

UCH-FC
SOC-BMCM
1422
C.2

**PLASTICIDAD FILOGENÉTICA COMPARADA DE LAS VÍAS
VISUALES PRINCIPALES EN LOS ROEDORES OCTODÓNTIDOS**

**TESIS
ENTREGADA A LA
UNIVERSIDAD DE CHILE
EN CUMPLIMIENTO PARCIAL DE LOS REQUISITOS
PARA OPTAR AL GRADO DE**

**DOCTOR EN CIENCIAS CON MENCIÓN EN BIOLOGÍA
MOLECULAR, CELULAR Y NEUROCIENCIAS**

FACULTAD DE CIENCIAS

Por

tomás vega-zúñiga

ENERO, 2009

DIRECTOR DE TESIS: Dr. Jorge Mpodozis

CODIRECTOR DE TESIS: Dr. Adrián Palacios

FACULTAD DE CIENCIAS
UNIVERSIDAD DE CHILE
INFORME DE APROBACION
TESIS DE DOCTORADO

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Doctorado presentada por el candidato.

TOMAS VEGA-ZUÑIGA

Ha sido aprobada por la comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de Doctor en Ciencias con mención en Biología Molecular Celular y Neurociencias, en el examen de defensa de tesis rendido en 17 de Octubre de 2008.

Director de Tesis:
Dr. Jorge Mpodozis

Co-Director de Tesis
Dr. Adrián Palacios

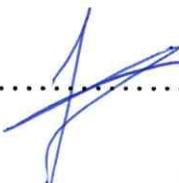
Comisión de Evaluación de la Tesis

Dr. Juan Bacigalupo

Dr. Fernando Torrealba

Dr. Francisco Aboitiz

Dr. Francisco Bozinovic



.....
.....



.....
.....
.....
.....

Dedicatoria



Dedico este trabajo a los muchos roedores
que sacrificué en el transcurso de esta tesis.
Lo dedico no como un homenaje, sino como
declaración de mi propia responsabilidad

Biografía



Nací el 6 de octubre de 1978 en una reluciente y primaveral ciudad denominada Santiago de Chile. En 1997 entré a estudiar Licenciatura en Ciencias Biológicas en la PUC (primera parte). Luego de un proceso iluminativo que ocurrió durante un congreso de fisiología mundial de altura en Arica (2000), decidí continuar en biología. Me convencí de que hacer el Doctorado en Ciencias de la Universidad de Chile podría ser una buena idea. La motivación fue canalizada en las líneas de investigación del laboratorio del Dr. Mpodozis (Jompoma). Cinco años después, mi proceso de formación (la segunda parte) como investigador ha llegado a término. Sólo me quedan cuatro años más de postdoc (la tercera parte); a esta altura del partido, un detalle.



Agradecimientos

Primero que todo quisiera agradecer a mi familia (Carlos, Patricia, Carlos Jr., Weone y Yuyi) por el apoyo recibido en este largo y a veces pedregoso camino recorrido, que no estuvo exento de momentos difíciles, y que gracias a su fundamental e incondicional apoyo, pudo llegar a término *dignamente*.

Los segundo es agradecer valiosamente la formación académica que me inculcó mi tutor Dr. Mpodozis (Jompoma). En especial, la formación naturalista de su naturaleza (valga la redundancia). A Gonzalo Marín, quién gracias a su sabiduría científica, siempre tuvo palabras precisas cada vez que las requería (sin su colaboración, difícilmente esta tesis hubiese quedado como quedó). Agradezco a mi cotutor Adrián Palacios por su constante apoyo en todo el proceso.

No puedo dejar de mencionar el fundamental apoyo recibido por el Dr. Harvey J. Karten, tanto en la formación neuroanatómica como por recibirme "dos veces" en su laboratorio (UCSD, EE.UU.); la última visita fue para poder volver a realizar los experimentos perdidos en el incendio del laboratorio.

Mención aparte merece Solano Henríquez; su colaboración fue fundamental en muchos aspectos, no sólo en los técnicos, sino también en los aspectos personales. Sin lugar a dudas todo el laboratorio gira en torno a este personaje, que data desde los albores del laboratorio (así es, desde Maturana).

Finalmente quisiera agradecer enormemente a Felipe Medina por su colaboración "codo a codo" y tremendo apoyo en la realización de esta tesis (tanto en lo referente a la investigación como a lo personal, gané a un gran amigo). Sin la presencia de este individuo, que en estos momentos orbita cerca de Nueva Caledonia, todo hubiese sido muy distinto (quién sabe cómo).

Esta tesis fue posible gracias al financiamiento de Mecesup, Conicyt, Equilab y Fondecyt.



ÍNDICE DE MATERIAS

1	INTRODUCCIÓN	1
1.1	Neuroanatomía comparada	1
1.2	Conservación y variación del sistema visual	1
1.3	Orientación ocular	3
1.4	Retina	5
1.4.1	Número, distribución y tipo de fotorreceptores	5
1.4.2	Distribución, número y densidad de CGr	9
1.5	Proyecciones retinales centrales	12
1.5.1	Proyección tálamofugal	13
1.5.2	Proyección tectofugal	15
1.5.3	Hábitos visuales afectan el volumen del GLd y CS	16
1.6	Visión binocular funcional en los vertebrados	17
1.7	El problema	18
1.8	Los roedores como grupo de estudio	18
2	HIPÓTESIS	21
2.1	Objetivo general	21
2.1.2	Objetivos específicos	21



3	METODOLOGÍA	22
3.1	Animales	22
3.2	Medición de campos visuales	23
3.3	Conteo y distribución de CGr	25
3.4	Volumen relativo de los terminales retinianos	27
3.4.1	Estadística de los volúmenes cerebrales	29
4	RESULTADOS	30
4.1	Campos visuales	30
4.1.1	Campo visual monocular	30
4.1.2	Campo visual binocular	32
4.2	Distribución, número y densidad de células en la capa de CGr	35
4.2.1	Área de la retina y estimación del número total de células	35
4.2.2	Distribución y densidad de CGr	35
4.2.3	Área centralis (AC): ubicación y tamaño	36
4.3	Proyecciones centrales	42
4.3.1	Geniculado lateral dorsal (GLd)	47
4.3.2	Colículo superior (CS)	75
4.3.3	Proyecciones a otros núcleos retino-recipientes	103
4.3.3.1	Núcleo supraquiasmático (NSQ)	103
4.3.3.2	Núcleo medial terminal (NMT)	108
4.4	Análisis volumétrico	114



5	DISCUSIÓN	125
5.1	Discusión específica	125
5.1.1	Medición de campos visuales	125
5.1.2	Campo visual monocular	126
5.1.3	Campo visual binocular	128
5.2	Retina	130
5.2.1	Número total de CGr	130
5.2.2	Franja visual y área centralis (AC)	131
5.3	Proyecciones centrales	134
5.3.2	Geniculado lateral dorsal (GLd)	134
5.3.3	Volumen total de los terminales retinales al GLd contralateral	136
5.3.4	Volumen total de los terminales retinales al GLd ipsilateral	137
5.3.5	Colículo superior (CS)	139
5.3.6	Volumen total de los terminales contralaterales al CS	141
5.3.7	Volumen total de los terminales contralaterales ipsilaterales al CS	142
5.3.8	Otros núcleos retinorecipientes	143
5.3.8.1	Núcleo supraquiasmático (NSQ)	143
5.3.8.2	Núcleo medial terminal (NMT)	144
5.4	Discusión general	146
5.4.1	Conservación y plasticidad en la filogenia	146
5.4.2	Conservación: ¿activa o pasiva?	150
5.4.3	Hábito visual nocturno y evolución de la visión binocular	154



5.4.4	Visión binocular en primates	159
6	CONCLUSIÓN	163
7	BIBLIOGRAFÍA	164

LISTA DE TABLAS

Tabla I.	Valores estimados del área retinal, área del AC, número total y del AC de células de la capa de CGr.	41
Tabla II.	Picos de densidad de la capa de CGr; presencia de franja horizontal y AC	41
Tabla III.	Cuadro resumen de los resultados para las 4 especies Estudiadas	113
Tabla IV.	Valores de los volúmenes de las proyecciones centrales medidos en las 4 especies estudiadas	114
Tabla V.	Resultados significativos para $p \leq 0.05$ y $p \leq 0.001$	115
Tabla VI.	Resumen que muestra las diferencias significativas en los volúmenes de los terminales retinianos en las cuatro especies estudiadas	124

LISTA DE FIGURAS

Figura 1	Relación entre la orientación de la órbita y el traslape visual	3
Figura 2	Relación entre el eje visual y el óptico	4
Figura 3	Esquema de una retina típica de vertebrados	7
Figura 4	Distribución de fotorreceptores	8
Figura 5	Representación de las 17 tipos de CGr en primate	9
Figura 6	Mapa de isodendencia de retina	10
Figura 7	Gradiente de densidad de CGr en roedores amazónicos	11
Figura 8	Proyecciones principales al telencéfalo	12
Figura 9	Esquema de las proyecciones al GLd	13
Figura 10	Campo visual y proyecciones contra e ipsi al GLd	15
Figura 11	Filogenia de la familia Octodontidae	19
Figura 12	Campímetro	23
Figura 13	Esferas de representación de campos visuales	25
Figura 14	Campos visuales monoculares	31
Figura 15	Campos visuales binoculares	34
Figura 16	Retina de <i>O. degus</i>	37
Figura 17	Retina de <i>O. lunatus</i>	38
Figura 18	Retina de <i>S. cyanus</i>	39
Figura 19	Retina de <i>C. talarum</i>	40
Figura 20	Proyecciones centrales en <i>O. degus</i>	43
Figura 21	Proyecciones centrales en <i>O. lunatus</i>	44

