuals entre parells de mostres de les espècies d'insectívors estudiades pels paràmetres del cristal·lí. DAC, diàmetre anteroposterior del cristal·lí; DEc, diàmetre equatorial del cristal·lí; AAC, altura de l'arc anterior del cristal·lí; IEc, índex d'esfericitat del cristal·lí. RCant, radi de curvatura anterior del cristal·lí; RCpost, radi de curvatura posterior del cristal·lí; DAC/DA, diàmetre anteroposterior del cristal·lí en funció del diàmetre anteroposterior de l'ull; DEc/DE, diàmetre equatorial del cristal·lí en funció del diàmetre anteroposterior de l'ull. Per a totes les espècies, n = 9.

Variable	Comparació interespecífica											
	ANOVA		<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>
	F	P										
DAC	22.37	***	---	*	---	**	---	---	**	**	***	*
DEc	16.21	***	---	**	---	---	*	---	---	---	**	**
AAC	17.82	***	---	---	---	**	---	---	**	---	***	**
IEc	10.97	**	---	---	---	*	---	*	**	---	*	---
RCant	5.17	*	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
RCpost	18.72	***	---	---	**	---	---	**	---	*	---	***
DAC/DA	16.33	***	---	---	---	**	---	*	**	---	**	---
DEc/DE	0.93	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---

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

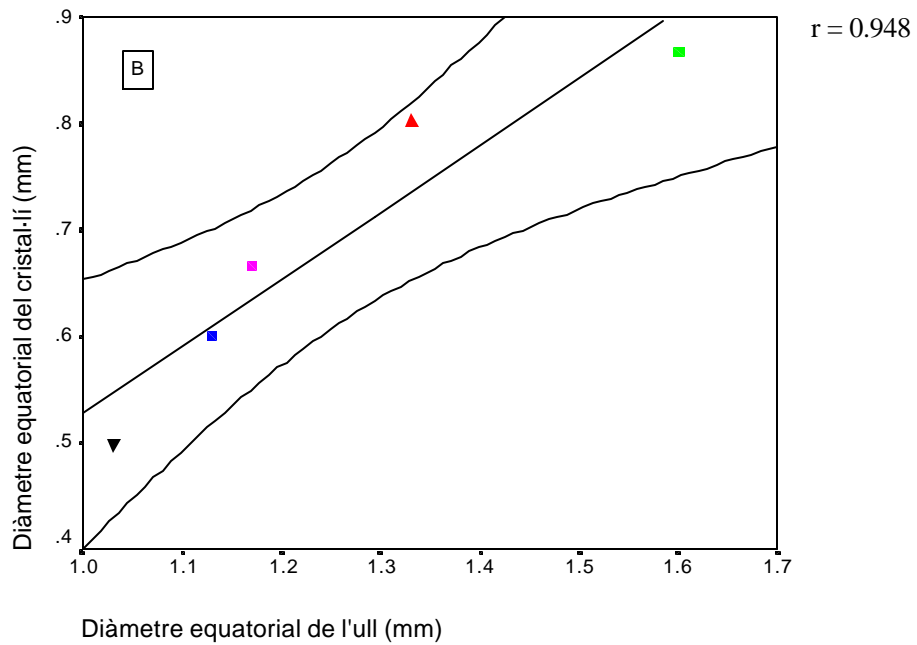
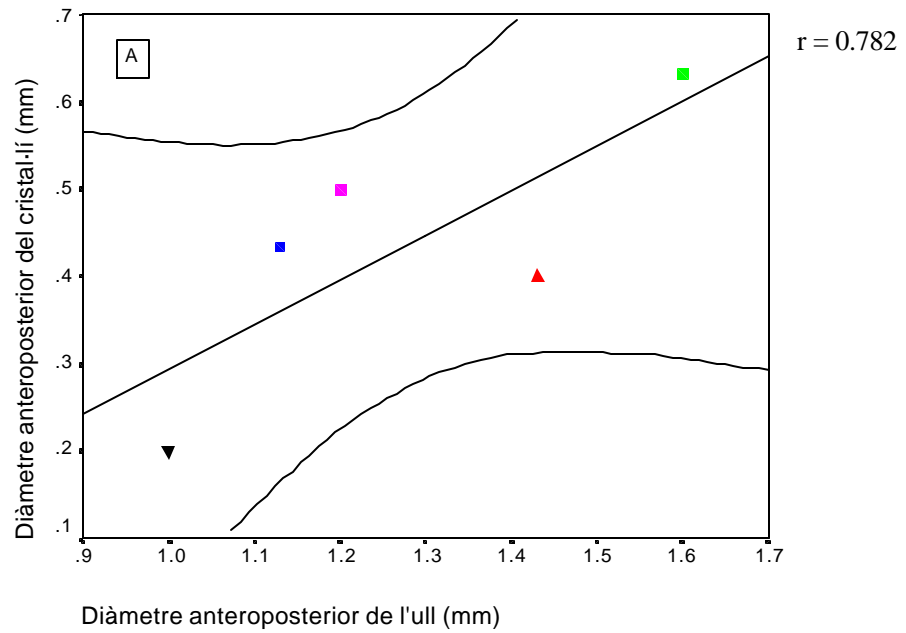


Figura 11. Relació entre els diàmetres anteroposterior (A) i equatorial (B) del cristal·lí i del globus ocular, per les cinc espècies d'insectívors analitzades. ■, *S. minutus*; ■, *S. coronatus*; ■, *N. fodiens*; ▲, *C. russula*; ▼, *T. europaea*.

Rosegadors

Anàlisi biomètrica de la mida i la forma del globus ocular

Variabilitat intraespecífica

Les comparacions intersexuals realitzades en les espècies que presenten un nombre d'individus suficient han demostrat l'absència de diferències morfomètriques significatives entre els ulls de mascles i femelles, pel que en les següents anàlisis estadístiques s'ha considerat ambdós sexes conjuntament. Igualment, la comparació dels paràmetres oculars dels dos ulls d'un mateix individu ha constatat que les diferències que es poden observar entre l'ull dret i l'esquerra tampoc són significatives i, per tant, s'ha analitzat indistintament un o l'altre.

A la Taula 9 figuren els estadístics descriptius dels paràmetres oculars i del radi de curvatura corneal per a cada espècie de rosegadors analitzada, tant en valors absoluts com relatius, en funció de la CC. Els valors dels dos diàmetres oculars (DA i DE) no han presentat diferències significatives intraespecífiques en cap espècie malgrat que, en general, el diàmetre anteroposterior és lleugerament superior que l'equatorial, excepte a *A. terrestris*. L'índex d'esfericitat del globus ocular ha estat en tots els casos al voltant d'1 (Taula 9), fet que permet assumir que els globus oculars dels rosegadors analitzats són pràcticament esfèrics (Fig. 6). Aquests resultats queden reflectits a la Figura 12 on es mostra l'alta correlació ($r = 0.998$, $p < 0.001$) entre els valors absoluts dels dos diàmetres oculars en les espècies estudiades.

Variabilitat interespecífica

A la Taula 9 s'observa una gran variació en quant a les dimensions oculars entre espècies, constatant-se que els ulls més grans són els d'*E. quercinus* i *A. sylvaticus*, tant en valors absoluts com relatius, mentre que *M. gerbei* i *M. duodecimcostatus* tenen sempre els valors més petits. Els ulls d'*A. terrestris* són dels més petits si es té en compte la mida corporal.

Taula 9. Estadístics descriptius de les diferents variables oculars de les espècies de rosegadors analitzades, tant en valors absoluts com relatius en funció de CC. DA, diàmetre anteroposterior; DE, diàmetre equatorial; AAC, altura de l'arc de la còrnia; DL, diàmetre limbal; RC, radi de curvatura corneal; IEg, índex d'esfericitat mitjà del globus ocular. Mitjanes dels valors absoluts en mm.

Espècie	Variables	Valors absoluts			Valors relatius		IEg	
		n	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
<i>C. glareolus</i>	DA	17	3.488	0.262	0.0335	0.003	0.98	0.04
	DE	17	3.547	0.267	0.0340	0.003		
	ACC	17	1.671	0.242	0.0131	0.002		
	DL	17	3.018	0.371	0.0289	0.004		
	RC	17	1.539	0.193				
<i>A. terrestris</i>	DA	20	4.035	0.160	0.0278	0.002	1.01	0.03
	DE	20	3.980	0.136	0.0273	0.002		
	ACC	20	1.500	0.251	0.0104	0.002		
	DL	20	3.510	0.174	0.0242	0.002		
	RC	20	1.806	0.114				
<i>C. nivalis</i>	DA	2	3.650	0.071	0.0339	0.005	0.99	0.06
	DE	2	3.700	0.583	0.0345	0.007		
	ACC	2	1.300	0.424	0.0118	0.002		
	DL	2	3.000	0.000	0.0279	0.003		
	RC	2	1.564	0.086				
<i>M. gerbei</i>	DA	1	2.000	---	0.0190	---	1.00	---
	DE	1	2.000	---	0.0190	---		
	ACC	1	0.500	---	0.0048	---		
	DL	1	1.500	---	0.0143	---		
	RC	1	0.812	---				
<i>M. duodecim-costatus</i>	DA	4	2.850	0.129	0.0285	0.001	0.99	0.02
	DE	4	2.875	0.126	0.0288	0.002		
	ACC	4	1.175	0.150	0.0118	0.002		
	DL	4	2.500	0.000	0.0251	0.002		
	RC	4	1.261	0.014				
<i>M. arvalis</i>	DA	13	3.077	0.217	0.0370	0.005	0.96	0.05
	DE	13	3.200	0.255	0.0384	0.005		
	ACC	13	1.054	0.176	0.0127	0.003		
	DL	13	2.608	0.309	0.0312	0.004		
	RC	13	1.360	0.190				

Taula 9 . Continuació.

Espècie	Variables	Valors absoluts			Valors relatius		IEg	
		n	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
<i>A. sylvaticus</i>	DA	27	4.537	0.463	0.0472	0.004	1.00	0.04
	DE	27	4.552	0.517	0.0473	0.004		
	ACC	16	2.169	0.526	0.0218	0.005		
	DL	15	4.487	0.283	0.0449	0.003		
	RC	15	2.315	0.218				
<i>M. domesticus</i>	DA	16	3.344	0.228	0.0402	0.003	0.98	0.05
	DE	16	3.406	0.300	0.0410	0.003		
	ACC	15	1.307	0.222	0.0157	0.002		
	DL	15	2.893	0.317	0.0348	0.003		
	RC	15	1.470	0.161				
<i>M. spretus</i>	DA	22	3.200	0.299	0.0396	0.003	0.98	0.05
	DE	22	3.255	0.286	0.0396	0.003		
	ACC	12	1.358	0.156	0.0406	0.003		
	DL	11	3.073	0.233	0.0358	0.003		
	RC	11	1.552	0.114				
<i>E. quercinus</i>	DA	3	6.833	0.153	0.0532	0.002	0.99	0.09
	DE	3	6.800	0.200	0.0529	0.001		
	ACC	3	2.533	0.520	0.0197	0.002		
	DL	3	6.300	0.436	0.0490	0.002		
	RC	3	3.247	0.285				

Per tal d'establir possibles patrons diferenciadors a nivell genèric o supragenèric, s'ha realitzat anàlisis morfomètriques comparatives (ANOVA) entre el conjunt d'espècies examinades, excloent-hi les dades mètriques corresponents a *M. gerbei* i *C. nivalis* degut a la mida de la mostra. Els resultats han revelat l'existència de diferències significatives per a totes les variables considerades, tant en valors absoluts com relatius (Taula 10-A). Les comparacions entre parells de mostres han posat de manifest que, sinó es té en compte la mida corporal, *A. terrestris*, *A. sylvaticus* i *E. quercinus* difereixen significativament de les altres espècies

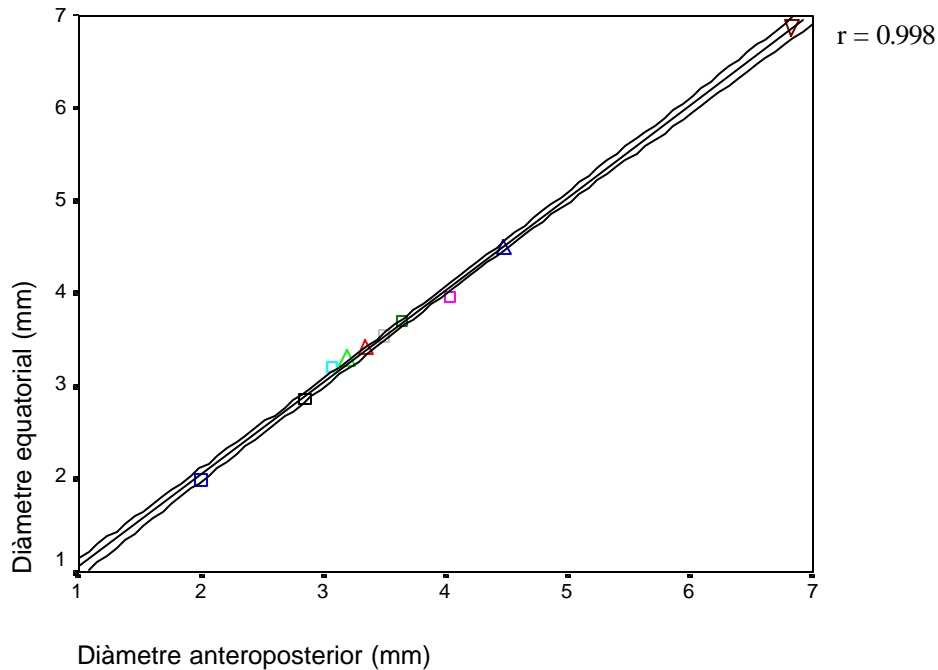


Figura 12. Relació entre els dos diàmetres oculars, l'anteroposterior i l'equatorial en valors absoluts. □, *C. glareolus*; □, *A. terrestris*; □, *C. nivalis*; □, *M. gerbei*; □, *M. duodecimcostatus*; □, *M. arvalis*; △, *A. sylvaticus*; △, *M. domesticus*; △, *M. spretus*; ▽, *E. quercinus*.

analitzades per la majoria dels paràmetres oculars. La resta d'espècies, amb valors absoluts similars no ha mostrat diferències significatives. En valors relatius, apareixen més diferències significatives entre arvicolins i murins, encara que *M. arvalis* no presenta per cap de les variables diferències significatives amb els representants del gènere *Mus*. Contràriament al que ha succeït amb els valors absoluts, *A. sylvaticus* i *E. quercinus* no difereixen significativament per cap dels paràmetres oculars (Taula 10-B).