Figura 22	Proyecciones centrales en <i>S.cyanus</i>	45
Figura 23	Proyecciones centrales en <i>C.talarum</i>	46
Figura 24	Extensión rostro-caudal transversal del GLd en <i>O.degus</i>	48
Figura 25	Plano transversal del GLd en <i>O.degus</i>	49
Figura 26	Extensión latero-medial sagital del GLd en <i>O.degus</i>	50
Figura 27	Plano sagital del GLd en <i>O.degus</i>	51
Figura 28	Extensión dorso-ventral horizontal del GLd en <i>O.degus</i>	52
Figura 29	Plano horizontal del GLd en <i>O.degus</i>	53
Figura 30	Extensión rostro-caudal transversal del GLd en <i>O.lunatus</i>	55
Figura 31	Plano transversal del GLd en <i>O.lunatus</i>	56
Figura 32	Extensión latero-medial sagital del GLd en <i>O.lunatus</i>	57
Figura 33	Plano sagital del GLd en <i>O.lunatus</i>	58
Figura 34	Extensión dorso-ventral horizontal del GLd en <i>O.lunatus</i>	59
Figura 35	Plano horizontal del GLd en <i>O.lunatus</i>	60
Figura 36	Extensión rostro-caudal transversal del GLd en <i>S.cyanus</i>	62
Figura 37	Plano transversal del GLd en <i>S.cyanus</i>	63
Figura 38	Extensión latero-medial sagital del GLd en <i>S.cyanus</i>	64
Figura 39	Plano sagital del GLd en <i>S.cyanus</i>	65
Figura 40	Extensión dorso-ventral horizontal del GLd en <i>S.cyanus</i>	66
Figura 41	Plano horizontal del GLd en <i>S.cyanus</i>	67
Figura 42	Extensión rostro-caudal transversal del GLd en <i>C.talarum</i>	69
Figura 43	Plano transversal del GLd en <i>C.talarum</i>	70

Figura 44	Extensión latero-medial sagital del GLd en <i>C.talarum</i>	71
Figura 45	Plano sagital del GLd en <i>C.talarum</i>	72
Figura 46	Extensión dorso-ventral horizontal del GLd en <i>C.talarum</i>	73
Figura 47	Plano horizontal del GLd en <i>C.talarum</i>	74
Figura 48	Extensión rostro-caudal transversal del CS en <i>O.degus</i>	76
Figura 49	Plano transversal del CS en <i>O.degus</i>	77
Figura 50	Extensión latero-medial sagital del CS en <i>O.degus</i>	78
Figura 51	Plano sagital del CS en <i>O.degus</i>	79
Figura 52	Extensión dorso-ventral horizontal del CS en <i>O.degus</i>	80
Figura 53	Plano horizontal del CS en <i>O.degus</i>	81
Figura 54	Extensión rostro-caudal transversal del CS en <i>O.lunatus</i>	83
Figura 55	Plano transversal del CS en <i>O.lunatus</i>	84
Figura 56	Extensión latero-medial sagital del CS en <i>O.lunatus</i>	85
Figura 57	Plano sagital del CS en <i>O.lunatus</i>	86
Figura 58	Extensión dorso-ventral horizontal del CS en <i>O.lunatus</i>	87
Figura 59	Plano horizontal del CS en <i>O.lunatus</i>	88
Figura 60	Extensión rostro-caudal transversal del CS en <i>S.cyanus</i>	90
Figura 61	Plano transversal del CS en <i>S.cyanus</i>	91
Figura 62	Extensión latero-medial sagital del CS en <i>S.cyanus</i>	92
Figura 63	Plano sagital del CS en <i>S.cyanus</i>	93
Figura 64	Extensión dorso-ventral horizontal del CS en <i>S.cyanus</i>	94
Figura 65	Plano horizontal del CS en <i>S.cyanus</i>	95

Figura 66	Extensión rostro-caudal transversal del CS en <i>C.talarum</i>	97
Figura 67	Plano transversal del CS en <i>C.talarum</i>	98
Figura 68	Extensión latero-medial sagital del CS en <i>C.talarum</i>	99
Figura 69	Plano sagital del CS en <i>C.talarum</i>	100
Figura 70	Extensión dorso-ventral horizontal del CS en <i>C.talarum</i>	101
Figura 71	Plano horizontal del CS en <i>C.talarum</i>	102
Figura 72	Núcleo supraquiasmático en <i>O.degus</i>	104
Figura 73	Núcleo supraquiasmático en <i>O.lunatus</i>	105
Figura 74	Núcleo supraquiasmático en <i>S.cyanus</i>	106
Figura 75	Núcleo supraquiasmático en <i>C.talarum</i>	107
Figura 76	Núcleo medial terminal en <i>O.degus</i>	109
Figura 77	Núcleo medial terminal en <i>O.lunatus</i>	110
Figura 78	Núcleo medial terminal en <i>S.cyanus</i>	111
Figura 79	Núcleo medial terminal en <i>C.talarum</i>	112
Figura 80	Volumen estandarizados del GLd contralateral	117
Figura 81	Volumen estandarizados del GLd ipsilateral	118
Figura 82	Volumen estandarizados del CS contralateral	119
Figura 83	Volumen estandarizados del CS ipsilateral	120
Figura 84	Volumen estandarizados del SQ contralateral	121
Figura 85	Volumen estandarizados del SQ ipsilateral	122
Figura 86	Esquema del GLd de roedor	135
Figura 87	Esquema del CS en la ardilla de tierra	140
Figura 88	Cráneos de primates	15

LISTA DE ABREVIATURAS

AC	Area centralis
GLd	Geniculado lateral dorsal
CS / TO	Colículo superior / Tectum óptico
NSQ	Núcleo supraquiasmático
NMT	Núcleo medial terminal
SOA	Sistema óptico accesorio
PRT	Pretectum
GLv	Geniculado lateral ventral
OPT	núcleo Óptico principal del tálamo
Qo	Quiasma óptico
TrO	Tracto óptico
OM	Óculo motor
SZ	Stratum zonale
SGS	Stratum griseum superficiale
SO	Statum opticum
SGI	Stratum griseum intermedium
SAI	Stratum album intermedium
SGP	Stratum griseum profundum
SAP	Startum album profundum
GC	Central grey

CGr	Células ganglionares retinales
CAd	Células amacrinas desplazadas
CTb	Subunidad b de la toxina del Cólera
DMSO	Dimetilsulfóxido
PB	Buffer fosfato
DAB	Diaminobencidina
IPSI	Ipsilateral
CONTRA	Contralateral
AL	Longitud axial
ED	Diámetro equatorial
HCO	Homeostasis del crecimiento ocular

Resumen

El sistema visual puede ser utilizado para comprender cómo se conservan y cómo cambian las estructuras neurales a lo largo de la historia evolutiva. Aves y mamíferos representan grupos largamente usados para este propósito. Las investigaciones muestran que diversas especies presentan rasgos estructurales asociados a sus respectivos hábitos visuales; animales nocturnos como la lechuza *Tyto alba* y el tarsio *Tarsier sp*, presentan una gran frontalización ocular. El número de fotorreceptores y células ganglionares retinales se ven aumentados en especies diurnas cuando se comparan con especies nocturnas. A su vez, las proyecciones centrales también se ven afectadas por los hábitos visuales; las especies nocturnas presentan un menor volumen relativo del colículo superior.

Para poder abordar la problemática sobre cuanto de lo que se observa en la estructura del sistema visual de vertebrados corresponde a la filogenia y cuanto a los hábitos visuales, es necesario estudiar especies estrechamente relacionadas en términos filogenéticos, y que posean hábitos visuales opuestos; e.g. diurno y nocturno.

Los roedores histricognatos pertenecientes a la familia Octodontidae –endémica de Sudamérica– posee especies con hábitos diurnos (*O. degus*), nocturnos (*O. lunatus*) y subterráneos (*S. cyanus*). Esta tesis propone establecer las diferencias y semejanzas estructurales del sistema visual de la familia Octodontidae –*Octodon degus*, *Octodon lunatus* y *Spalacopus cyanus*–, correlacionándolos con sus respectivos hábitos diurno, nocturno y subterráneo. Como grupo externo se utilizó a la especie diurna subterránea *C. talarum* de la familia Ctenomidae.

Los resultados muestran que el campo visual del representante nocturno *O.lunatus* posee un traslapamiento binocular (100°) aproximadamente el doble del tamaño de *O.degus*, *S.cyanus* y *C.talarum*. El mayor número de células ganglionares retinales se observa en la especie diurna *O.degus* con 180.000 cel./mm²; *O.lunatus* posee 108.000 cel./mm², *C.talarum* tiene 92.000 cel./mm² y *S.Cyanus* posee 72.000 cel./mm². En todas las especies estudiadas se encontró que la distribución de las CGr eran en forma de franja horizontal, con un decaimiento sostenido hacia las regiones periféricas. En los octodóntidos estudiados se observó una pequeña área retinal de mayor densidad o área centralis (AC); en *C.talarum* esta estructura no está desarrollada. En *O.lunatus* el AC se observó en regiones más centrales por sobre la cabeza del nervio óptico, en las demás especies (con AC) se encontró en regiones temporales de la retina. El pico máximo de densidad de CGr se encontró en *C.talarum* con 7000 cel./mm², *O.degus* junto con *S.cyanus* poseen 6000 cel./mm², en tanto *O.lunatus* tiene 4000 cel./mm². Se observaron seis proyecciones visuales centrales (paralelas) en todas las especies estudiadas. *O.degus* presentó el mayor tamaño relativo en el geniculado lateral dorsal (GLd) y colículo (CS) superior. En el roedor nocturno *O.lunatus* se observó un incremento del 500% en el volumen relativo de las proyecciones ipsilaterales al GLd y CS –comparado con las especies diurnas. En tanto en los representantes subterráneos se observó que las proyecciones ipsilaterales son tipo *traza* en el GLd y el CS. El núcleo supraquiasmático (NSQ) posee un mayor volumen relativo en el representante subterráneo *C.talarum*; dentro de la familia Octodontidae no se observaron diferencias significativas. El núcleo

medial Terminal (NMT) no presenta variaciones significativas en las especies estudiadas en esta tesis.