Per poder caracteritzar els individus analitzats en funció de les mesures oculars i avaluar la covariació entre les espècies estudiades, s'ha efectuat una anàlisi canònica a partir de les mitjanes aritmètiques dels valors absoluts de DA, DE, AAC i DL. S'ha obtingut quatre funcions discriminants (contrast de les funcions 1 a 4: Lambda de Wilks = 0.041; $\eta^2 = 290.687$; g.l. = 28; $p < 0.001$) que només classifiquen

Taula 10. Resultats de l'anàlisi de la variància i de les comparacions individuals entre parells de mostres pels valors absoluts dels diferents paràmetres oculars entre les espècies de rosegadors considerades.

A				Comparació interespecífica												
Variable	ANOVA			<i>Cg-At</i>	<i>Cg-Mdc</i>	<i>Cg-Ma</i>	<i>At-Mdc</i>	<i>At-Ma</i>	<i>Mdc-Ma</i>	<i>Cg-As</i>	<i>Cg-Md</i>	<i>Cg-Ms</i>	<i>At-As</i>	<i>At-Md</i>	<i>At-Ms</i>	<i>Mdc-As</i>
	n	F	p													
DA	121	103.39	***	***	---	---	***	***	---	***	---	---	***	***	***	***
DE	121	78.05	***	---	---	---	***	***	---	***	---	---	***	*	***	***
AAC	99	24.31	***	---	---	---	---	*	---	***	---	---	***	---	---	***
DL	97	107.84	***	*	---	---	***	***	---	***	---	---	***	***	**	***
RC	97	83.00	***	**	---	---	***	***	---	***	---	---	***	***	---	***

Comparació interespecífica															
	<i>Mdc-Md</i>	<i>Mdc-Ms</i>	<i>Ma-As</i>	<i>Ma-Md</i>	<i>Ma-Ms</i>	<i>As-Md</i>	<i>As-Ms</i>	<i>Md-Ms</i>	<i>Eq-Cg</i>	<i>Eq-At</i>	<i>Eq-Mdc</i>	<i>Eq-Ma</i>	<i>Eq-As</i>	<i>Eq-Md</i>	<i>Eq-Ms</i>
DA	---	---	***	---	---	***	***	---	***	***	***	***	***	***	***
DE	---	---	***	---	---	***	***	---	***	***	***	***	***	***	***
AAC	---	---	***	---	---	***	***	---	***	***	***	***	***	***	***
DL	---	---	***	---	---	***	***	---	***	***	***	***	***	***	***
RC	---	---	***	---	---	***	***	---	***	***	***	***	***	***	***

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

Taula 10. Continuació.

Variable	ANOVA			Comparació interespecífica												
	n	F	p	<i>Cg-At</i>	<i>Cg-Mdc</i>	<i>Cg-Ma</i>	<i>At-Mdc</i>	<i>At-Ma</i>	<i>Mdc-Ma</i>	<i>Cg -As</i>	<i>Cg-Md</i>	<i>Cg-Ms</i>	<i>At-As</i>	<i>At-Md</i>	<i>At-Ms</i>	<i>Mdc-As</i>
DA/CC	121	81.38	***	**	---	---	---	***	*	***	***	***	***	***	***	***
DE/CC	121	76.47	***	***	---	---	---	***	**	***	***	***	***	***	***	***
AAC/CC	99	23.78	***	---	---	---	---	---	---	***	---	---	***	***	***	***
DL/CC	97	73.22	***	*	---	---	---	---	---	***	***	***	***	***	***	***

Comparació interespecífica																
	<i>Mdc-Md</i>	<i>Mdc-Ms</i>	<i>Ma-As</i>	<i>Ma-Md</i>	<i>Ma-Ms</i>	<i>As-Md</i>	<i>As-Ms</i>	<i>Md-Ms</i>	<i>Eq-Cg</i>	<i>Eq-At</i>	<i>Eq-Mdc</i>	<i>Eq-Ma</i>	<i>Eq-As</i>	<i>Eq-Md</i>	<i>Eq-Ms</i>	
DA/CC	***	***	***	---	---	***	***	---	***	***	***	***	---	***	***	
DE/CC	***	***	***	---	---	***	***	---	***	***	***	***	---	***	***	
AAC/CC	---	---	***	---	---	***	**	---	---	***	---	---	---	---	---	
DL/CC	***	***	***	---	---	***	***	---	***	***	***	***	---	***	***	

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

correctament el 63.3% dels casos agrupats originals (Taula 11). Cal destacar, però, que el 100% dels exemplars d'*A. sylvaticus* i d'*E. quercinus* han estat classificats correctament.

Taula 11. Resultats de la classificació de l'anàlisi canònica realitzada a partir de les mitjanes aritmètiques de DA, DE, AAC i DL en les espècies de rosegadors estudiades.

	Espècie	Grup de pertinença pronosticat								Total
		<i>Cg</i>	<i>At</i>	<i>Mdc</i>	<i>Ma</i>	<i>As</i>	<i>Md</i>	<i>Ms</i>	<i>Eq</i>	
Recompte original	<i>Cg</i>	6	3	1	1	0	4	2	0	17
	<i>At</i>	1	19	0	0	0	0	0	0	20
	<i>Mdc</i>	0	0	2	2	0	0	0	0	4
	<i>Ma</i>	3	0	0	10	0	0	0	0	13
	<i>As</i>	0	0	0	0	15	0	0	0	15
	<i>Md</i>	7	0	0	2	0	5	1	0	15
	<i>Ms</i>	7	0	0	0	0	2	2	0	11
	<i>Eq</i>	0	0	0	0	0	0	0	3	3
%	<i>Cg</i>	35.3	17.6	5.9	5.9	0.0	23.5	11.8	0.0	100.0
	<i>At</i>	5.0	95.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	100.0
	<i>Mdc</i>	0.0	0.0	50.0	50.0	0.0	0.0	0.0	0.0	100.0
	<i>Ma</i>	23.1	0.0	0.0	76.9	0.0	0.0	0.0	0.0	100.0
	<i>As</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	100.0	0.0	0.0	0.0	100.0
	<i>Ms</i>	46.7	0.0	0.0	13.3	0.0	33.3	6.7	0.0	100.0
	<i>Md</i>	63.6	0.0	0.0	0.0	0.0	18.2	18.2	0.0	100.0
	<i>Eq</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	100.0	100.0

Les dues primeres funcions, que han acumulat el 97.7% i el 1.7% de la variància observada, han mostrat una correlació positiva amb DA i AAC respectivament. Les puntuacions discriminants més elevades sobre el primer eix canònic han correspost a *E. quercinus*, seguides de les d'*A. sylvaticus* (Fig. 13-A), mentre que la resta d'espècies, amb puntuacions més baixes han mostrat un alt grau d'encavalcament. Les puntuacions obtingudes pel segon eix canònic no permeten la separació interespecífica.

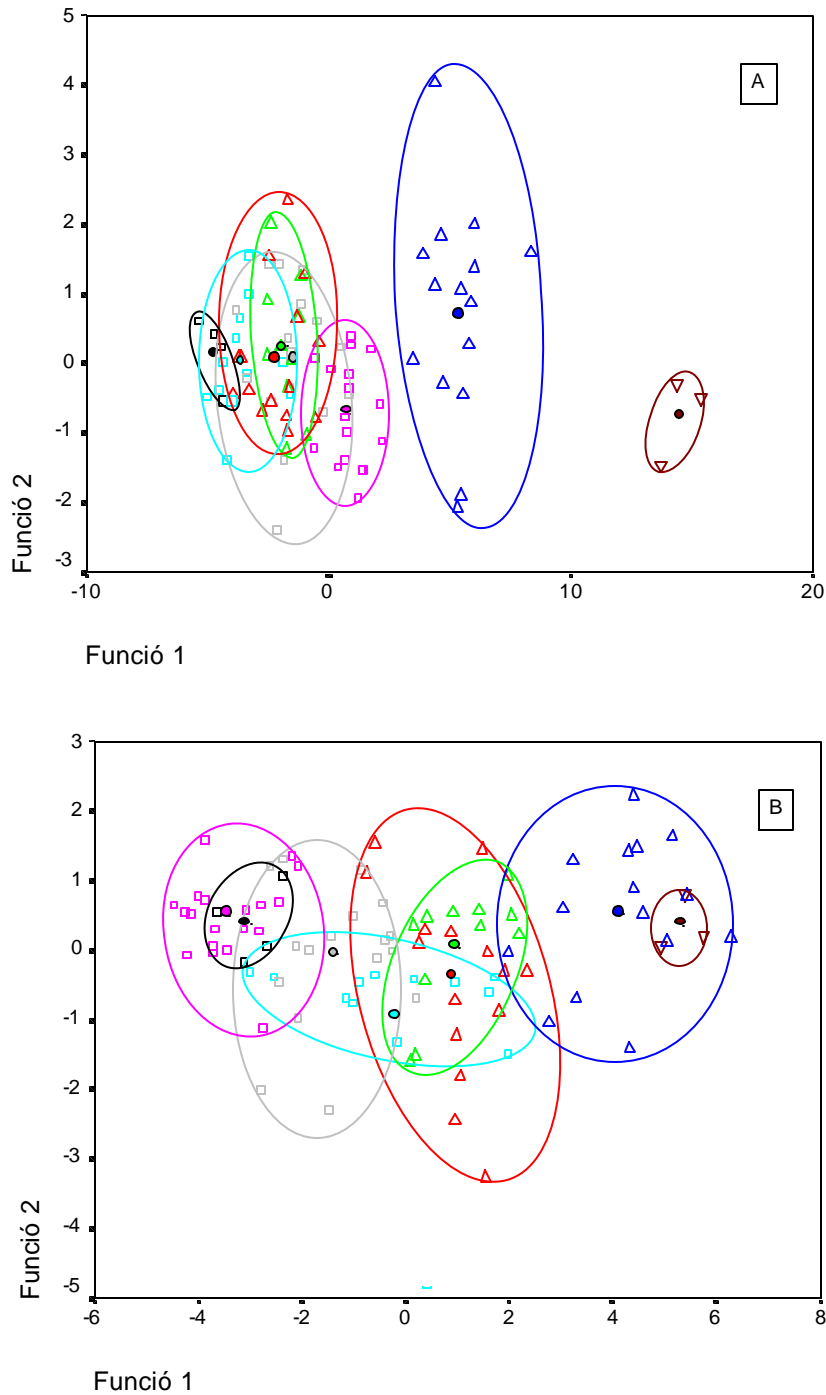


Figura 13. Representació gràfica sobre els eixos canònics, de les puntuacions discriminants obtingudes a partir de la mitjana aritmètica dels diferents paràmetres oculars, en els rosegadors examinats. **A:** valors absoluts; **B:** valors relatius. □, *C. glareolus*; ■, *A. terrestris*; ▣, *M. duodecimcostatus*; ▤, *M. arvalis*; △, *A. sylvaticus*; ▴, *M. domesticus*; ▵, *M. spretus*; ▾, *E. quercinus*; ○, centroide de cada espècie.

L'anàlisi canònica efectuada amb els valors relatius, també ha proporcionat 4 funcions discriminants (contrast de les funcions 1 a 4: Lambda de Wilks = 0.083; $\chi^2 = 226.408$; g.l. = 28; $p < 0.001$). Les puntuacions canòniques més elevades per les dues primeres funcions, amb un 95.0 i 3.5% de variància acumulada i correlacionades positivament amb els valors relatius de DE i AAC, també corresponen a *E. quercinus* i *A. sylvaticus* encara que, en aquest cas, les seves puntuacions discriminants també estan imbricades entre si (Fig. 13-B). Destaquen les baixes puntuacions canòniques d'*A. terrestris* i de *M. duodecimcostatus* que es separen clarament de les dels murins estudiats i de les d'*E. quercinus*. Per altra banda, les puntuacions de *C. glareolus* i *M. arvalis* s'encavalquen entre les de *Mus* i les del grup *A. terrestris* i *M. duodecimcostatus*.

En correlacionar els centroides de la primera funció resultant de l'anàlisi canònica en valors absoluts amb la mitjana de CC que presenta cada espècie (Fig. 14), s'observa que tot i no ser significativa ($r = 0.540$), la recta de regressió separa als arvicolins dels murins, el que indica que, en general, els arvicolins tenen els ulls més petits que els murins en relació a la mida corporal. Només *E. quercinus* surt fora dels límits de confiança al 95%, demostrant que els seus ulls són més grans del que li pertocaria per la mida corporal.

Degut a aquestes diferències morfomètriques entre els arvicolins i murins, s'ha cregut oportú tractar les seves dades oculars per separat, i comparar les diferents espècies entre si, per detectar les diferències interespecífiques en cada subfamília.

Família Arvicolinae

Els resultats obtinguts en l'anàlisi de la variància realitzada en les espècies d'arvicolins, tant en valors absoluts com relatius, han demostrat diferències significatives per a totes les variables (Taula 12). Les comparacions entre parells de mostres han evidenciat que, pels valors absoluts, les úniques espècies que no han mostrat diferències significatives en cap de les variables considerades han estat *M. duodecimcostatus* i *M. arvalis*. En canvi, en valors relatius si que apareixen

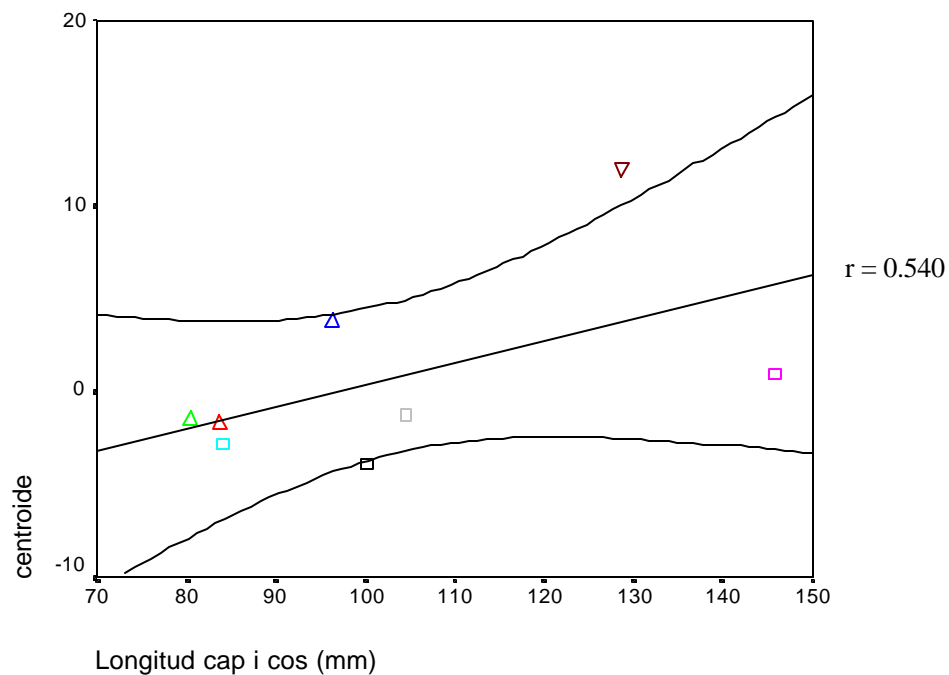


Figura 14.- Relació entre els centroides de la primera funció resultant de l'anàlisi canònica a partir dels valors absoluts dels diferents paràmetres oculars i la mitjana de CC de les espècies de rosegadors analitzades. □, *C. glareolus*; □, *A. terrestris*; □, *M. duodecimcostatus*; □, *M. arvalis*; △, *A. sylvaticus*; △, *M. domesticus*; △, *M. sylvaticus*; ▽, *E. quercinus*.

divergències morfomètriques entre aquestes dues espècies, ja que la primera té els ulls més petits però alhora el cos més gran que *M. arvalis*. Per altra banda, es mantenen les diferències significatives entre *A. terrestris* amb *C. glareolus* i *M. arvalis* degut a que la primera té uns ulls relativament més petits respecte a la mida corporal molt més grossa.

L'anàlisi discriminant canònica efectuada a partir de les mitjanes aritmètiques dels valors absoluts dels paràmetres oculars ha proporcionat 3 funcions discriminants (contrast de les funcions 1 a 3: Lambda de Wilks = 0.154; $\eta^2 = 91.723$; g.l. = 12; $p < 0.001$). La representació dels exemplars analitzats segons les puntuacions discriminants en les dues primeres funcions canòniques, que han acumulat

Taula 12. Resultats dels anàlisis de la variància així com de les comparacions individuals entre parells de mostres per les quatre espècies de arvicolins considerades i pels diferents paràmetres oculars. **A:** valors absoluts. **B:** valors relatius.

Variable	ANOVA			Comparació interespecífica					
	n	F	p	<i>Cg-At</i>	<i>Cg-Mdc</i>	<i>Cg-Ma</i>	<i>At-Mdc</i>	<i>At-Ma</i>	<i>Mdc-Ma</i>
	DA	53	73.13	***	***	***	***	***	***
DE	53	44.41	***	***	***	**	***	***	---
AAC	53	10.96	***	---	---	**	---	***	---
DL	53	33.89	***	***	*	**	***	***	---
RC	53	27.19	***	***	---	---	***	***	---

B									
DA/CC	53	24.78	***	***	---	---	---	***	***
DE/CC	53	33.06	***	***	---	*	---	***	***
AAC/CC	53	5.37	**	*	---	---	---	---	*
DL/CC	53	14.09	***	**	---	---	---	**	**

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

respectivament el 96.1% i 2.7% de la variància observada, es mostra a la Figura 15-A. Els valors obtinguts pel primer eix, correlacionat positivament amb DA, separen clarament *A. terrestris* de les espècies del gènere *Microtus*, mentre que *C. glareolus* presenta valors intermedis. En canvi, les puntuacions obtingudes en la segona funció, correlacionades positivament amb ACC, no permeten la discriminació interespecífica entre els arvicolins.

L'anàlisi canònica efectuada amb els valors relatius també ha proporcionat tres funcions discriminants (contrast de les funcions 1 a 3: Lambda de Wilks = 0.293; $\eta^2 = 60.162$; g.l. = 12; $p < 0.001$). La representació gràfica de les puntuacions discriminants sobre els dos eixos canònics que han acumulat el major percentatge de variància (94.6 i 4.8%, respectivament) i relacionades amb DE i AAC, ha indicat

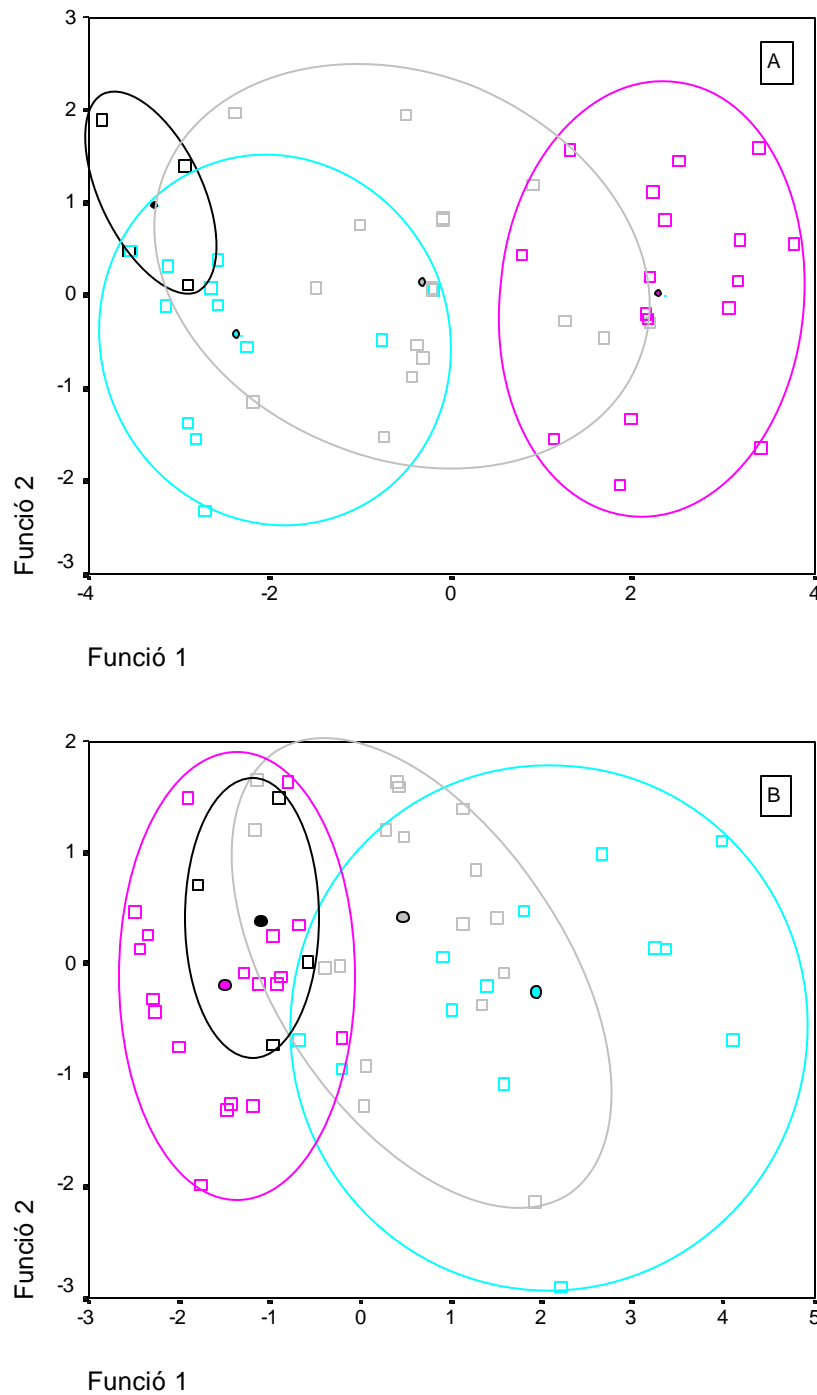


Figura 15. Representació gràfica sobre els eixos canònics de les puntuacions discriminants obtingudes a partir de les mitjanes aritmètiques dels diferents paràmetres oculars, en les espècies d'arviculins analitzades. **A:** valors absoluts; **B:** valors relatius. □, *C. glareolus*; □, *A. terrestris*; □, *M. duodecimcostatus*; □, *M. arvalis*; o, centroide de cada espècie.

l'existència d'un elevat grau d'encavalcament entre les espècies analitzades, essent *A. terrestris* i *M. duodecimcostatus* les que han presentat les puntuacions més baixes i *M. arvalis* les més altes (Fig. 15-B).

Família Murinae

Els resultats obtinguts en l'anàlisi de la variància, tant en valors absoluts com relatius a la mida corporal (CC), han mostrat l'existència de diferències significatives en totes les variables analitzades (Taula 13). Les comparacions entre parells de mostres han indicat divergències morfomètriques entre *A. sylvaticus* i les dues espècies de *Mus*, mentre que aquestes últimes no difereixen estadísticament.

Taula 13. Resultats de l'anàlisi de la variància i de les comparacions individuals entre parells de mostres entre les espècies de murins analitzades pels diferents paràmetres oculars considerats. **A:** valors absoluts. **B:** valors relatius.

Variable	ANOVA			Comparació interespecífica		
	n	F	p	<i>As-Md</i>	<i>As-Ms</i>	<i>Md-Ms</i>
DA	64	98.13	***	***	***	---
DE	64	73.38	***	***	***	---
AAC	42	27.74	***	***	***	---
DL	40	136.89	***	***	***	---
RC	40	102.76	***	***	***	---
B						
DA/CC	64	39.79	***	***	***	---
DE/CC	64	27.66	***	***	***	---
AAC/CC	42	13.28	***	***	**	---
DL/CC	40	48.03	***	***	***	---

***, $p < 0.001$.

L'anàlisi canònica realitzada a partir de les mitjanes aritmètiques dels valors absoluts ha proporcionat dues funcions discriminants (contrast de les funcions 1 a 2; Lambda de Wilks = 0.068; $\eta^2 = 97.891$; g.l. = 8; $p < 0.001$), que han permès representar gràficament a cada individu sobre els dos eixos canònics (Fig. 16-A). Degut a les elevades puntuacions discriminants dels exemplars d'*A. sylvaticus* en la primera funció canònica, amb un 99.6% de la variància i correlacionada positivament amb DE, aquesta espècie ha quedat clarament separada de les corresponents al gènere *Mus*, entre el que s'ha observat un alt grau d'encavalcament. La segona funció canònica, relacionada negativament amb DL no permet la discriminació interespecífica. De la mateixa manera, l'anàlisi canònica efectuada amb els valors relatius ha donat dues funcions discriminants (contrast de les funcions 1 a 2; Lambda de Wilks = 0.243; $\eta^2 = 51.57$; g.l. = 8; $p < 0.001$), que un cop representades gràficament sobre els dos eixos canònics indiquen una certa imbricació entre les tres espècies, tant per la primera funció altament correlacionada amb DL i amb el 97.4% de variància, com particularment per la segona, relacionada amb DE (Fig. 16-B). Malgrat aquest encavalcament, les puntuacions més elevades sobre el primer eix canònic corresponen en general a *A. sylvaticus*.