Basados en los resultados obtenidos y tomando en cuenta los datos de la literatura, concluimos que los diversos modos de vida afectan la estructura del sistema visual, en tanto el animal en cuestión sea un animal visualmente activo. La subterranidad se asocia con la pérdida de las estructuras asociadas a la visión binocular. La nocturnidad se asocia directamente con el aumento de las estructuras asociadas a la visión binocular al menos en los roedores estudiados; tomando en cuenta la literatura, esto se podría extender a otros mamíferos como los primates. Queda abierta la pregunta si es que esta asociación se puede generalizar a todos los amniotas.

Abstract

The visual system can be used to comprehend how neural structures change and how they are retained along evolutionary history. Birds and mammals have been used for this purpose. Research indicates that diverse species hold structural features in relation to their visual habits; nocturnal animals such as *Tyto alba* and the *Tarsier sp.* have huge ocular frontalization. The number of photoreceptors and retinal ganglion cells raise in diurnal species when compared to nocturnal ones. Central projections are also influenced by the visual habit; nocturnal species have less relative superior colliculus volume. To raise the problem of how much of what it is observed (in neural structures) belongs to phylogeny and how much to visual habits, it turns out necessary to study close related species (in phylogenetic terms) with opposite visual habits e.g. diurnal and nocturnal.

The histricognath rodents belonging to the Octodontidae family –endemic to south America– encompass diurnal species (*O.degus*), nocturnal (*O.lunatus*) and subterranean (*S.cyanus*). The dissertation proposes to establish the differences and similarities of neural visual structures of octodontids –*Octodon degus*, *Octodon lunatus* and *Spalacopus cyanus*–, correlating them with respective diurnal, nocturnal and subterranean habits. Diurnal species *C.talarum* (Ctenomidae) was used as external group.

The results show that visual field of nocturnal rodent *O.lunatus* has a binocular overlap of 100°, approximate double size of *O.degus*, *S.cyanus* and *C.talarum*. The higher number of ganglion cells it is observed in diurnal species *O.degus* with 180.000

cells/mm²; *O.lunatus* has 108.000 cells/mm², *C.talarum* has 92.000 cells/mm² and *S.cyanus* has 72.000 cells/mm². It has been found, in all species studied, that rGC distribute in a horizontal "visual streak" manner, with a sustained density declining to periphery. In all octodontids was observed a small high cell density area called area centralis (AC); this structure was not developed in *C.talarum*. In *O.lunatus*, AC was observed in more central regions of retina, above optic nerve head. In the other octodontid species, AC was found in temporal regions of retina. The maximum peak of rGC densities was found in *C.talarum* with 7000 cells/mm²; *O.degus* and *S.cyanus* posses 6000 cells/mm², and *O.lunatus* has 4000 cells/mm². Six central visual projections (in parallel) were observed in all species studied. *O.degus* present the higher relative volume in lateral geniculate nucleus (LGN) and superior colliculus (SC). In nocturnal rodent *O.lunatus* was observed an increase of 500% in the relative volume of ipsilateral projections to LGN an SC –compared to diurnal species–. In contrast, subterranean rodents posses only few terminals in LGN and SC. The highest relative volume of suprachiasmatic nucleus (SCN) was found in *C.talarum*. Medial terminal nucleus (MTN) had no statistically differences among species.

We conclude, based in the results obtained and taken into account literature, that different lifestyles do affect the structure of the visual system only if the animal is visually active. Subterranean visual habits are associated with loss of structures related to binocular vision. Nocturnality is directly associated with enhancing binocular structures at least in these rodents. Taken into account the literature, this observation could be extended to other mammals such as primates. It is an open question if this association can be generalized to all amniotes.

1. INTRODUCCIÓN

1.1. Neuroanatomía comparada

La neuroanatomía es una subdisciplina de la biología que busca dilucidar e interpretar la forma, la estructura y la ultra estructura del sistema nervioso y sus partes (Nieuwenhuys et al., 1998). Si los resultados de las investigaciones neuroanatómicas son puestos en un contexto comparado, entonces se puede comprender la historia evolutiva de las transformaciones neurales. Desde los albores, las investigaciones neuroanatómicas comparadas han intentado 1) determinar la naturaleza del cerebro del ancestro de los vertebrados, 2) reconstruir la historia filogenética del cerebro de los vertebrados y 3) establecer tendencias, reglas, principios o leyes, a partir de esa historia en particular (Nieuwenhuys et al., 1998).

1.2. Conservación y variación en el Sistema Visual.

El estudio comparado del sistema visual de vertebrados muestra una notable conservación filogenética de algunos de sus rasgos estructurales fundamentales, tales como la organización celular de la retina, y la presencia de seis proyecciones retino-centrales, entre las que destacan por su mayor desarrollo, la vía tectofugal, y la vía talamofugal (Ward et al., 2005, Nieuwenhuys et al., 1998). Al mismo tiempo, otros rasgos estructurales, tales como el tamaño y posición de los ojos, el número y distribución de las células ganglionares retinianas, y el desarrollo relativo de las distintas vías visuales, presentan una marcada variabilidad, no siempre correlacionada entre y dentro de los distintos linajes. Las observaciones muestran que estas variaciones se pueden asociar, en ciertos casos, con las conductas visuales y en otros con la filogenia de los diversos animales. Por ejemplo, las aves diurnas granívoras (columbiformes)

presentan ojos ubicados lateralmente, un gran número de células ganglionares retinales (CGr), y un gran desarrollo de la vía tectofugal (ver detalle en proyecciones centrales). Las aves rapaces nocturnas en cambio (strigiformes), presentan ojos notablemente frontalizados, un menor número de células ganglionares, y un desarrollo comparativamente mayor de la vía talamofugal (ver detalle en proyecciones centrales). Comparado con las aves, los mamíferos tanto diurnos como nocturnos, en general tienen un menor número total de CGr, y presentan un alto desarrollo de la vía talamofugal. A su vez, entre los mamíferos se encuentran diferencias en el énfasis de las proyecciones visuales: los roedores (rodentia: muridae), animales nocturnos de ojos laterales, presentan un menor desarrollo de la vía talamofugal comparado con los primates (catarrhini); animales diurnos de ojos muy frontalizados.

Los antecedentes expuestos, plantean la inquietud sobre cómo explicar las diferencias y semejanzas que se observan a lo largo del sistema visual, desde los ojos/retina hasta sus proyecciones centrales. ¿Con qué se correlaciona (y en qué grado) esta variación en los rasgos, con la filogenia y/o con los modos de vida? Para abordar este tipo de problemática, es necesario realizar un estudio **neuroanatómico comparado** de las estructuras neurales involucradas en el sistema visual, en tres niveles diferentes:

1) a nivel de la orientación de la órbita ocular, 2) a nivel de las estructuras retinales y 3) a nivel de las proyecciones centrales. A continuación entraremos a detallar los antecedentes descritos para estos tres niveles estructurales del sistema visual.

1.3. Orientación Ocular

En los vertebrados, las órbitas divergentes (ojos laterales) se asocian con campos visuales panorámicos, los que se caracterizan por presentar un traslapamiento binocular reducido –gris oscuro en figura 1. Las órbitas convergentes (ojos frontales) en cambio, se asocian con un mayor campo visual binocular –mayor traslapamiento binocular– como se ve en la figura 1 (Heesy, 2008).

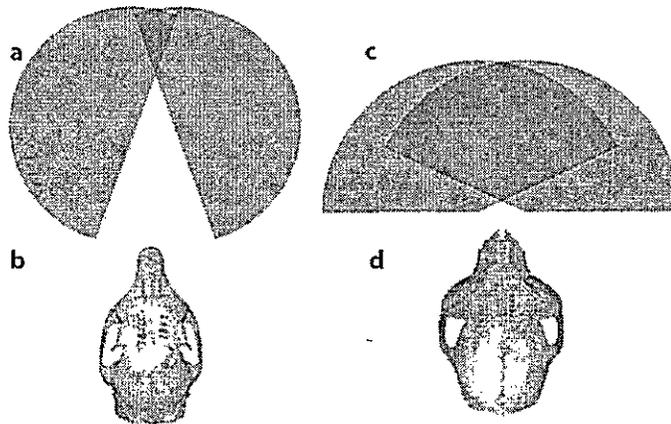


Figura 1. Relación entre la orientación de la órbita y el traslapamiento del campo visual. a) los campos visuales panorámicos están compuestos de una gran región monocular (gris claro), y una pequeña región de traslapamiento binocular (gris oscuro). b) cráneo de una ardilla *Sciurus carolinensis*; posee órbitas laterales y campos visuales panorámicos. c) animales que poseen un mayor grado de traslapamiento binocular (gris oscuro). La región monocular es menor que en los campos visuales panorámicos. d) cráneo de un primate *Propithecus verreauxi*; posee órbitas convergentes, y un mayor campo visual binocular. los cráneos no están a escala (Adaptado de Heesy 2008).

Diversas observaciones muestran que los taxa sujetos a un cierto grado de predación, como en el caso de los artiodáctilos, algunos perisodáctilos (équidos & tapíridos) y lagomorfos, tienen campos visuales panorámicos (Hughes 1977). En cambio, en los taxa que poseen conductas de caza, como los halcones y los felinos, los campos visuales se caracterizan por un alto grado de traslapamiento binocular. Sin embargo, las variaciones en la orientación de la órbita no sólo se correlacionan con la conducta trófica.

Está descrito que el hábito visual también es un factor determinante (Heesy 2008). Investigaciones en aves y mamíferos muestran que especies visuales de hábitos nocturnos o crepusculares presentan un mayor grado de frontalización de los ojos (Pettigrew, 1997; Heesy 2008). Esto se observa notablemente en aves como el Guácharo (Oilbird) –*Steatornis caripensis*–, el águila australiana –*Elanus scriptus*–, la lechuza –*Tyto alba*–, la gaviota nocturna *Larus furcatus* (de la Isla Galápagos); y en mamíferos, el Tarsero *Tarsius sp* y los zorros voladores *Nyctimene sp.* (Pettigrew, 1997). Basado en casos como los anteriormente expuestos, Pettigrew (1986) propuso que el mayor grado de frontalización ocular se correlaciona con la nocturnidad. El argumento se basa en que cuando un animal diurno con ojos laterales, ejecuta una tarea visual en condiciones de alta luminosidad, éste presenta una pequeña apertura del iris. La óptica en esta situación, deja pasar preferentemente rayos paraxiales, evitándose así la formación de aberraciones esféricas en regiones temporales de la retina, ver figura 2.

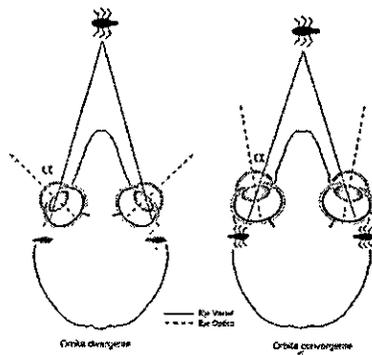


Figura 2. Diagrama esquemático que ilustra la relación entre la orientación del eje óptico, el eje visual y la órbita en un animal con órbita divergente u ojos laterales (izquierda), y uno con órbita convergente u ojos frontales (derecha). El esquema de la órbita divergente muestra la aberración esférica que se produciría en regiones temporales de la retina en un animal nocturno –con ojos laterales. Nótese que el ángulo que se forma entre el eje óptico y el eje visual se denomina ángulo alfa, el cual es menor en animales con ojos frontales. En este esquema no se detalla la aberración y la refracción de los rayos de luz. (Adaptado de Heesy 2008).

En condiciones de baja luminosidad en cambio, se induce una gran apertura del iris. Esta situación óptica permite el paso de rayos no paraxiales, produciendo un alto grado de aberración esférica en las regiones retinales alejadas del eje óptico (figura 2, Heesy 2007). Esto, sumado a la evidencia de que los animales nocturnos poseen lentes más grandes y mayores aperturas, que favorecen aún más la formación de aberraciones esféricas en las regiones alejadas del eje óptico, ha llevado a proponer que en los animales nocturnos visualmente activos los ojos se frontalizan, situando de este modo a las especializaciones retinianas (zonas de mayor densidad celular, ver sección siguiente) que miran a la zona del traslape binocular en regiones de la retina donde no se produzca aberración esférica (Pettigrew, 1986). En otras palabras, se reduce el ángulo entre el eje óptico y el eje visual –ángulo alfa– (Figura 2).

1.4. Retina

1.4.1 Número, distribución y tipo de Fotorreceptores

La retina (figura 3) de los vertebrados está compuesta de dos neuropilas, en las que se destacan tres tipos de células: los fotorreceptores (conos y bastones), las células bipolares y las células ganglionares. Estas últimas, son las que generan los potenciales de acción y las proyecciones centrales. En cada neuropila se distinguen además, dos tipos de células: las células horizontales que se ubican a nivel de la sinapsis entre el fotorreceptor y las células bipolares, y las células amacrinas, que se ubican a nivel de la sinapsis entre las células bipolares y las células ganglionares (ver figura 3).

Desde el punto de vista de los fotorreceptores, la retina de los vertebrados se considera dual, ya que contiene dos clases de fotorreceptores; conos y bastones. Los conos facultan la distinción cromática en condiciones de alta luminosidad –día–, y los

bastones se activan en condiciones de baja intensidad lumínica –noche/crepúsculo. Esta composición estructural genera que la gran mayoría de los vertebrados sean ciegos para la visión de colores en condiciones de baja intensidad lumínica –noche.

En los vertebrados se han descrito cuatro tipos de conos: un cono que absorbe longitudes largas ó LWS (long wave sensitive) con un λ_{\max} de 490-570nm, un cono que absorbe a longitud media ó Rh2 con un λ_{\max} 480-530 nm, y dos conos que absorben longitudes cortas o SWS (short wave sensitive), con valores de λ_{\max} de 355-450 nm para el SWS1, y con un λ_{\max} de 410-490 nm para SWS2 (Yokohama, 2000). Los bastones se caracterizan por ser de un solo tipo. Estos fotorreceptores absorben a una longitud de onda aproximada de 500 nm (Ebrey & Koutalos, 2001).

Los reptiles diurnos y las aves, se caracterizan por presentar una composición tetracromata en su retina, es decir, poseen los cuatro tipos de conos descritos (Yokohama 2000; Kelber et al., 2003). Por otro lado, la gran mayoría de los mamíferos son animales dicrómatas. Esta condición les permite establecer un mundo perceptual cromático basado en dos tipos de conos; los conos LWS, y los conos SWS. La excepción a la regla mamífero-dicromata se encuentra en los primates (catarrhini) y humanos.

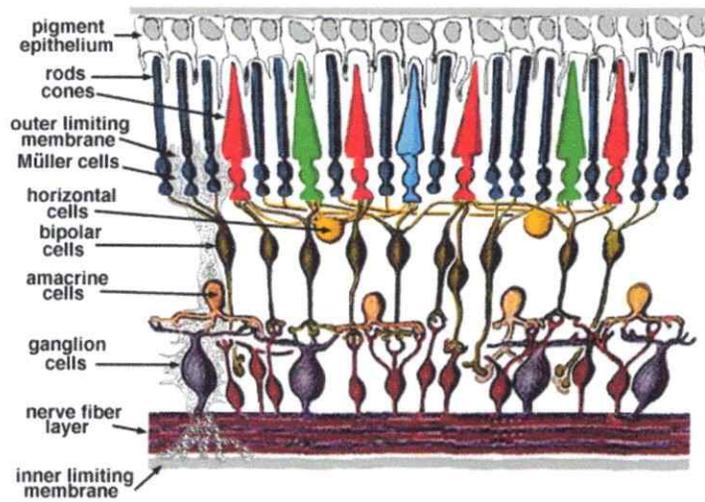


Figura 3. Esquema de una Retina típica de Vertebrados. Desde arriba hacia abajo del esquema, se observan los fotorreceptores, células horizontales, células bipolares, células amacrine y células ganglionares respectivamente. La luz en este esquema, proviene desde la parte de abajo. (<http://webvision.med.utah.edu/>)

En estos linajes, la retina posee una composición tricrómata, es decir, poseen tres tipos de conos: LWS, Rh2 y SWS.

A nivel de los fotorreceptores, las mayores diferencias estructurales se encuentran entre animales diurnos y nocturnos; esto se puede observar mirando la cantidad de conos –visión diurna– y bastones –visión nocturna/crepuscular– presentes en una retina. El animal nocturno tiene una menor proporción de conos en la retina comparado con el animal diurno. Los mamíferos nocturnos que habitan sobre la superficie, poseen una proporción de conos en un rango de 0,5-3%. La rata (*Rattus norvegicus*) –nocturna– posee un 1% de conos en su retina (Jacobs et al., 2003). Los animales diurnos y crepusculares poseen generalmente entre un 5-20% de conos en sus retinas. Notable es la situación en los mamíferos subterráneos como *Cryptomys anelli* y *Spalacopus cyanus* (*Cururo*), los cuales tienen una proporción de conos cercana al 10% en su retina (Peichl

et al., 2004; Peichl et al., 2005). Este porcentaje de conos sitúa a *Cryptomys anelli* y *Spalacopus cyanus* dentro de las especies diurnas y crepusculares, opuesto a lo que su modo de vida subterráneo –baja intensidad lumínica– intuitivamente sugiere. Los casos de mayores porcentajes de conos –en los roedores– se observan en *Octodon degus* –diurno–, el que posee un 30 % de conos y en la ardilla de tierra (*Spermophilus beecheyi*) –diurno– que tiene una proporción de conos de un 85 % (Jacobs et al., 2003).

Estudios de la distribución y densidad de los fotorreceptores, muestran variaciones espaciales en la retina en diversos grupos de animales; en primates por ejemplo, los conos se encuentran agrupados en áreas retinales concéntricas. En el chita, los conos poseen una distribución en franja horizontal ó “visual streak” (Anhelt & Kolb 2000) Figura 4.

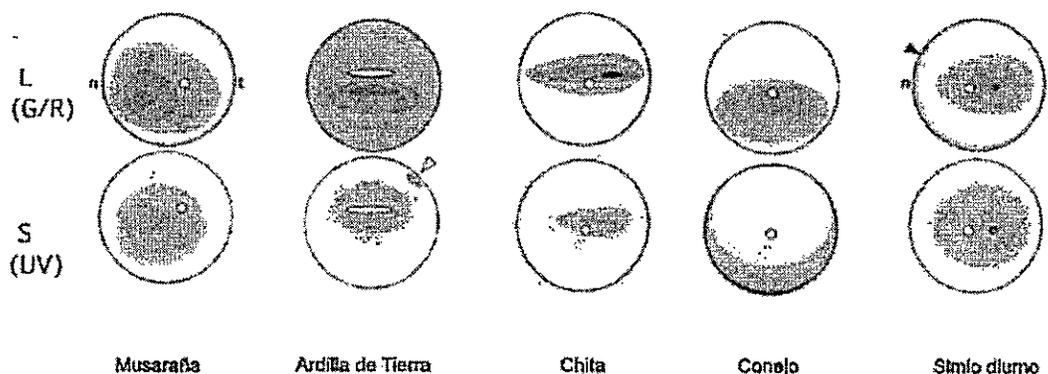


Figura 4. Distribución de los fotorreceptores L y S en la retina de algunos vertebrados. Nótese la distribución en franja de los receptores L en el chita, y la distribución concéntrica de los fotorreceptores L en el simio y la musaraña. (Adaptado de Kolb et al., 2000)

Los bastones, al igual que los conos, se distribuyen heterogéneamente en la retina. En animales como la zarigüeya (Opossum), el primate *Aotes trivirgatus* y el humano, la distribución es concéntrica (Kolb & Wang, 1985; Ogden, 1975, Livingstone, 2003).