Anàlisi biomètrica de la superfície ocular

Igual com en el cas dels insectívors, s'ha comparat els valors resultants d'aplicar els dos models geomètrics per calcular la superfície ocular (Veure apartat Materials i mètodes) amb els obtinguts en realitzar el "test points" en uns quants globus oculars de diferents espècies de rosegadors. Com s'aprecia a la Taula 14, els valors obtinguts en aquest test no han diferit estadísticament dels aconseguits en aplicar el model 1. Per tant, és aquest model el que s'ha utilitzat per calcular la superfície ocular, corneal i escleral de tots els ulls dels rosegadors analitzats (Taula 15). Degut a que s'ha calculat aquestes superfícies a partir dels paràmetres oculars, les espècies amb els valors més elevats també tenen la superfície total més gran i viceversa. En aquest sentit, *E. quercinus* i *M. gerbei* són les espècies que presenten les superfícies mitjanes màximes i mínimes, respectivament.

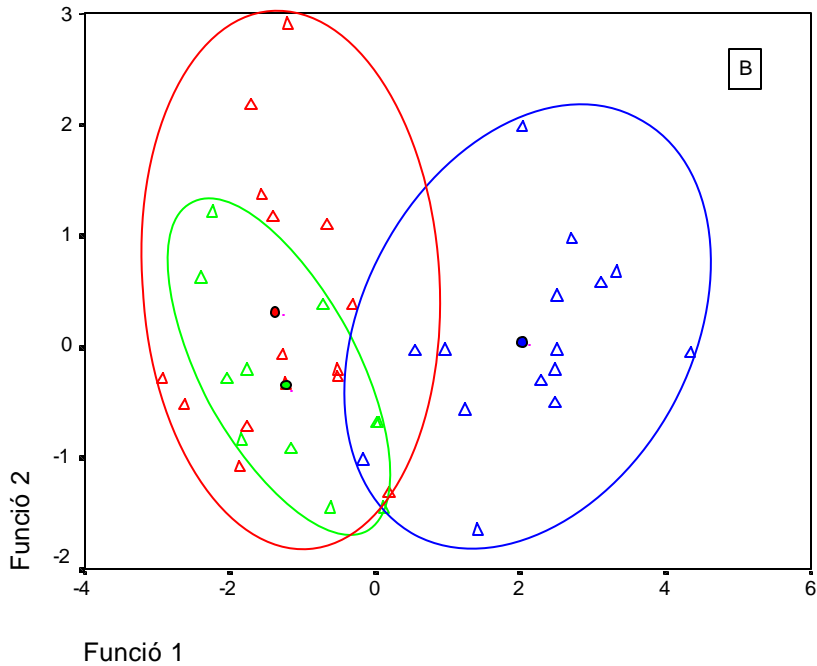
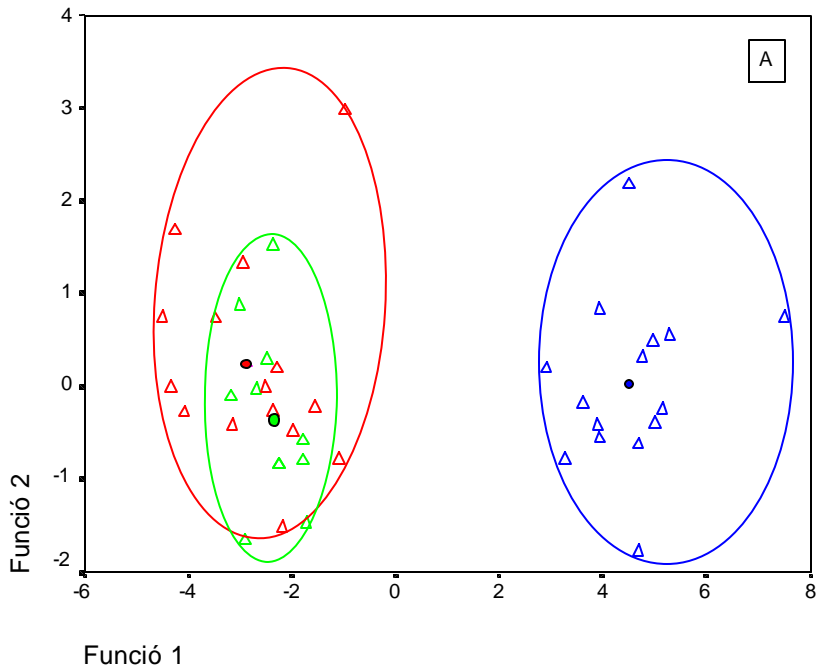


Figura 16. Representació gràfica sobre els eixos canònics, de les puntuacions discriminants obtingudes a partir de les mitjanes aritmètiques dels diferents paràmetres oculars, en les espècies de murins analitzades. **A:** valors absoluts; **B:** valors relatius. \triangle , *A. sylvaticus*, \triangle , *M. domesticus*, \triangle , *M. spretus*; o, centroide de cada espècie.

Taula 14. Comparació entre els valors de les superfícies oculars mesurades i calculades. **A:** Valors obtinguts en aplicar els models geomètrics desenvolupats per calcular la superfície ocular i els valors resultants en els “test points” realitzats a set ulls de rosegadors. **B:** Comparació d’aquests valors mitjançant l’estadístic t d’Student. null, número d’ull. DA, diàmetre anteroposterior de l’ull; DE, diàmetre equatorial; AAC, altura de l’arc de la còrnia; DL, diàmetre limbal; SE1, superfície escleral segons el model 1; SE2, superfície escleral segons el model 2; SC; superfície corneal segons els models geomètrics; ST1, superfície total segons el model 1; ST2, superfície total segons el model 2; SEM; superfície escleral mesurada amb el “test points”; SCM, superfície corneal mesurada amb el “test points”; STM, superfície total mesurada amb el “test points”. Valors expressats en mm².

A		Mesures oculars				Models geomètrics					Test points		
Espècie	null	DA	DE	AAC	DL	SE1	SE2	SC	ST1	ST2	SEM	SCM	STM
<i>As</i>	56	4.5	4.7	2.1	4.3	36.90	45.04	28.37	65.27	73.41	36.67	27.00	63.67
<i>Md</i>	49	3.4	3.3	1.2	3.0	22.86	25.47	11.59	34.45	37.06	20.33	11.00	31.33
<i>Ms</i>	30	3.2	3.0	1.5	2.8	16.61	21.58	11.52	28.13	33.10	17.33	10.67	28.00
<i>Cg</i>	2	3.5	3.8	1.0	3.1	30.54	31.97	10.69	41.23	42.66	26.67	9.33	36.00
<i>Cg</i>	26	3.3	3.4	1.2	2.4	24.24	29.92	9.05	33.29	38.97	23.67	10.00	33.67
<i>At</i>	24	4.3	4.4	1.3	3.9	41.52	42.57	17.26	58.78	58.82	41.67	15.33	57.00
<i>Ma</i>	13	3.0	3.0	1.0	2.1	20.04	24.23	6.61	26.64	30.84	19.33	6.67	26.00

B		Diferències relacionades						
		SE1-SE2	SE1-SEM	SE2-SEM	SC-SCM	ST1-ST2	ST1-STM	ST2-STM
t		-4.204	1.643	5.892	1.966	.3.736	2.370	6.272
p		**	---	**	---	*	---	**

*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$.

Taula 15.- Estadístics descriptius de les superfícies ocular, escleral i corneal, així com els percentatges mitjans que representen aquestes dues últimes respecte del total en cada una de les espècies de rosegadors analitzades. Valors de les mitjanes en mm².

	n	Superfície ocular		Superfície corneal				Superfície escleral			
		\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x} %	s %	\bar{x}	s	\bar{x} %	s %
<i>Cg</i>	17	37.80	5.61	12.94	3.29	34.12	6.79	24.86	4.17	65.88	6.79
<i>At</i>	20	49.09	4.48	16.41	2.31	33.52	4.23	32.67	3.91	66.48	4.23
<i>Cn</i>	2	40.45	5.13	11.75	2.17	29.61	9.12	28.71	7.30	70.38	9.12
<i>Mg</i>	1	12.14	-	2.55	-	21.02	-	9.59	-	78.98	-
<i>Mdc</i>	4	24.66	2.23	8.91	0.67	36.53	5.70	15.74	2.80	63.47	5.70
<i>Ma</i>	13	30.29	4.38	8.99	1.99	29.60	4.26	21.30	3.16	70.39	4.26
<i>As</i>	16	72.74	6.45	28.19	4.45	38.70	4.72	44.55	4.63	61.30	4.72
<i>Md</i>	16	34.52	5.66	11.58	2.74	33.68	6.36	22.94	4.70	66.32	6.36
<i>Ms</i>	12	35.78	4.40	13.06	2.13	36.51	5.13	22.72	3.40	63.49	5.13
<i>Eq</i>	3	144.38	9.22	51.57	5.18	35.68	2.14	92.81	5.58	64.32	2.14

La superfície que cobreix la còrnia varia entre el 38.7% d' *A. sylvaticus* i el 21.0% de *M. gerbei*. S'observa que, en proporció, la superfície corneal més àmplia no la presenten, necessàriament, les espècies amb una superfície ocular més gran. En aquest sentit, cal remarcar que *E. quercinus*, amb una superfície ocular mitjana molt gran comparada amb la resta d'espècies, mostra, en valors relatius, una superfície corneal més petita que *M. duodecimcostatus*, tot i que aquest té una de les superfícies oculars més petites.

L'esclera recobreix la major part del globus ocular. Tot i que la superfície escleral de *M. gerbei* és, amb diferència, la més petita, quan s'expressa en valors percentuals es converteix en la més gran. En canvi, amb *A. sylvaticus* passa tot el contrari, ja que

malgrat a ser una de les espècies amb una major superfície escleral mitjana, en proporció, és la que mostra el valor més petit (Taula 15).

Degut a la mida reduïda de la mostra de *C. nivalis* ($n = 2$) i de *M. gerbei* ($n = 1$), no s'ha tingut en compte aquestes espècies en les anàlisis comparatives següents. Els resultats obtinguts en l'anàlisi de la variància han resultat ser estadísticament significatius en comparar els valors absoluts de les superfícies oculars (Taula 16). Les comparacions entre parells de mostres han indicat que *A. terrestris*, *A. sylvaticus* i *E. quercinus* tornen a ser les espècies que més difereixen amb la resta. Si només es tenen en compte els arvicolins, *A. terrestris* i *C. glareolus* difereixen significativament amb les dues espècies de *Microtus* que, alhora, no presenten diferències significatives entre elles. En el cas dels murins, *A. sylvaticus* difereix amb un alt grau de significació amb les dues espècies de *Mus*, mentre que aquests dos tàxons no difereixen estadísticament (Taula 16). Quan es comparen els valors de la variable transformada X_1 únicament han aparegut diferències significatives entre *A. sylvaticus* i *M. arvalis*.

Anàlisi biomètrica de la mida i la forma del cristal·lí

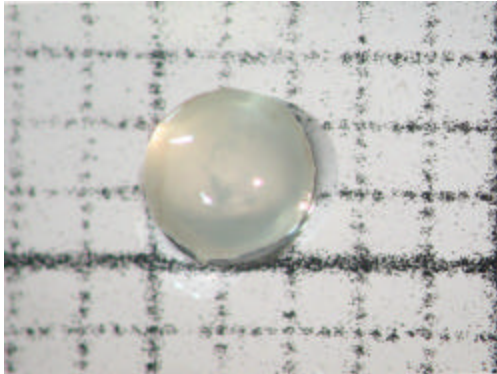
Com s'aprecia a la Figura 17 i Taula 17, el cristal·lí de totes les espècies de rosegadors estudiades és molt voluminós, amb un diàmetre anteroposterior que representa entre el 48% (*M. arvalis*) i el 64% (*M. spretus*) del diàmetre anteroposterior de l'ull. Ocupa gran part de la cambra vítria, de tal manera que el pol posterior està tan a prop de la retina com l'anterior de la còrnia. En conseqüència, la distància nodal posterior és particularment petita, sobretot en els murins (Fig. 6). Malgrat que es tracta d'una lent biconvexa, en prou feines el diàmetre equatorial és més gran que l'anteroposterior, la qual cosa els hi dona una aparença gairebé esfèrica. De fet, l'índex d'esfericitat mitjà oscil·la molt poc, concretament entre 0.83 d'*A. terrestris* i 0.88 de *M. arvalis* (Taula 17). En tots els casos, el radi de curvatura de la superfície anterior és lleugerament més gran que el de la posterior i, per aquest motiu, l'equador del cristal·lí està desplaçat cap endavant (Fig. 6). Degut a la mida

Taula 16. Resultats de l'anàlisi de la variància i de les comparacions individuals entre parells de mostres per les superfícies oculars entre les espècies de rosegadors considerades. ST, superfície ocular total; X₁, ln (% superfície corneal / % superfície escleral).