1.4.2 Distribución, número y densidad de CGr

Las células ganglionares, son las células retinales que proyectan al cerebro y las únicas que generan potenciales de acción en la retina. Hasta el momento se han descrito morfológicamente 6 grupos de CGr (17 subtipos de CGr) en pollo (Naito & Chen, 2004) y 17 tipos de CGr en primates (Field & Chichilnisky, 2007; ver Figura 5). Las CGr presentan una distribución heterogénea en la retina de los vertebrados. Las CGr se pueden distribuir de manera concéntrica o en franja horizontal (ver figura 6).

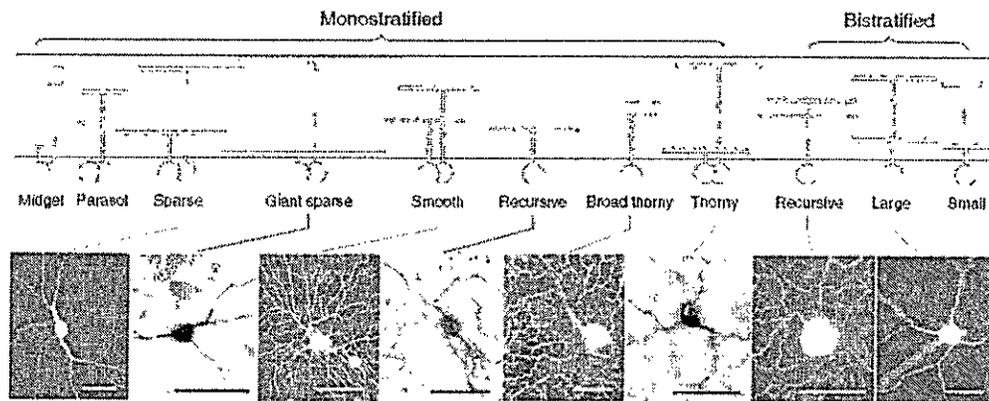


Figura 5. Representación paralela de las 17 diferentes tipos de CGr en primate. En la parte superior de la figura, se muestra un esquema de las distintas morfologías de las CGr; estas células pueden tener una arborización dendrítica mono o biestratificada en la capa interplexiforme interna (IPL). Las fotografías inferiores muestran CGr teñidas con Rodamina mediante la técnica de inyecciones retrógradas en los núcleos retinorecipientes en el geniculado lateral y el tectum. La barra representa 50 micrones. (Field & Chichilnisky, 2007).

En animales diurnos en general, estas distribuciones se correlacionan preferentemente con la distribución de los conos tipo LWS. Por otro lado, en animales nocturnos como el opossum y el primate *Aotes trivirgatus*, la distribución de CGr se asocia directamente con la distribución de los bastones (Kolb & Wang, 1985; Ogden, 1975). En las retinas con distribución concéntrica se observa, en algunos grupos, la presencia de una o dos foveas. Esta estructura corresponde a una pequeña porción de la

retina que contiene una alta densidad de conos carente de CGr. En algunas aves se ha descrito la presencia de una fovea central y/o una fovea temporal (Pettigrew, 1997). A su vez, en los mamíferos se ha observado la presencia de una fovea central sólo en las retinas de primates. En las retinas con distribución en franja horizontal se observa, en algunas especies, una pequeña región de alta densidad de CGr conocida como área centralis (AC). Estas estructuras (fovea y AC) constituyen el eje visual y el punto de máxima agudeza visual, y se ubican siempre en el área retinal correspondiente al traslape binocular (Pettigrew, 1986).

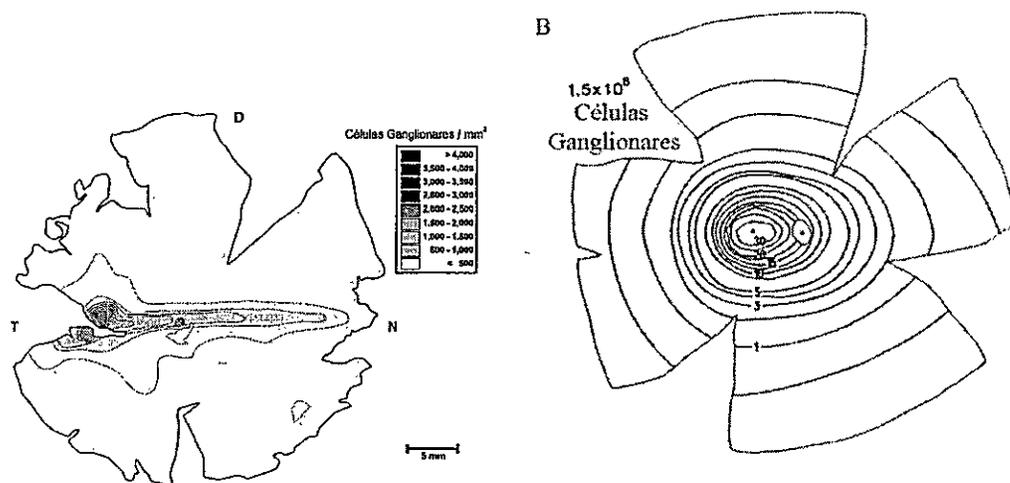


Figura 6. A) Mapa de isodensidad de una retina de la hiena manchada -*Crocota crocuta*. Nótese la clara presencia de una franja horizontal con un pico máximo localizado a lo largo del eje horizontal en la región temporal (Adaptado de Calderone, 2003). B) Mapa de isodensidad de un primate Macaco. Su distribución de CGr es concéntrica, el pico de mayor densidad se encuentra en regiones centrales de la retina (Adaptado de Provis et al., 1998). Las retinas no están a escala. T: temporal, D: dorsal, N: nasal.

Hugges (1977) propuso que la distribución de las CGr se correlaciona, en ciertos casos, con los hábitos visuales. Esto se observa en el caso de los roedores Histricognatos amazónicos como la **Paca** -*Cuniculus paca*, nocturno-, el **Capibara** -*Hydrochoerus hydrochaerys*, crepuscular-, y el **Agutí** -*Dasyprocta aguti*, diurno- (Oswaldo-Cruz et al., 1989; Figura 7). En estas especies se observa una distribución en franja horizontal de las

CGr. Nótese que en la especie diurna, el gradiente de decaimiento de la densidad en el eje dorso-ventral es más pronunciado comparado con el animal crepuscular y el animal nocturno.

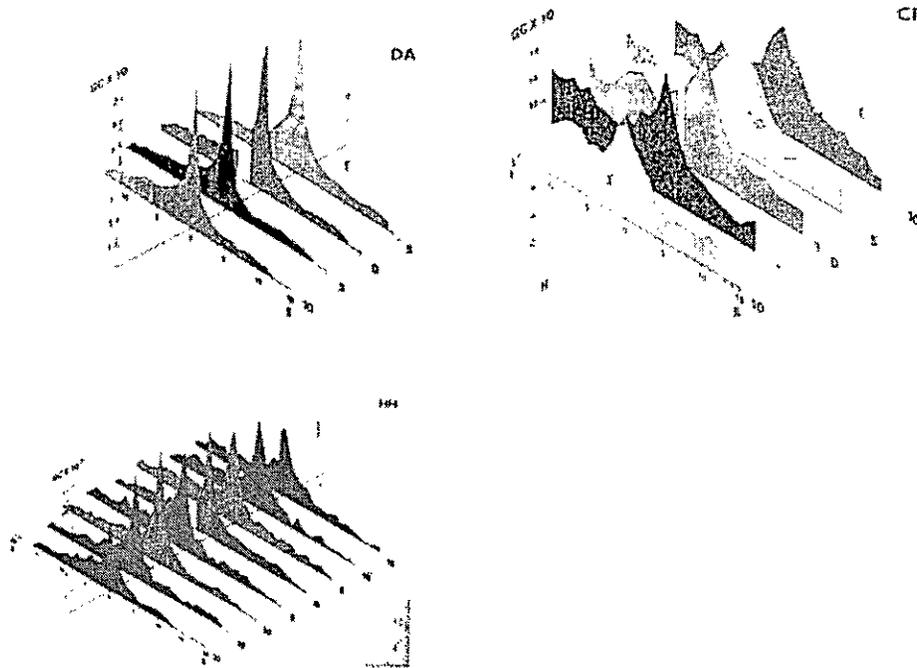


Figura 7. Gradiente de densidad de células ganglionares a lo largo de diferentes meridianos que cruzan la franja horizontal de Agutí (DA, diurno), Capibara (HH, crepuscular) y Paca (CP, nocturno). Las dimensiones espaciales a lo largo del eje naso-temporal y dorso-ventral, están dados en milímetros. La densidad está expresada en Células Ganglionares $\times 10^3 / \text{mm}^2$, para el Agutí, y en Células Ganglionares $\times 10^2 / \text{mm}^2$ para Capibara y Paca. El meridiano cero corresponde al que pasa por el disco óptico. (Oswaldo-Cruz et al., 1989).

En términos cuantitativos, la literatura muestra que hábitos nocturnos y diurnos también se correlacionan con diferencias en el número total y densidad de células ganglionares retinales –CGr. En la Paloma –*Columba livia*, diurna–, el número total de CGr es de 2.4 millones y la densidad máxima del área centralis (AC) temporal es de 40.000 células / mm^2 , en tanto en la lechuza –*Tyto alba*, nocturna– el número total es de 1.5 millones, y la densidad del AC temporal es de 12.500 células / mm^2 . En mamíferos

como la ardilla de tierra *Spermophilus beecheyi*, diurna– el número total es de 1.2 millones, y la densidad de CGr en AC es de 24.000 células / mm², en cambio en el gato – nocturno– el número total es de 200.000, y la densidad en AC es de 9.500 células / mm² (Brooks et al., 1999).

1.5 Proyecciones Retinales Centrales

Los axones de los 16 tipos de células ganglionares retinales descritos morfológicamente en mamíferos (Brooks, 1999; Lugo-García & Kicliter, 1988; Field & Chichilnisky, 2007), generan seis proyecciones paralelas al cerebro: 1) a los núcleos del sistema óptico accesorio –SOA– 2) al núcleo supra quiasmático –NSQ– 3) al pretectum –PRT– 4) al colículo superior –CS– 5) al geniculado lateral dorsal –GLd– y 6) al geniculado lateral ventral –GLv. Dentro de las seis proyecciones centrales, existen dos vías que se dirigen al telencéfalo: la vía **tálamo-fugal** (retina-tálamo-telencéfalo), y la vía **tecto-fugal** (retina-mesencéfalo-tálamo-telencéfalo, ver Figura 8).

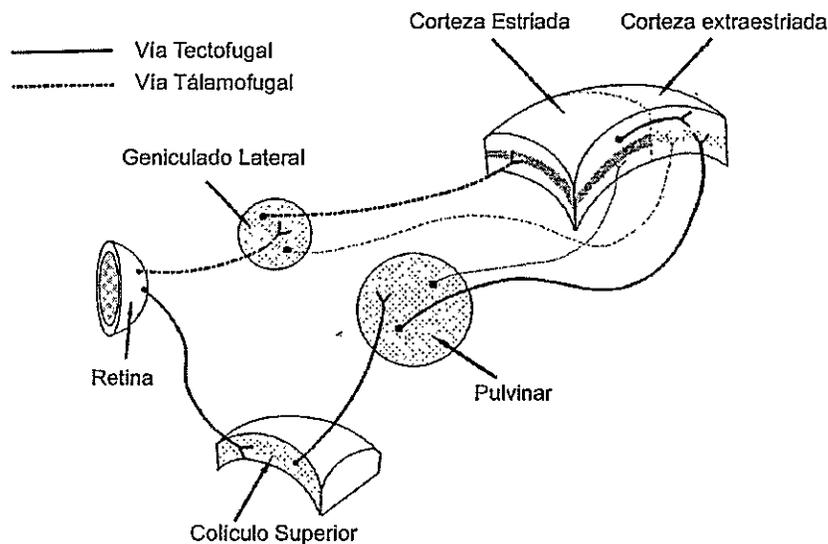


Figura 8. Proyecciones principales al telencéfalo: Vía tectofugal y talamofugal. (Adaptado de Buttler & Hodos, 1996).

En los vertebrados, cada proyección visual central se caracteriza por presentar componentes: a) contralaterales y b) ipsilaterales. En los mamíferos no primates, las proyecciones contralaterales predominan generalmente por sobre las proyecciones ipsilaterales, las que presentan un escaso desarrollo. En los roedores por ejemplo, la proyección central al núcleo medial terminal (NMT, perteneciente al SOA), es preferentemente contralateral. La proyección ipsilateral en cambio, es de tipo “fantasma”; sólo se observan pequeños grupos de terminales. El GLd de primates por otro lado, presenta una proyección ipsilateral bien desarrollada, equivalente al tamaño de la proyección contralateral.

1.5.1 Proyección talamofugal

El GLd es el núcleo retino-recipiente de la vía talamofugal. Este núcleo se encuentra estructurado en capas, las cuales están inervadas alternadamente por proyecciones contralaterales e ipsilaterales (ver figura 9). Estas capas se distinguen por el origen retiniano de las fibras que las aferentan. La capa monocular proviene de la zona monocular contralateral y la capa binocular proviene de la zona binocular contralateral e ipsilateral.

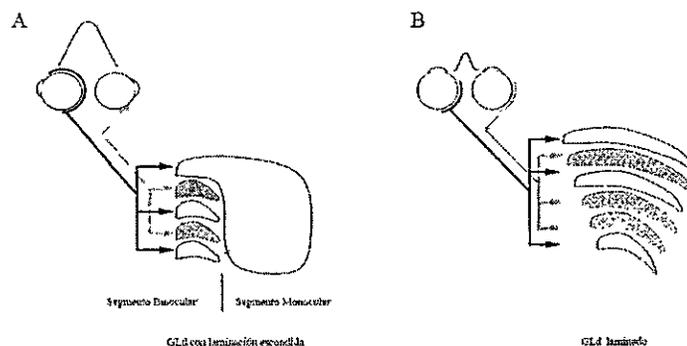


Figura 9.

En esta esquema “ideal” se observan las proyecciones contralaterales (nasales) e ipsilaterales (temporales) al GLd, en animales con ojos laterales (A) y frontales (B). La disparidad generada a partir de los ojos, se junta a nivel del GLd. Esta estructura, en animales con ojos frontales presenta una organización laminar, debido principalmente al intercalado de las fibras -contra e ipsi- entrantes (Adaptado de Nieuwenhuys, 1998).

En el GLd del gato han sido descritas cuatro capas, en primates seis (con algunas excepciones donde se han observado cuatro), y en la ardilla gris se han observado tres capas (Kaas et al., 1972). En el GLd de ratas, se ha descrito una "laminación escondida" (Reese, 1988). Este trabajo muestra que a pesar de no encontrarse una laminación conspicua, sí se encuentra una conservación del patrón de conectividad, alternado con una proyección ipsilateral y dos contralaterales de manera estrictamente topográfica, es decir, la laminación está presente de una manera "críptica". Esto genera que no se observe una laminación tan discreta como en los casos de primate y gato.

Entre los mamíferos, la presencia de proyecciones ipsilaterales alternadas con proyecciones contralaterales al GLd es una condición estructural fundamental para la funcionalidad de la visión en profundidad. En efecto, la visión binocular se hace físicamente posible debido a la separación horizontal que existe entre los ojos. Esto posibilita que un punto particular del espacio se perciba desde perspectivas levemente diferentes (disparidad ocular). Si un mamífero observa un estímulo definido dentro de su campo visual binocular, este objeto será percibido por la retina nasal del ojo izquierdo y la retina temporal del ojo derecho (ver figura 10). Las CGr que (como las del área centralis) tengan campos receptivos dentro de la zona de superposición binocular, y que además proyecten alternadamente (ipsi o contralateralmente) en la vía talamofugal, generarán una representación binocular, en capas alternas, (del estímulo) en el GLd derecho. Esto hace posible la estimación de la disparidad binocular, esto es, de la disparidad en la actividad evocada visualmente en las células de las capas alternas del GLd, que es la base de la visión en profundidad o estereoscópica (Nieuwenhuys, 1998; Pettigrew, 1986; Reese, 1988; Sanderson et al., 1969, Sanderson et al., 1971; Bishop et

al., 1986; Qian, 1997). ¿Existe alguna forma directa de correlacionar la visión binocular con alguna característica estructural de las proyecciones contralaterales e ipsilaterales? La literatura muestra que esta correlación es posible, pero no de cualquier forma. La proyección contralateral inerva capas binoculares y monoculares, lo que dificulta el criterio para establecer una correlación directa entre esta proyección y la visión en profundidad. La proyección ipsilateral por su parte, sólo inerva capas binoculares, razón por la que se le considera un estimador de la magnitud de la visión binocular en mamíferos (Pettigrew, 1986).

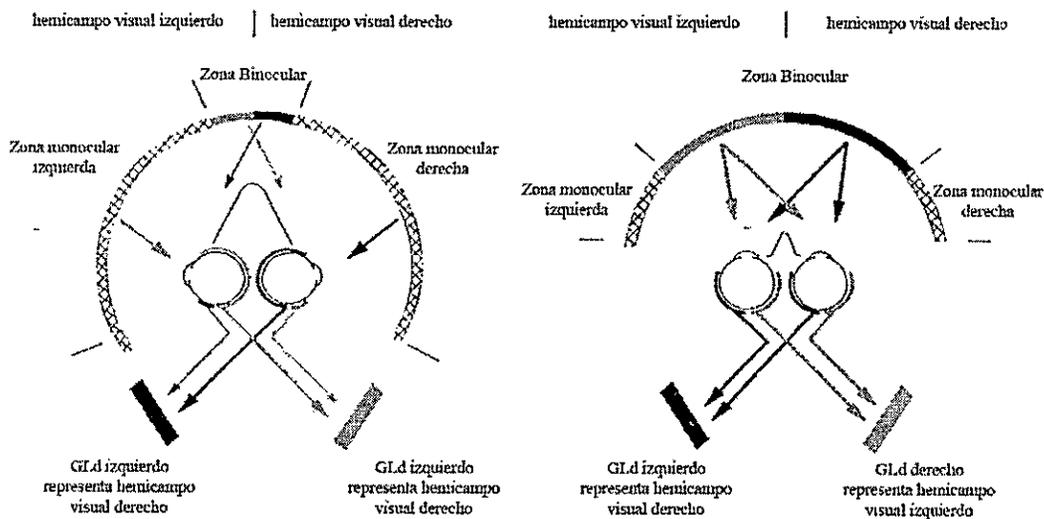


Figura 10. Campo visual monocular y binocular en animales con ojos laterales y frontales. Se observa la hemidecusación de las fibras y su correspondiente proyección al Genuculado lateral dorsal. (Adaptado de Nieuwenhuys, 1998)

1.5.2 Proyección tectofugal

El colículo superior (CS) es el núcleo retino-recipiente de la vía tectofugal. Este núcleo presenta una organización laminar. La literatura muestra que el CS en gato, la

ardilla de tierra y los primates, está compuesto de siete capas (Huerta & Harting, 1984; Major et al, 2003). La proyección al colículo proviene preferentemente de toda la retina contralateral, y los terminales se ubican en las capas superficiales del núcleo. La proyección ipsilateral se encuentra presente, aunque poco desarrollada si se compara con la proyección contralateral. Esta proyección ipsilateral, a diferencia de la proyección contralateral, se encuentra en regiones superficiales-profundas y rostrales del colículo. En la literatura se plantea que el borde rostral de la proyección ipsilateral al CS, se relaciona con el borde nasotemporal de la retina, es decir, el meridiano vertical; este punto representa el límite de decusación contra e ipsilateral de las CGr. A su vez, está descrito que las células presentes en esta región dorsal del CS responden a estímulos binoculares (Huerta & Harting, 1984).