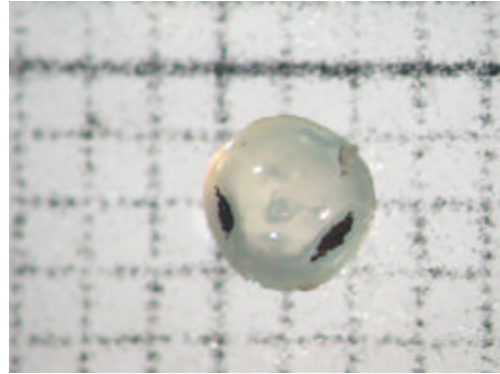
Variable	ANOVA			Comparació interespecífica												
	n	F	p	<i>Cg-At</i>	<i>Cg-Mdc</i>	<i>Cg-Ma</i>	<i>At-Mdc</i>	<i>At-Ma</i>	<i>Mdc-Ma</i>	<i>Cg-As</i>	<i>Cg-Md</i>	<i>Cg-Ms</i>	<i>At-As</i>	<i>At-Md</i>	<i>At-Ms</i>	<i>Mdc-As</i>
ST	100	260.32	***	***	**	*	***	***	---	***	---	---	***	***	***	***
X ₁	100	3.319	**	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---

	Comparació interespecífica														
	<i>Mdc-Md</i>	<i>Mdc-Ms</i>	<i>Ma-As</i>	<i>Ma-Md</i>	<i>Ma-Ms</i>	<i>As-Md</i>	<i>As-Ms</i>	<i>Md-Ms</i>	<i>Eq-Cg</i>	<i>Eq-At</i>	<i>Eq-Mdc</i>	<i>Eq-Ma</i>	<i>Eq-As</i>	<i>Eq-Md</i>	<i>Eq-Ms</i>
ST	---	---	***	---	---	***	***	---	***	***	***	***	***	***	***
X ₁	---	---	*	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---

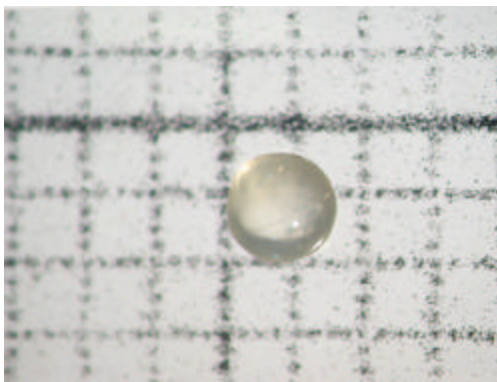
*, p < 0.05; **, p < 0.01; ***, p < 0.001. (Valors de p corregits mitjançant l'ajust de Bonferroni).



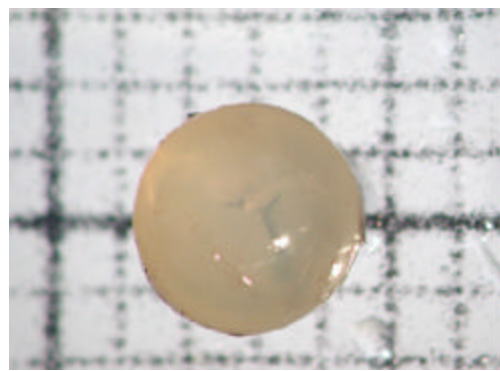
C. glareolus



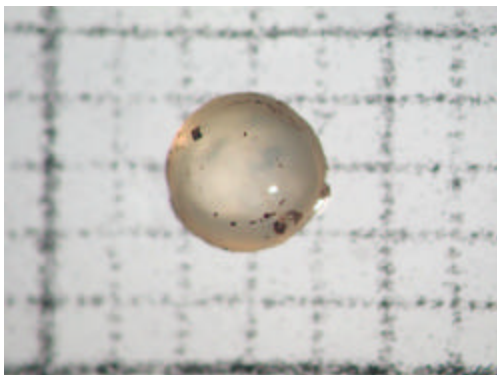
A. terrestris



M. arvalis



A. sylvaticus



M. spretus

Figura 17. Imatges dels cristal·lins de zinc de les espècies de rosegadors estudiades, sobre un reticle format per quadrats d'1 mm de costat.

Taula 17. Estadístics descriptius dels paràmetres mesurats als cristal·lins dels rosegadors, així com els seus índexs d'esfericitat. DAc, diàmetre anteroposterior del cristal·lí; DEc, diàmetre equatorial del cristal·lí; AAc, altura de l'arc anterior de cristal·lí. RCant, radi de curvatura anterior del cristal·lí; RCpost, radi de curvatura posterior. IEc, índex d'esfericitat del cristal·lí. Mitjanes dels valors absoluts expressades en mm. Valors relatius calculats en funció dels diàmetres oculars corresponents (DAc/DA i DEc/DE). Per a totes les espècies considerades, n = 9.

Espècie	Variables	Valors absoluts		Valors relatius		IEc	
		\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
<i>C. glareolus</i>	DAc	2.00	0.100	0.57	0.004	0.86	0.02
	DEc	2.33	0.115	0.66	0.027		
	AAc	0.97	0.058				
	RCant	1.187	0.056				
	RCpost	-1.177	0.062				
<i>A. terrestris</i>	DAc	2.33	0.346	0.58	0.049	0.83	0.03
	DEc	2.80	0.265	0.68	0.042		
	AAc	1.03	0.252				
	RCant	1.481	0.056				
	RCpost	-1.413	0.147				
<i>M. arvalis</i>	DAc	1.45	0.050	0.48	0.018	0.88	0.03
	DEc	1.65	0.050	0.54	0.036		
	AAc	0.50	0.000				
	RCant	0.931	0.041				
	RCpost	-0.833	0.078				
<i>A. sylvaticus</i>	DAc	3.00	0.058	0.61	0.013	0.85	0.01
	DEc	3.53	0.580	0.73	0.011		
	AAc	1.37	0.094				
	RCant	1.829	0.001				
	RCpost	-1.778	0.046				
<i>M. domesticus</i>	DAc	1.93	0.100	0.58	0.031	0.84	0.02
	DEc	2.30	0.000	0.69	0.103		
	AAc	0.96	0.047				
	RCant	1.173	0.019				
	RCpost	-1.169	0.014				
<i>M. spretus</i>	DAc	2.07	0.115	0.64	0.024	0.84	0.03
	DEc	2.47	0.058	0.73	0.003		
	AAc	0.93	0.058				
	RCant	1.306	0.021				
	RCpost	-1.257	0.005				

de la mostra, en aquest apartat no s'ha inclòs les dades referents a *C. nivalis*, *M. gerbei*, *M. duodecimcostatus* ni *E. quercinus*.

Els resultats obtinguts en l'anàlisi de la variància (Taula 18) han revelat diferències significatives per tots els paràmetres analitzats excepte per l'índex d'esfericitat de la lent. Les comparacions entre parells de mostres indiquen que quan es té en compte la mida absoluta del cristal·lí, *A. sylvaticus* i *M. arvalis* són les que més difereixen respecte les altres espècies. Si es contrasten els radis de curvatura, els únics cristal·lins que no difereixen entre si són els de *C. glareolus* i les dues espècies de *Mus*. En canvi, en comparar els valors relatius, resulta ser *M. spretus* i *M. arvalis* les que difereixen significativament de la resta d'espècies. Aquest fet queda constatat a la Figura 18, on es mostra la relació existent entre els diàmetres del cristal·lí respecte als diàmetres oculars. En tots dos casos, han estat els cristal·lins de *M. spretus* i *M. arvalis* els que més s'han allunyat de la recta de regressió, tot i quedar dins dels límits de confiança al 95%. Degut a l'esfericitat d'ambdues estructures, la correlació ha estat alta, tant en relacionar els diàmetres anteroposteriors ($r = 0.916$, $p < 0.02$) com els equatorials ($r = 0.869$, $p < 0.05$).

4. DISCUSSIÓ

Els resultats obtinguts en aquest capítol indiquen que les diferències de mida dels ulls estudiats no responen a diferents models d'escalatge al·lomètric, es a dir, no són ampliacions o reduccions d'un mateix model. A més, els ulls de mides semblants mostren diferències interespecífiques ben marcades en relació a la mida, forma i situació dels diferents components òptics, com pot veure's a les Figures 5 i 6.

Descripció macroscòpica del globus ocular

En general, les característiques macroscòpiques descrites pels globus oculars dels insectívors i rosegadors estudiats en aquest estudi coincideixen amb les ressenyades en la bibliografia per algunes d'aquestes mateixes espècies o per espècies afines. La posició lateral dels globus oculars és un tret comú que els hi atorga un camp de visió prou ampli per detectar als predadors en qualsevol direcció (Walls, 1963; Hughes,

Taula 18. Resultats de l'anàlisi de la variància i de les comparacions individuals entre parells de mostres de les espècies de rosegadors estudiades pels paràmetres del cristal·lí. DAc, diàmetre anteroposterior del cristal·lí; DEc, diàmetre equatorial del cristal·lí; AAc, altura de l'arc anterior del cristal·lí; IEc, índex d'esfericitat del cristal·lí. RCant, radi de curvatura anterior del cristal·lí; RCpost, radi de curvatura posterior del cristal·lí; DAc/DA, diàmetre anteroposterior del cristal·lí en funció del diàmetre anteroposterior de l'ull; DEc/DE, diàmetre equatorial del cristal·lí en funció del diàmetre anteroposterior de l'ull. Per a totes les espècies, n = 9.

Variable	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															
DAc	42.25	***	---	*	***	***	---	---	**	---	---	***	*	**	***	***	---
DEc	75.81	***	*	**	***	***	---	---	***	*	---	***	**	***	***	***	---
AAc	15.92	***	---	*	**	---	---	---	---	---	---	*	**	*	*	---	---
IEc	1.34	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
RCant	122.18	***	***	**	***	***	---	---	***	**	*	***	**	***	***	***	---
RCpost	60.92	***	*	**	***	***	---	---	**	*	---	***	**	***	***	***	---
DAc/DA	18.75	***	---	*	*	---	---	**	---	---	*	**	*	***	---	---	---
DEc/DE	15.14	***	---	---	---	---	---	**	---	---	*	*	---	***	---	---	---

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

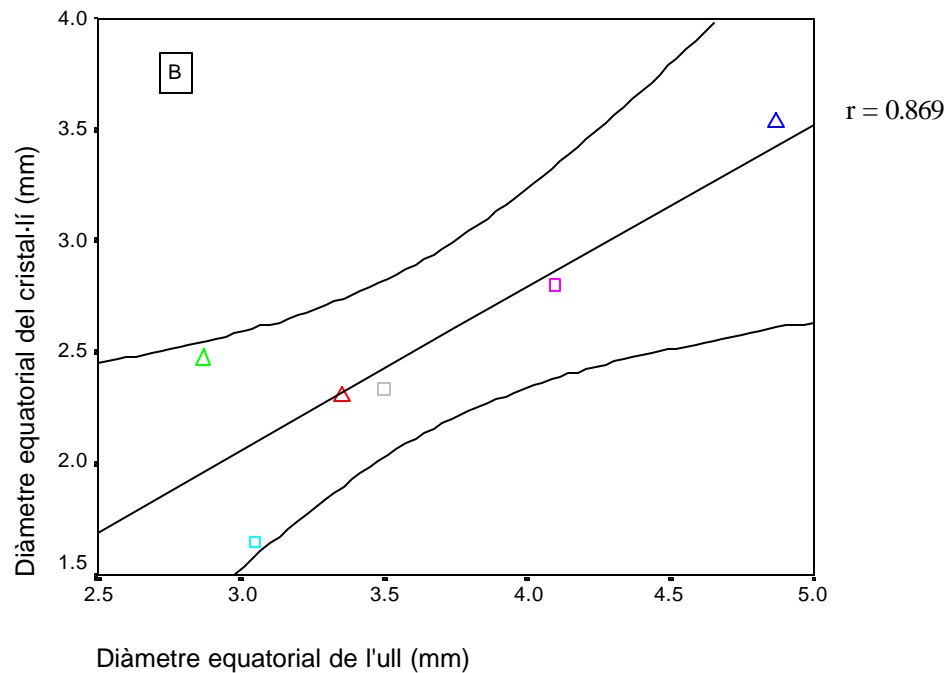
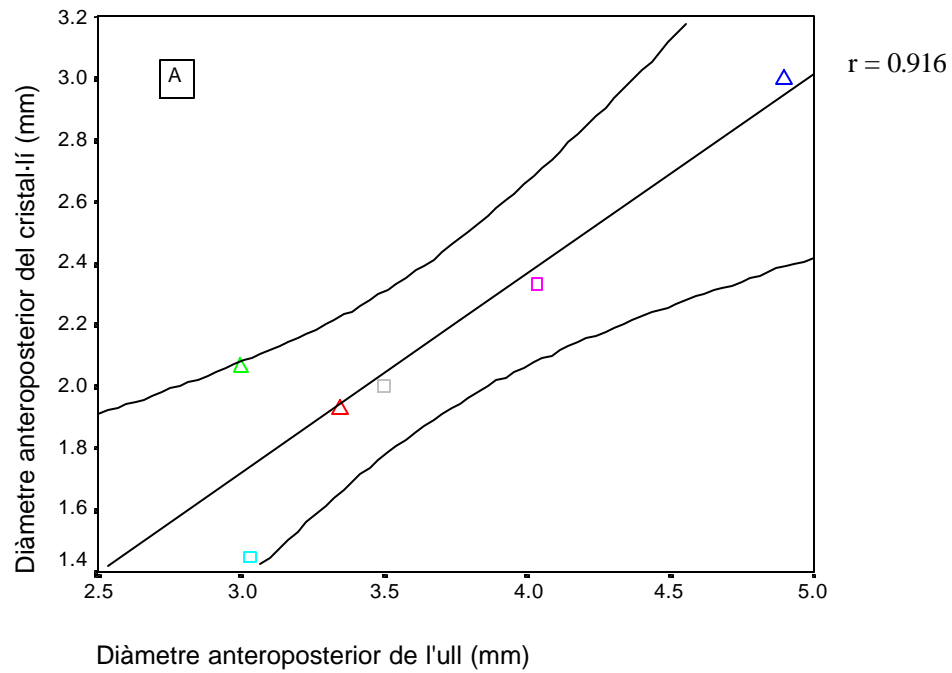


Figura 18. Relació entre el diàmetre anteroposterior i equatorial del cristal·lí i del globus ocular, en valors absoluts (A) i relatius (B), per les sis espècies de rosegadors analitzades. □, *C. glareolus*; □, *A. terrestris*; □, *M. arvalis*; △, *A. sylvaticus*; △, *M. domesticus*; △, *M. spretus*.