1.5.3 Los hábitos visuales afectan el volumen del GLd y CS

Estudios comparados han mostrado que las estructuras neurales como el GLd y el CS poseen un mayor tamaño relativo en la ardilla de tierra (*Spermophilus beecheyi*, diurno) que en guinea pig (*Cavia porcellus*, crepuscular) (Tigges, 1970; Vaidya, 1965). La musaraña arborícola (*Tupaia glis*, diurna) posee un mayor volumen del CS comparada con el roedor mongoliano (*Microtus brandti*, nocturno) (Hilbig, 2000). Entre ardillas diurnas y nocturnas, se han descrito variaciones significativas en el CS; en la ardilla nocturna (*Glaucomys*), este núcleo es de menor tamaño que el de la ardilla diurna (*Citellus*). En este mismo trabajo, se observa que el GLd también presenta variaciones, el geniculado lateral de la ardilla nocturna presenta 4 capas (dos contra y dos ipsi), en cambio la representante diurna, tiene sólo tres capas (dos contra y una ipsi, Tigges, 1970).

Ejemplos de hábitos visuales que disminuyan considerablemente los volúmenes de las estructuras retinorecipientes han sido descritos para las especies subterráneas *Cryptomys ansellii* y *Spalax ehrenberghi*. En estas especies se observa que todas las proyecciones visuales, exceptuando la proyección al núcleo supraquiasmático (NSQ), se ven reducidas en tamaño, encontrándose principalmente proyecciones contralaterales (Nemec, 2004; Cooper, 1993).

1.6 Visión binocular funcional en los vertebrados

El traslape binocular es una condición necesaria aunque no suficiente para que un animal tenga visión binocular o visión en profundidad. En efecto, diversos estudios muestran que la visión binocular funcional requiere de la conjunción de las siguientes características estructurales (Pettigrew 1986, Hessey 2008):

- 1) la presencia de especializaciones retinales como una fovea o área centralis “que mira” a la región de traslape binocular (detalle en cap. retina). En las órbitas divergentes, las especializaciones celulares retinales (fovea o área centralis) se encuentran en regiones temporales de la retina. En las órbitas convergentes, estas estructuras se encuentran en regiones centrales de la retina, cercanas al eje óptico.
- 2) que las proyecciones retinales centrales, al menos las originadas en cada ojo desde el área centralis o fovea, converjan de modo retinotópico y superpuesto en algún núcleo o estructura central involucrada en la visión en profundidad. En aves la estructura cerebral involucrada es el Wulst visual en el telencéfalo dorsal, y en mamíferos es el núcleo retinorecipiente geniculado lateral dorsal del tálamo.

Independiente de los hábitos visuales, si el animal posee estos tres atributos, entonces se deduce que se está en presencia de una visión binocular funcional (Pettigrew 1986). La visión binocular funcional se ha demostrado tanto en especies con ojos frontales –primates– como en especies con ojos laterales –lagomorfo (Pettigrew, 1986).

1.7 El problema

En base a los antecedentes anteriormente mencionados, se puede afirmar, que los diferentes grupos de vertebrados –mamíferos y aves– presentan variaciones estructurales a lo largo de su sistema visual (retinales y centrales). ¿Cuánto de lo que se observa está influenciado por la filogenia y cuánto por el hábito visual ? ¿Qué tipo de variaciones presentan estas estructuras en especies estrechamente relacionadas? Estos problemas no resueltos, se pueden abordar estudiando especies filogenéticamente muy cercanas que tengan hábitos visuales marcadamente opuestos. Con este enfoque, se puede distinguir entre la influencia de la filogenia y del modo de vida.

1.8 Los roedores como grupo de estudio

Entre los diversos grupos de animales, los roedores se caracterizan por tener una propiedad interesante; constituyen uno de los órdenes más diversos, abundantes y distribuidos de la clase mamíferos. Estas características en su conjunto, los posiciona teórica y experimentalmente como un excelente grupo para abordar problemáticas sobre neuroanatomía comparada.

Los roedores histricognatos caviomórficos, pertenecientes a la familia Octodontidae –endémica de Sudamérica– (Figura 11), constituyen seis géneros monotípicos y dos politípicos.

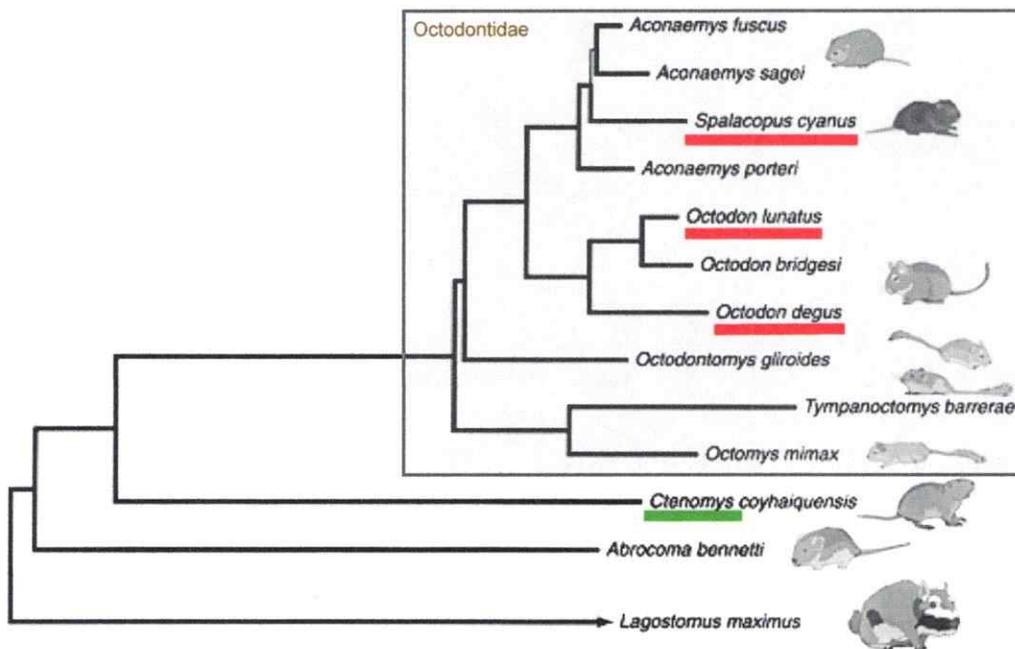


Figura 11 Árbol filogenético que muestra (en el encuadre gris) la filogenia de la familia Octodontidae. El subrayado verde indica el género del grupo externo que se utilizó en este estudio (Adaptado de Gallardo & Kirsh, 2001).

Los estudios filogenéticos muestran que estos grupos se han originado a partir de roedores generalistas, que conductualmente se ubicaban sobre la superficie (*Octodon spp.*), desde donde han diversificado hacia especies fosoriales (*Aconaemys*), desérticas (*Octomys*, *Octodontomys*, y *Tympanoctomys*), subterráneas estrictas (*Spalacopus*) y nocturnas (*Octodon lunatus* y *Octodon bridgesi*) (Gallardo & Kirsh, 2001; Honeycutt et al., 2003).

En Chile, la familia Octodontidae está representada por especies que se distribuyen desde regiones costeras hasta alturas de 3500 metros s.n.m. Dentro de esta familia se encuentran especies diurnas (*Octodon degus*), nocturnas (*Octodon bridgesi* y *Octodon lunatus*) (Chávez, 2003) y subterráneas (*Spalacopus cyanus*) (Begall & Gallardo, 2000). La gran diversidad conductual –modos de vida / hábito visual– de esta

familia, la sitúa como un excelente grupo para el estudio comparado del sistema visual en especies estrechamente relacionadas –en términos filogenéticos. Esta situación particular, se puede interpretar como un experimento natural sobre las transformaciones estructurales de las vías visuales, ya que especies filogenéticamente muy cercanas –una misma familia–, poseen conductas visuales notablemente diferentes. Ejemplos como estos, sólo han sido descritos para ciertos grupos de mamíferos como ardillas (Tigges, 1970; Vayda 1965), roedores amazónicos (Silveira et al., 1988), lobos y canes (Peichl, 1992a; Peichl 1992b). Estos estudios han sido importantes, ya que muestran cuál es el punto de partida para comprender la relación entre el hábito visual y los componentes estructurales del sistema visual.

En este trabajo, hemos elegido estudiar el sistema visual de roedores pertenecientes a una misma familia. Nos interesa comprender las influencias de la filogenia y los modos de vida en la orientación ocular, especializaciones retinales, y proyecciones centrales. El propósito de esta tesis es, por tanto, establecer una correlación entre posibles diferencias estructurales en el sistema visual de roedores, y los respectivos hábitos visuales diurno, nocturno y subterráneo de *Octodon degus*, *Octodon lunatus*, y *Spalacopus cyanus* respectivamente.

2 HIPÓTESIS

Hipótesis nula:

no existen variaciones estructurales en el sistema visual de los roedores octodóntidos.

Hipótesis alternativa:

Las diferencias estructurales a lo largo del sistema visual de *Octodon degus*, *Octodon lunatus*, y *Spalacopus cyanus*, se deben a sus respectivos hábitos diurno, nocturno y subterráneo. En particular, se espera que: a) el hábito visual nocturno aumente el desarrollo de la vía visual involucrada en la visión binocular: desde la orientación de la órbita, la posición del AC, hasta sus respectivas proyecciones centrales, y b) que el hábito visual subterráneo disminuya el desarrollo del sistema visual en alguna de las seis proyecciones centrales.

2.1 Objetivo general

Determinar las diferencias y semejanzas estructurales a lo largo de las vías visuales de *Octodon degus*, *Octodon lunatus* y *Spalacopus cyanus*.