1977). Degut a la manca d'una cavitat orbitària comparable a la de la majoria de mamífers, els ulls de totes les espècies considerades estan immersos en la musculatura ocular i cranial, i envoltats per la glàndula de Harder. El gran desenvolupament d'aquesta glàndula en insectívors i rosegadors és un fet destacat per molts autors, com Schwartz (1935), Duke-Elder (1958), Walls (1963), Branis (1981, 1985b), Sakai (1989), Branis & Burda (1994), Djeridane (1996) i Chiefi Baccari (1996) entre d'altres.

Insectívors

Anàlisi biomètrica de la mida i la forma del globus ocular

Coincidint amb els resultats obtinguts en el present estudi, no s'ha trobat cap referència bibliogràfica que indiqui l'existència de dimorfisme sexual relacionat amb la mida i forma de l'ull dels mamífers, en general, ni dels insectívors, en particular. Respecte a les diferències oculars bilaterals, només Rochon-Duvigneaud (1943), comenta l'existència d'una certa desigualtat en el cas de *T. europaea*. No obstant, aquest extrem no ha pogut ser constatat en cap dels talps utilitzats en el present estudi.

El globus ocular dels insectívors considerats són pràcticament esfèrics. Els diàmetres oculars mitjans han oscil·lat entre 1.025 mm (DA) i 1.014 mm (DE) de *T. europaea* i 1.546 mm (DA) i 1.550 mm (DE) de *N. fodiens*. Aquests valors són similars als aportats per altres autors com Verrier (1935; *Crocidura suaveolens*, DA = 1.0 mm, DE = 0.8 mm, n = 1); Schwartz (1935; *Crocidura leucodon*, 1.1 mm); Kolmer & Lauber (1936; *S. araneus*, 1.5 mm); Rochon-Duvigneaud (1943; Sorícids, entre 1.25 i 1.50 mm; *T. europaea*, entre 0.8 i 0.9 mm); Duke-Elder (1958; Sorícids, entre 1 i 2 mm; *T. europaea*, 0.8 mm); Polyak (1968; *S. minutus*, 1.0 mm; *C. russula* i *S. araneus*, DA = 1.5 mm, DE < 1.5 mm; *T. europaea*, 0.9 mm); Branis (1981; *S. minutus*, DA = 1.09 mm, DE = 0.93 mm, n = 8; *S. araneus*, DA = 1.30 mm, DE = 1.14 mm, n = 20; *Sorex alpinus*, DA = 0.95 mm, DE = 0.72 mm, n = 4; *C. suaveolens*, DA = 1.30 mm, DE = 1.14 mm, n = 10; *C. leucodon*, DA = 1.33 mm, DE = 1.20 mm, n = 4; *Neomys anomalus*, DA = 1.47 mm, DE = 1.29 mm, n = 6; *N.*

fodiens, DA = 1.67 mm, DE = 1.49 mm, n = 12); Sigmund (1985; sorícids DE aproximat d'1 mm) . En tots els casos, el diàmetre anteroposterior és lleugerament més gran que l'equatorial, igual com indiquen els resultats aportats en aquest estudi. Aquest fet és deu, sens dubte, a que el radi de curvatura corneal és tan petit que la còrnia sobresurt de l'esfera ocular, allargant el diàmetre anteroposterior.

Les lleugeres diferències observades entre les mesures oculars aportades pels diferents autors, incloent-hi les d'aquest treball, poden ser atribuïdes a molts factors tant individuals com metodològics. En el primer grup es poden incloure la variabilitat intraespecífica respecte la mida corporal, relacionada en moltes espècies amb factors geogràfics, climàtics i fins i tot genètics (Chaudhuri *et al.*, 1983; Mayhew & Astle, 1997), i l'edat de l'individu, ja que en els exemplars molt joves, l'ull encara no ha assolit la mida definitiva (Mayhew & Astle, 1997; dades pròpies). Entre els factors metodològics poden destacar-se el moment de prendre's les mesures, es a dir, abans o després de la fixació de l'ull, així com el tipus de fixador emprat.

Les anàlisis comparatives entre les diferents espècies estudiades indiquen que, en valors absoluts, l'ull de *N. fodiens* és significativament més gran que els de la resta d'espècies que, alhora, mostren unes dimensions oculars molt similars. En canvi, en valors relatius, els ulls de *S. minutus* són significativament els més grans i els de *T. europaea* els més petits. No obstant, com indiquen Walls (1963) i Hughes (1977) entre d'altres autors, els ulls són essencialment instruments òptics i, per tant, la mida i la qualitat de la imatge depenen de les dimensions absolutes de l'ull, no de les relatives. Per altra banda, l'anàlisi canònica només ha discriminat un percentatge relativament baix dels individus analitzats (61.1%), agrupant correctament tan sols els individus de *T. europaea*. Aquest fet indica que els ulls dels insectívors, en general, mostren una gran uniformitat en quant a la mida absoluta del globus ocular i, excepte pels talps, no sembla haver una relació massa evident amb les diferències comportamentals interespecífiques. No obstant, que en molts casos les diferències no siguin estadísticament significatives no vol dir que la qualitat òptica de la imatge sigui la mateixa en totes les espècies comparades ja que, en aquests ulls tan petits, la

més lleugera diferència en el diàmetre anteroposterior pot ocasionar canvis importants en l'estat refractiu de l'ull (Hughes, 1977).

Així, en general, les espècies d'insectívors estudiades mostren ulls petits en termes absoluts, però en consonància amb les petites dimensions corporals i cranials. Segons Ali & Klyne (1985a), els ulls tendeixen a ser tan grans com el cap pot acomodar. Per aquest motiu, els ulls d'aquests mamífers són petits perquè l'animal també ho és i no tenen prou espai cefàlic per ser més grans. En aquest sentit cal indicar que, excepte per *T. europaea*, existeix una correlació positiva entre la mida ocular i la corporal i, per això, les musaranyes més grans, *N. fodiens*, tenen també els ulls més grans. Ara bé, segons Rieppel (1996), en els tetràpodes de mida petita o miniaturitzats, entre els que inclou els mamífers de menys de 15 g de massa corporal i que no superen els 100 mm de longitud de cap i cos, la disminució de la mida del crani comporta un increment en la mida relativa del cervell i dels òrgans dels sentits. En aquest sentit, cal remarcar que els valors relatius dels ulls de *S. minutus* han estat els més grans, tot i ser l'espècie estudiada de mida més petita.

Per aquests motius, i malgrat la mida tan reduïda dels ulls dels insectívors considerats, només a *T. europaea* pot parlar-se d'una veritable microftàlmia, ja que els ulls són extremadament petits, tant en valors absoluts com relatius. La microftàlmia és una característica comuna a la majoria d'animals de costums subterrànies (Rochon-Duvigneaud, 1943; Walls, 1963; Nevo, 1979; Burda *et al.*, 1990; de Jong *et al.*, 1990; Sanyal *et al.*, 1990; Borghi *et al.*, 2002), normalment associada a la poca importància de la visió en aquests animals. Segons Burda *et al.* (1990), les dimensions reduïdes dels ulls dels mamífers lípogeu representen una adaptació a la falta d'estímuls visuals, en viure en galeries fosques o semifosques. Entre els mamífers subterranis, *T. europaea* és un dels que presenta els ulls més petits encara que no poden considerar-se del tot vestigials, com succeeix amb els ulls de *T. caeca* o amb els de les rates-talps de la Família Spalacidae (Nevo, 1979; Burda *et al.*, 1990). Segons Míšek (1988), 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, que dura uns 28 dies. La resta d'estructures intraoculars, excepte la retina i el cristal·lí,

completa el seu desenvolupament entre 25-30 dies després del part, però sense variar la mida global de l'ull.

Anàlisi biomètrica de la superfície ocular

L'aplicació dels dos models geomètrics desenvolupats en aquest treball per determinar la superfície ocular ha permès establir que, en els insectívors, la còrnia s'uneix de tal manera amb l'esclera que ambdues estructures formen únicament una esfera, encara que la zona central de la còrnia pugui sobresortir lleugerament. Segons Walls (1963), aquest model el presenten també els carnívors, mentre que els humans, amb una còrnia petita i corbada, encaixarien més en el segon model desenvolupat en aquesta tesi (dues esferes independents que es fonen en un punt determinat), encara que es desconeix el significat d'aquests dos models morfomètrics.

A l'hora de referir-se a la superfície ocular, la major part d'autors es limiten a mesurar la longitud de l'esclera i de la còrnia en un tall sagital, i expressar-ho en tant per cent. En un estudi comparat del sistema visual de diferents espècies de Sorícids japonesos, Sato (1977) indica que el quocient entre la superfície corneal i escleral és aproximadament del 75% en *Sorex shinto* (que expressat respecte a la superfície total del l'ull seria un 43% de superfície corneal), del 60% i 50% en dues espècies semisubterrànies, *Dymecodon pilirostris* i *Urotrichus talpoides* (el que representaria entre el 37 i el 33%, respectivament, de superfície corneal) i del 28% per espècies subterrànies del gènere *Mogera* (el 22% de superfície corneal). Pels sorícids europeus, Branis (1981) i Branis & Burda (1994) assenyalen que la còrnia recobreix el 35% de la superfície ocular i l'esclera el 65% restant. Evidentment, aquestes dades no són comparables a les calculades amb el model geomètric desenvolupat en el present estudi. No obstant, si s'aplica aquest model amb les mesures oculars aportades per Branis (1981), els resultats obtinguts sí que són similars, donant una superfície ocular mitjana de 3.72 mm² per *S. minutus*, de 4.5 mm² per *S. araneus* i de 7.55 mm² per *N. fodiens*.

La superfície ocular de tots els insectívors estudiats ha resultat ser molt petita, degut a les reduïdes dimensions del globus ocular. En general, s'ha observat diferències interespecífiques significatives entre les espècies que mostren els ulls més grans, *N. fodiens* i *C. russula*, i els més petits, *S. minutus*, *S. coronatus* i *T. europaea*. En canvi, la relació entre la superfície corneal i escleral no ha diferit estadísticament, fet que indicaria que, tot i les diferències en les dimensions oculars, la còrnia ocupa una superfície equiparable en totes les espècies estudiades. Segons Walls (1963), el significat de les dimensions corneals sobre la visió ha estat sovint mal interpretat, i no és la de deixar passar més o menys llum a l'interior de l'ull. És l'iris, i no la còrnia, el que regula la quantitat de llum que arriba a la retina per formar la imatge. Per tant, la còrnia no necessita ser més àmplia que la dilatació màxima de la pupil·la per aconseguir una imatge prou il·luminada. No obstant, si la còrnia és més gran que la pupil·la i, a més, té una curvatura suficient per augmentar la profunditat del segment anterior del globus ocular, la capacitat periscòpica de l'ull augmenta, aconseguint així, un camp visual més ampli (Walls, 1963). Així doncs, la superfície corneal, encara que petita, conjuntament amb la curvatura de la còrnia aniria a augmentar aquest efecte periscòpic, encara que evidentment, l'extensió del camp visual serà proporcional a la mida reduïda de l'ull dels insectívors.

Anàlisi biomètrica de la mida i la forma del cristal·lí

Els valors obtinguts pels cristal·lins dels insectívors considerats estan dins dels rangs referits per Branis (1981), per espècies d'insectívors centreeuropees. A més, coincidint amb la descripció reportada per aquest mateix autor, el cristal·lí de tots els insectívors estudiats és una lent biconvexa de radis de curvatura petits i amb la superfície anterior més corbada que la posterior. Sato (1977), en un estudi dels ulls de diversos insectívors japonesos, indica el mateix pels cristal·lins de *Mogera wogura* i *Dymecodon pilirostris*, mentre que *Sorex shinto* i *Urotrichus talpoides* tenen la superfície anterior de la lent més aplanada que la posterior.

Què la cara posterior del cristal·lí sigui més plana que l'anterior possiblement comportarà una reducció de l'aberració esfèrica de la lent, millorant la qualitat de la

imatge (Casas, 1994). Per altra banda, el gruix de la lent serà més petit que si la superfície posterior fos més corbada i, en tractar-se d'una lent biconvexa, augmentarà la seva potència. Per últim, en ser més prima, el diàmetre anteroposterior del cristal·lí només representa entre el 20 i el 40% del diàmetre anteroposterior de l'ull. Així, i com que el cristal·lí està situat a la zona més anterior de la cambra vítria, més a prop de la còrnia que no pas de la retina, la distància nodal posterior serà, per terme general, proporcionalment gran, proporcionant una imatge més gran com es veurà posteriorment.

El cristal·lí de *T. europaea* és el més diferent respecte la mida i, sobretot, la forma, ja que sovint la zona pupil·lar de la superfície anterior adopta una forma cònica, el lenticon, en consonància amb la forma també cònica de la còrnia, el queratocon. Per altra banda, mentre que el cristal·lí de *C. russula* és molt allargassat i es situa molt a prop de la còrnia, en els soricins, especialment a *N. fodiens*, és més arrodonit i està desplaçat lleugerament més enrera. Aquestes diferències, tot i que possiblement responen a raons filogenètiques, han d'estar relacionades, sens dubte, amb els diferents ritmes d'activitat diària i a les preferències ecològiques de cadascun d'aquests insectívors com es comentarà més endavant

Rosegadors

Anàlisi biomètrica de la mida i la forma del globus ocular

Igual com en el cas dels insectívors, no s'ha trobat en aquest estudi ni a la bibliografia cap referència que indiqui l'existència de dimorfisme sexual relacionat amb la mida i forma de l'ull dels rosegadors. Per altra banda, i coincidint amb els resultats presentats en aquest capítol, Diloreto *et al.* (1994), Mayhew & Astle (1997) i Shoji *et al.* (1998), entre d'altres, utilitzen indistintament l'ull dret i l'esquerra destacant l'absència de diferències morfomètriques bilaterals.

En el globus ocular dels rosegadors estudiats, en consonància al que expressen Chaudhuri *et al.* (1983) per l'ull de *Rattus*, no s'ha trobat diferències significatives entre els diàmetres sagital o anteroposterior i l'equatorial. Així, els ulls dels

rosegadors considerats són pràcticament esfèrics, encara que a diferència dels insectívors, el diàmetre equatorial acostuma a ser lleugerament més gran que l'anteroposterior. Els diàmetres oculars mitjans han variat considerablement en funció de l'espècie, oscil·lant entre els 6.83 mm (DA) i 6.80 mm (DE) d'*E. quercinus* i els 2.00 mm (DA i DE) de *M. gerbei*. Aquestes dades coincideixen amb les aportades per altres autors per les mateixes espècies o per espècies afines. Així, segons Rochon-Duvigneaud (1943), el diàmetre anteroposterior de l'ull de l'esquirol, *Sciurus vulgaris*, del cobai, *Cavia porcellus*, i del jerbu del Marroc, *Jaculus jaculus*, és d'aproximadament 8.0 mm; el de *Muscardinus avellanarius*, *Eliomys quercinus*, *Rattus norvegicus*, *Apodemus sylvaticus* i *Cricetus cricetus* oscil·la entre 4 i 6 mm; el de l'ull del ratolí albi, *Mus* sp, fa uns 3 mm, mentre que el de *Microtus subterraneus* amb un ull molt petit, és de tan sols 1.75 mm. Per rates de laboratori de diferents soques, Hughes (1979) indica uns diàmetres mitjans de 6.29 mm (DA, n = 14) i 6.41 mm (DE, n = 14), Gur & Sivak (1979) de 5.98 mm (DA) i Chaudhuri *et al.* (1983) de 6.303 mm (DA, n = 12), mentre que, segons Remtulla & Hallett (1985), el diàmetre anteroposterior mitjà de l'ull del ratolí albi és de 3.38 mm (n = 14). A la bibliografia, no s'ha trobat cap dada referent als diàmetres oculars per a la majoria d'espècies d'arvicolins considerades en aquest estudi. Tampoc s'ha trobat cap referència bibliogràfica que indiqui el radi de curvatura corneal de cap dels rosegadors inclosos en aquest treball, excepte l'aportat pel ratolí albi que, segons Remtulla & Hallett (1985) és, per terme mitjà de 1.517 mm (n = 14), similar a l'obtingut en aquest treball pel ratolí de camp. Per rates de laboratori de diferents soques, amb una mida d'ull entre *A. sylvaticus* i *E. quercinus*, s'ha obtingut radis de curvatura corneal mitjans de 2.78 mm (Gur & Sivak, 1979), de 2.97 mm (Hughes, 1977 i 1979, n = 14) i de 3.051 (Chaudhuri *et al.*, 1983, n = 12). Gur & Sivak (1979) indiquen un radi de curvatura corneal mitjà de 3.27 mm per l'esquirol *Spermophilus* sp. (n = 5), similar al calculat per *E. quercinus*, tot i la diferència de mida global de l'ull (8.23 mm de diàmetre ocular anteroposterior).

Eliomys quercinus i *A. sylvaticus*, les dues espècies de mida corporal més gran, són també les que tenen els ulls més grans tant en valors absoluts com relatius. Com a conseqüència, han diferit amb la resta d'espècies i per tots els paràmetres, quedant

clarament separades en les anàlisis discriminants. Les altres espècies analitzades mostren valors inferiors i no massa diferents entre si, sent molt difícil de separar unes de les altres, tot i que, en valors relatius, els ulls dels arvicolins són lleugerament més petits que els dels murins. Com en altres rosegadors cavadors, la reducció de la mida relativa de l'ull dels arvicolins podria deure's a la pressió selectiva derivada del comportament cavadors característic de la subfamília (Borghi *et al.*, 2002). En comparar les dues subfamílies per separat s'evidencia que en els arvicolins, igual com succeeix en els insectívors, les espècies de mida corporal més petita, com *M. arvalis*, tenen els ulls relativament més grans i viceversa amb les espècies de mida més gran com *A. terrestris*. Seria interessant comprovar si les dimensions oculars relativament petites dels individus d'*A. terrestris* responen a un tret filogenètic propi de tots els individus d'aquesta espècie, independentment de les seves preferències semiaquàtiques o subterrànies, o ja representen una adaptació a la vida hipogea que duen a terme els exemplars estudiats, tal com indiquen Borghi *et al.* (2002). *Microtus duodecimcostatus* té els ulls petits tant des del punt de vista absolut com relatiu, fet que podria respondre a l'activitat eminentment hipogea d'aquesta espècie. Només es podria parlar d'una certa microftàlmia a *M. gerbei*, si en estudis posteriors es poguessin confirmar per a aquesta espècie les mides preses en l'únic exemplar mesurat en el present estudi. No obstant, les dimensions oculars de *Microtus subterraneus*, aportades per Rochon-Duvigneaud (1943), podrien reforçar l'existència d'ulls molt petits en els arvicolins més subterranis. En el cas dels murins que no mostren una activitat cavadora tan intensa, els ulls són relativament més grans que en els arvicolins, particularment els d'*A. sylvaticus* que fins i tot li sobresurten del cap, característica pròpia dels animals nocturns, com es veurà posteriorment.

Anàlisi biomètrica de la superfície ocular

Igual que en els insectívors, l'aplicació dels dos models geomètrics per calcular la superfície ocular ha permès establir que el globus ocular dels rosegadors descriu una esfera que inclou la còrnia i l'esclera (model 1).

S'ha trobat poques dades referents a la superfície ocular dels rosegadors, i la majoria estan en forma de percentatges aconseguits mesurant les longituds cornials i esclerals a partir de talls sagitals dels ulls. En aquest sentit cal remarcar que, segons Walls (1963), la còrnia de *Mus* és tan gran que representa quasi bé el 50 % de la superfície ocular, bastant allunyat dels valors mitjans obtinguts en aquest treball per *M. domesticus* (33.7%) i per *M. spretus* (36.5%). Mayhew & Astle (1997), assumint l'esfericitat del globus ocular de *Rattus* li calcula una superfície total de 144 mm². Aquest valor mitjà és igual al calculat per *E. quercinus* en aplicar el model geomètric desenvolupat, resultat que sembla lògic si es té en compte la similitud entre la mida ocular d'aquestes dues espècies.

Com que la superfície ocular està en relació directa amb la mida del globus, *E. quercinus*, *A. sylvaticus* i *A. terrestris* són les que presenten, en general, les superfícies oculars significativament més grans que les de les espècies de *Microtus* i les de *Mus*, que són les més petites. *Clethrionomys glareolus* només difereix amb les dues espècies de *Microtus* per la superfície ocular total. En canvi, quan la superfície cornial i escleral s'expressen en funció de la superfície total, les diferències interespecífiques s'atenuen oscil·lant la majoria entre el 38.7% que ocupa per terme mitjà la còrnia d'*A. sylvaticus* i el 29.60% de *M. arvalis*, essent únicament aquestes espècies les que difereixen estadísticament entre sí.

Com s'ha comentat anteriorment, si l'extensió cornial està encaminada a augmentar l'efecte periscòpic de l'ull i, per tant, l'angle del camp visual, és evident que la còrnia d'*A. sylvaticus* és la que millor realitzarà aquesta funció, particularment si es té en compte que en aquesta espècie l'ull sobresurt de la cara, augmentant encara més aquesta capacitat òptica. En canvi, *Microtus* amb una superfície cornial menor possiblement tindrà un camp visual més reduït.

Anàlisi biomètrica de la mida i la forma del cristal·lí

El cristal·lí dels rosegadors analitzats és una lent molt voluminosa en relació a la mida del globus ocular, especialment en els murins i en *E. quercinus*, a on ocupa

gairebé tot l'interior de la cambra vítria (Fig. 6). Els cristal·lins d'*A. sylvaticus* i *M. arvalis* són els que han presentat els valors mitjans màxims i mínims respectivament, mostrant diferències significatives amb la resta d'espècies. Com es veurà posteriorment, aquest fet està relacionat amb les diferents estratègies comportamentals que segueixen cada espècie. Excepte per *M. arvalis* el diàmetre anteroposterior dels cristal·lí representa aproximadament el 60% del diàmetre anteroposterior de l'ull. Per tant, la superfície posterior de la lent està situada molt a prop de la retina, el que comporta que la distància nodal posterior sigui molt reduïda. No s'ha trobat cap explicació raonable pels valors relatius tan elevats de *M. spretus*.

En totes les espècies considerades, el cristal·lí és una lent gairebé esfèrica amb un índex d'esfericitat mitjà que oscil·la entre 0.83 i 0.88. A diferència del que succeeix amb els insectívors, en els rosegadors estudiats la superfície més corbada és la posterior, tal i com també apunten Gur & Sivak (1979) per l'esquirol *Spermophilus* sp (DAc = 2.91; RCant = 3.17; RCpost = 1.95; n = 5); Chaudhuri *et al.*, (1983) per *Rattus*, (DAc = 3.814; RCant = 2.535; RCpost = 2.441; n = 12) i Remtulla & Hallett (1985) per *Mus*, (DAc = 2.032; RCant = 1.248; RCpost = 1.155; n = 14). En canvi, per *Rattus*, Gur & Sivak (1979) reporten que la superfície més corbada és l'anterior (DAc = 3.87; RCant = 1.11; RCpost = 1.42) mentre que Hughes (1977 i 1979) indica el mateix radi de curvatura per les dues superfícies del cristal·lí (DAc = 3.71; RCant = 2.34; RCpost = 2.34; n = 14).

L'avantatge d'aquests cristal·lins voluminosos i esfèrics és que poden projectar una imatge petita però igual de bona sigui quina sigui la direcció en que es trobi l'objecte (Walls, 1963; Ali & Klyne, 1985a). Com que els ulls dels rosegadors no tenen retina central (Veure Capítol 2) no hauran d'enfocar l'objecte en cap zona retiniana concreta, ja que estarà ben enfocat en qualsevol zona, i no els hi caldrà moure el cap o els ulls per seguir-lo, encara que estigui en moviment.

Relació entre l'aspecte macroscòpic del globus ocular i els patrons d'activitat temporal de les espècies estudiades

Segons autors com Walls (1963), Ali & Klyne (1985a), Sivak *et al.* (1999), entre d'altres, les característiques òptiques de l'ull vertebrat venen determinades principalment per l'hàbitat o el medi on serà utilitzat (aigua, aire o en ambdós medis) i pel ritme d'activitat de l'animal (diürn, nocturn o arrítmic). Mentre que per la visió diürna és imprescindible un bon poder de resolució per obtenir una imatge amb el màxim de detalls, el paràmetre més important per la visió nocturna és la sensibilitat a la llum per aconseguir una imatge el més il·luminada possible. Normalment, les adaptacions que potencien l'agudesia visual redueixen la sensibilitat a la llum i viceversa.

Des del punt de vista òptic, el paràmetre més important associat amb la mida de l'ull, que condiciona el seu poder de resolució i la seva sensibilitat, és la distància nodal posterior (Martin, 1999) que, com ja s'ha comentat, determina la distància entre el cristal·lí i la retina. La distància nodal posterior és proporcional a la mida de la superfície retiniana sobre la que es projectarà la imatge i inversament proporcional a la il·luminació d'aquesta imatge. Pels animals diürns, la distància nodal posterior ha de ser gran per aconseguir una imatge retiniana també gran, que cobreixi tantes cèl·lules visuals com sigui possible, detectant el màxim de detalls i assegurant-se així, la màxima agudesia visual. Per aquest motiu, els ulls diürns acostumen a ser grans en valors absoluts. En canvi, les espècies que viuen en hàbitats amb nivells de llum molt baixos, semblen tenir pocs avantatges selectius pel fet de tenir ulls grans. En aquestes condicions de lluminositat, a on només actuen fotoreceptors molt sensibles i efectius a baixes intensitats lluminoses (bastonets), tan sols els hi és possible aconseguir una resolució molt baixa i, en conseqüència, en tenen prou amb una imatge petita i el màxim d'il·luminada (Snyder *et al.*, 1977). Per tant, que alguns ulls nocturns siguin relativament petits indica que estan dissenyats per funcionar òptimament en una estreta franja de nivells d'il·luminació baixos propis dels seus hàbitats (Martin, 1999). Però, per tal de compensar l'efecte de la mida reduïda, apareixen adaptacions internes, com cristal·lins desproporcionadament grans i

esfèrics, molt propers a la retina que alhora es disposa concèntricament al seu voltant, un segment anterior de l'ull relativament gran amb una còrnia àmplia i, en els casos extrems, ulls “sobresortits” de la cara (Ali & Klyne, 1985a), com seria el cas d'*A. sylvaticus*.

Observant la Figura 5 podria concloure's que, des del punt de vista òptic, en els ulls d'alguns dels insectívors estudiats conflueixen característiques pròpies d'ulls nocturns, com poden ser cristal·lins gairebé esfèrics amb radis de curvatura petits, i alhora d'ulls diürns, amb una distància nodal posterior proporcionalment gran. En aquest sentit cal recordar que, excepte a *N. fodiens*, el diàmetre anteroposterior del l'ull dels insectívors és més gran que l'equatorial. A més, el cristal·lí, amb la superfície posterior més plana que la cara anterior, ocupa només la zona més anterior de la cambra vítria, pel que deixa més espai entre la lent i la retina.

En els representant del gènere *Sorex*, tant la còrnia com el cristal·lí tenen radis de curvatura petits, el que podria indicar que el seu sistema diòptric és prou potent per poder enfocar la imatge en una superfície relativament llunyana, però propera en valors absoluts. Amb aquestes característiques aconseguirien imatges proporcionalment grans i ben il·luminades, el que els hi atorgaria prou plasticitat per poder dur a terme un ritme d'activitat polifàsics tant durant el dia com la nit (veure Capítol de Material i mètodes). En canvi, *C. russula*, amb un ull de mida similar a *Sorex*, presenta un centre òptic molt més anterior, unes superfícies diòptriques més planes (Fig. 5, *Crocidura*) i, en conjunt, una potència diòptrica menor, característiques més pròpies d'ulls diürns. Aquests resultats no s'adiuen però amb els patrons comportamentals descrits prèviament (veure Capítol Material i mètodes) on s'indica que, durant les hores de llum, *Sorex* mostra períodes d'activitat més freqüents que *Crocidura*, que passa estones de repòs més llargues a dins del niu durant el dia (Niethammer & Krapp, 1990; Sigmund *et al.*, 1987; Branis, 1988). Per tant, si els diferents models de comportament mostrats per aquests dos gèneres no estan relacionats amb el disseny macroscòpic de l'ull, podria esperar-se que es basessin en altres tipus d'adaptacions morfològiques, com les característiques

histològiques i/o morfomètriques de les diferents capes de l'ull, en general, i de la retina, en particular, aspectes que es tractaran en els capítols següents.

Per la seva activitat semiaquàtica, *N. fodiens*, mereix un comentari a part. Com totes les espècies que utilitzen la visió tant a l'aire com a dins de l'aigua, tenen un problema òptic afegit. Durant la immersió, s'elimina el poder refractiu de la còrnia perquè tant la seva superfície externa com la interna estan banyades per medis aquosos d'índex de refracció molt semblants. Si *N. fodiens* utilitza la visió per la recerca d'aliment dins de l'aigua, com així sembla ja que manté els ulls ben oberts quan està submergit (Niethammer & Krapp, 1990), haurà de formar una imatge ben enfocada sobre la retina. Per tant, la pèrdua del poder de refracció de la còrnia dins de l'aigua haurà de ser compensada pel poder refractiu del cristal·lí (Walls, 1963, Sivak, 1976, West *et al.*, 1991; Martin, 1999). Però quan està fora de l'aigua, la còrnia torna a ser òpticament activa sumant el seu poder diòptric al de la lent. Per aquest motiu, Sivak (1976) proposa que els ulls dissenyats per veure-hi bé en els dos medis es beneficiaran d'una còrnia relativament plana i, per tant, de baixa potència. En aquest sentit cal destacar que la còrnia de *N. fodiens* és la més plana de tots els insectívors analitzats. Per altra banda, el cristal·lí és voluminós i quasi bé esfèric, el que prediu una lent prou poderosa que li permetrà desenvolupar-se en els dos medis seguint un ritme d'activitat polifàsic, tant diürn com nocturn. De fet, els cristal·lins esfèrics són comuns en altres mamífers semiaquàtics, com les llúdries i els castors (Ballard *et al.*, 1989) i les foques, els lleons marins i els manatís (Walls, 1963; West *et al.*, 1991) i representen una adaptació òptica per compensar la pèrdua del poder refractiu de la còrnia dins de l'aigua, més que a la nocturnitat.

Respecte els ulls de *T. europaea*, el queratocon i el lenticon més o menys acusat que presenten constituïrien un sistema diòptric molt potent que donaria una imatge molt petita. Però, tenint en compte les dimensions absolutament reduïdes de la seva pupila (Míšek, 1988), sembla difícil que aquesta imatge pugui ser massa lluminosa. Per altra banda, el cristal·lí d'aquesta espècie no és massa transparent, degut a l'estructura cel·lular que presenta (veure Capítol 2). Tot això fa pensar que l'ull de *T. europaea* no és capaç de formar imatges i només pot detectar claror i foscor

(Quilliam, 1964 i 1966; Johannesson-Gross, 1988; Burda *et al.*, 1990). Segons Walls (1963), la degeneració dels ulls en aquesta espècie, assolint la mida d'un cap d'agulla i amagant-se entre la pell, es deu a l'adaptació a les condicions d'absoluta foscor en les que viuen. Per de Jong *et al.* (1990), que els ulls de les espècies que viuen en condicions d'extrema foscor no hagin desaparegut del tot suggereix que, malgrat la seva regressió, han de tenir algun paper, tant en el desenvolupament com en la fisiologia d'aquestes espècies.

Els ulls dels rosegadors estan dissenyats seguint un patró diferent al dels insectívors. Observant la Figura 6 és fàcil adonar-se'n que les característiques oculars que mostren els rosegadors analitzats, especialment els murins, són típicament nocturnes, amb un cristal·lí de dimensions considerables. A més, els que presenten una superfície corneal àmplia i corbada, podran aconseguir un camp visual i una potència corneal considerable. Totes aquestes modificacions impliquen un desplaçament del centre òptic de l'ull cap endarrere, fent que el pol posterior del cristal·lí es situï molt més a prop de la retina que no pas l'anterior de la còrnia. En conseqüència, es redueix la distància nodal posterior. El fet que el diàmetre anteroposterior de l'ull dels rosegadors sigui més petit que l'equatorial pot contribuir a escurçar encara més aquesta distància nodal posterior. D'aquesta manera, s'aconsegueix un sistema diòptric molt potent capaç de concentrar la llum tramesa sobre un punt molt petit de la retina, donant una imatge petita però al mateix temps molt il·luminada (Walls, 1963; Hughes, 1977; Ali & Klyne, 1985a, Martin, 1999).

Tenint en compte totes aquestes consideracions podria concloure's que *E. quercinus* i particularment els murins serien els rosegadors més ben adaptats a condicions nocturnes doncs tenen els ulls relativament més gran; cal destacar especialment els ulls d'*A. sylvaticus* que són tan grans que li sobresurten del cap. D'aquesta manera, a més d'augmentar el camp visual, poden encabir un cristal·lí encara més gros, que ocupa quasi bé tota la cambra vítria, reduint al màxim possible la distància nodal posterior (Fig. 6). Aquestes característiques oculars s'adiuen amb els resultats de diversos estudis relacionats amb l'activitat d'aquest rosegador que confirmen la seva preferència per deixar els caus exclusivament durant les hores nocturnes (veure

Capítol de Material i mètodes). De fet, el patró de comportament nocturn és comú en moltes espècies que es caracteritzen per tenir ulls grans, negres i sortits (Feldman & Phillips, 1984). Les dues espècies de *Mus*, malgrat que són més aviat crepusculars, també presenten adaptacions oculars nocturnes encara que l'ull no és tan gran ni sobresurt del cap com a *A. sylvaticus*.

En canvi, els arvicolins, tot i presentar adaptacions oculars típicament nocturnes, aquestes no són mai tan extremes com en els murins. Així, encara que la forma i dimensions del cristal·lí són similars als de *Mus*, la distància nodal posterior és lleugerament més gran, especialment a *M. arvalis* (Fig. 6). Podria pensar-se doncs que el sistema diòptric format per la còrnia i el cristal·lí no és tan potent com en els murins i, per tant, la imatge serà més gran però no tant il·luminada. De fet, cap de les espècies d'arvicolins estudiades no resulta ser estrictament nocturna i, com s'ha comentat al Capítol de Materials i mètodes algunes d'elles poden variar els seus hàbits en funció de l'època de l'any, de l'hàbitat i, fins i tot, de la competència amb altres espècies com succeeix a *C. glareolus* (Niethammer & Krapp, 1982). Possiblement per aquest motiu, els ulls d'aquesta espècie, majoritàriament crepuscular, sempre han presentat característiques intermèdies entre les formes més hipogees i que abandonen les galeries preferentment a la nit, com per exemple *M. duodecimcostatus*, i les més diürnes com *M. arvalis*.

Arvicola terrestris és una espècie polifàsica. Tot i que normalment l'activitat durant el dia és sempre més important que durant la nit, cal recordar que, degut a les seves costums hipogees (veure Capítol de Material i mètodes), les condicions d'il·luminació seran pràcticament constants durant les 24 hores del dia. Com ja s'ha comentat anteriorment, les dimensions oculars relativament petites que presenten els exemplars d'aquesta espècie possiblement responen a una adaptació a la seva activitat subterrània (Borghi *et al.*, 2002). No obstant, també poden distingir-se característiques pròpies d'animals semiaquàtics, com una còrnia plana i un cristal·lí voluminos, que permeten enfocar objectes tant dins com fora de l'aigua. A més, com es veurà en Capítols posteriors (Veure Capítols 4 i 5), els globus oculars d'*A. terrestris*, conserven altres característiques anatòmiques i morfomètriques que

indicarien un primer origen semiaquàtic i diürn de les adaptacions oculars, seguides per una readaptació a les condicions de baixa il·luminació de l'interior de les galeries.

Microtus arvalis, l'arvicolí estudiat amb una activitat més diürna, és també el que mostra un ull més petit, en consonància amb la seva mida corporal. No obstant, la distància nodal posterior relativament gran juntament amb un sistema diòptric prou potent amb radis de curvatura petits, li permetrà formar imatges més grans i, per tant, amb més resolució. El fet que pugui passar directament de l'ambient semifosc propi de les galeries a l'exterior, molt més il·luminat, indica que els seus ulls tenen prou plasticitat per reaccionar relativament de pressa als diferents nivells d'il·luminació.

Malauradament, en no disposar prou dades referents als ulls de *E. quercinus*, *C. nivalis*, *M. gerbei* i de *M. duodecimcostatus*, es desconeixen les característiques biomètriques de les seves estructures oculars i també quina és la seva distància nodal posterior. Per tant, es fa difícil indicar si la mida i la forma del globus ocular d'aquestes espècies s'ajusten als patrons d'activitat temporal o responen més a qüestions filogenètiques.

És pot concloure, doncs, que les petites diferències en l'estructura del globus ocular que determinen la il·luminació i mida de la imatge, donaran avantatges biològiques substancials a les espècies que les presentin. No obstant, s'ha de tenir en compte que un animal diürn pot convertir-se en nocturn, o viceversa, pel fet de reduir la competència pel menjar o el perill dels predadors (Aly & Klyne, 1985a; Savic *et al.*, 1976; Kronfeld-Schor *et al.*, 2001) i per tant l'òrgan de la visió ha de ser suficientment plàstic per poder veure-hi en condicions d'il·luminació diferent. Aquesta plasticitat no pot explicar-se només atenent a les variacions en el sistema diòptric sinó també a l'estructura histològica i morfomètrica del globus ocular en general i de la retina en particular, aspectes que seran estudiats en els Capítols següents.