2.1.2 Objetivos específicos

- 1) Establecer el grado de frontalización de los ojos.
- 2) Determinar el número total y la distribución de células ganglionares retinales (GCr).
- 3) Determinar el volumen relativo y la laminación de las estructuras retino-recipientes tálamo y tectofugales.

3 METODOLOGÍA

3.1 Animales

El proyecto propone realizar experimentos neuroanatómicos en tres especies de los roedores Hystricognathi pertenecientes a la familia Octodontidae, los que han sido seleccionados por su cercanía filogenética, su prominente sistema visual, y sus diversas conductas visuales –diurno, nocturno y diurno-subterráneo.

Octodon degus es un roedor de hábito diurno en invierno, y diurno-crepuscular en verano, se localiza sobre la superficie. *Octodon lunatus* es un roedor de hábito preferentemente nocturno, y se distribuye sobre la superficie. *Spalacopus cyanus* (comúnmente nombrado *Cururo*) posee un hábito diurno en la naturaleza, localizándose subterráneamente en túneles y galerías (Begall & Gallardo, 2000). Estas tres especies se encuentran distribuidas en territorio chileno.

Como grupo externo se utilizó a *Ctenomys talarum* (comúnmente nombrado *Tuco Tuco*), roedor diurno subterráneo (Busch et al., 2000) perteneciente a la familia Ctenomidae.

Utilizamos un total de 20 animales (machos y hembras): 8 Degus, 6 Lunatus, 3 Cururos y 3 Ctenomys. *O.degus* fue capturado en el sector de Rinconada (RM). *O.lunatus* y *S.cyanus* fueron capturados en los molles (V región). *C.talarum* se capturó en Buenos Aires / Argentina. Los animales fueron mantenidos en el vivero del laboratorio de Neurobiología y Biología del Conocer con un ciclo de luz-día natural.

Los permisos de captura e internalización para los animales en estudio fueron autorizados por el SAG. Todos los procedimientos experimentales fueron desarrollados con protocolos internacionales de manejo de animales.

3.2 Medición de Campos Visuales

Se midieron los campos visuales de las cuatro especies en estudio mediante la utilización de un Campímetro y un Oftalmoscopio directo.

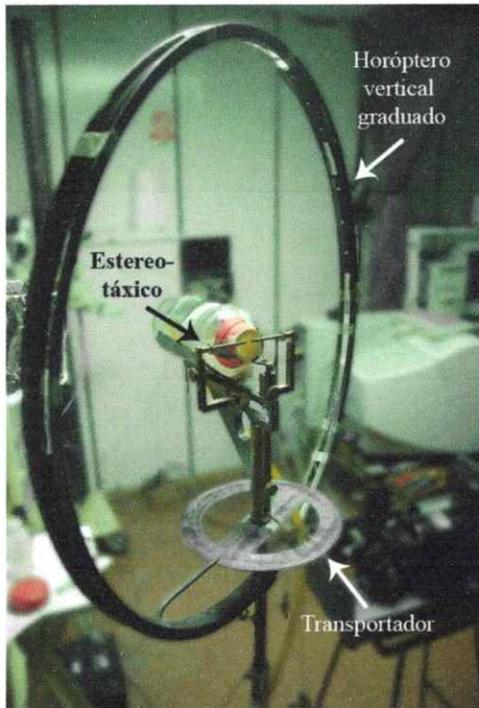


Figura 12. Campímetro con eje de rotación vertical utilizado en la medición de campos visuales.

Utilizamos tres animales de cada especie. Previo a la medición, los animales fueron anestesiados con una solución mezcla de Ketamina (120mg/kg) y Xylazina (4 mg/kg). Con el objetivo de paralizar el movimiento ocular durante la medición del campo visual, se realizaron inyecciones intraorbitales de una solución de Lidocaína con Uronidasa. Este método de paralización ocular es primera vez que se utiliza en el estudio de campos visuales en animales. La técnica fue desarrollada en conjunto con el Dr. Claudio Zúñiga, Oftalmólogo del Hospital Clínico de la Universidad de Chile.

Los animales fueron montados en un estereotáxico dentro del campímetro (Figura 12). Luego se procedió a nivelar el eje naso-temporal horizontal de los ojos (dado por los límites de la unión de ambos párpados) con el cero grado vertical del sistema de referencia. La dilatación pupilar se realizó utilizando gotas de atropina.

Las mediciones fueron realizadas midiendo los bordes nasales y temporales de cada ojo utilizando el oftalmoscopio directo, donde se usó la reflexión de la luz en la retina para establecer los límites anteriormente mencionados. Con estos datos se determinó la extensión del campo visual monocular para cada ojo. A partir de este resultado, pudo determinarse el campo visual binocular, que corresponde a la zona de superposición de los campos monoculares. El bajo número de individuos de cada especie, y la dificultad técnica de las mediciones, hicieron imposible obtener un mayor número de casos que permitieran hacer un análisis estadístico de los resultados de campos visuales. Por lo tanto, los resultados presentados corresponden a casos representativos.

Por conveniencia técnica (facilidad de construcción) en este estudio usamos un dispositivo de medición con un eje de rotación vertical. Pero, debido a que el sistema de referencia utilizado en la literatura corresponde a coordenadas obtenidas con un eje de rotación horizontal, los datos directamente obtenidos fueron convertidos matemáticamente a un sistema de coordenadas con el eje de rotación horizontal (figura 13). Esto se realizó mediante las siguientes ecuaciones:

$$\beta = \text{Arctg}[\text{tg}(E)/\cos(L)]$$

$$\alpha = \text{Arcsen}[\cos(E)\text{sen}(L)]$$

donde (Ver figura 13):

β representa el ángulo de elevación vertical del nuevo sistema de referencia

α representa el ángulo de rotación del nuevo sistema de referencia

E=ángulo de elevación vertical del sistema referencia campímetro

L= ángulo de rotación en el plano del campímetro.

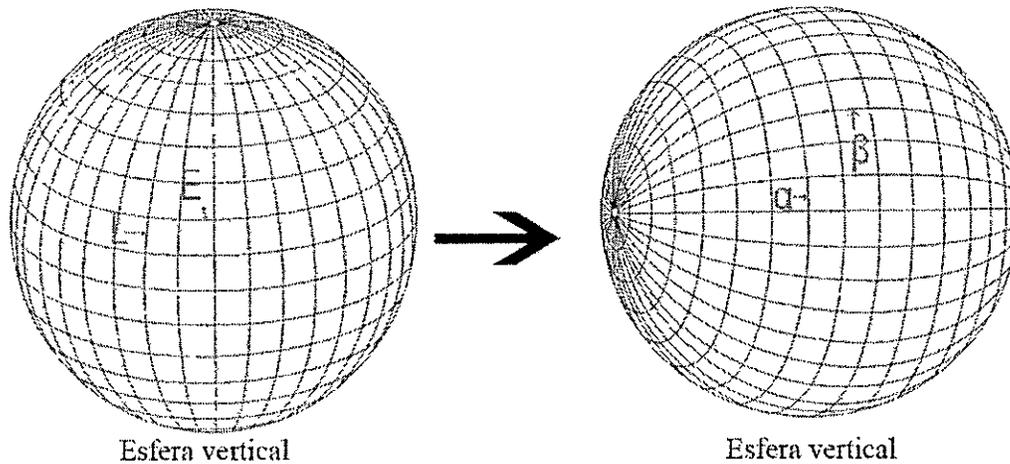


Figura 13. Muestra las esferas de representación. La esfera con eje vertical fue el sistema de referencia utilizado en las mediciones experimentales. Los datos obtenidos se convirtieron matemáticamente a una esfera de representación con el eje horizontal.

3.3 Conteo y distribución de CGr

Los animales estudiados (3 por cada especie) fueron anestesiados profundamente con una solución de Ketamina (120mg/kg) y Xylazina (4 mg/kg). Luego se procedió a profundirlos transcárdialmente con una solución de suero salino al 0.9% (500ml), seguido de paraformaldehído al 4% en buffer fosfato -PB- (400ml) como fijador. Durante la perfusión, se puso un *clamp* en la aorta descendente para facilitar la perfusión de los ojos. Una vez terminada la perfusión, se procedió a enuclear a los animales. A los ojos así obtenidos se les realizó un agujero en la cornea para luego post-fijarlos por cuatro horas en paraformaldehído 4%. Finalmente los ojos se almacenaron en PBS.

Se obtuvieron tres retinas por cada especie, las que fueron removidas y montadas en plano o "flat mounted", con la cara interna (células ganglionares) hacia el observador. Para observar las células de la capa de células ganglionares y su distribución, se utilizó la tinción de Cresyl Violeta. Una vez en el portaobjeto, las retinas fueron proyectadas sobre papel milimetrado, realizando un contorno de la retina. Este procedimiento se realizó en una escala de 1 a 20 milímetros. Posteriormente en el microscopio óptico se realizó un conteo, cada 1 mm tanto en el eje horizontal como el vertical, de diferentes regiones de la retina. En las regiones donde se ubicó el área centralis, los muestreos fueron cada 0.5 mm. Las coordenadas usadas corresponden a las obtenidas de la retina contorneada en el papel milimetrado. Finalmente se construyó un mapa de isodensidad de la capa de células ganglionares retinales (CGr). Está descrito (Peichl, 1992) que la capa correspondiente a las CGr también contiene células amacrinas desplazadas (CAAd). Estas células no se pueden distinguir de las CGr con la metodología utilizada. Por lo tanto, los mapas de isodensidad representan tanto a las CGr como a las CAAd. Las densidades de las células en la capa de las CGr, se mapearon como curvas de densidad o desnivel. Cada curva representa el límite de densidad en rangos de a 1000 cel/mm^2 . Bajo densidades de 3000 cel/mm^2 no se trazaron curvas desnivel.

Los mapas obtenidos fueron escaneados y procesados en Adobe Photoshop CS3 extended; estimándose (previa calibración del sistema de medición) el área de cada curva de isodensidad y el área total retinal. El número total de células en la capa de CGr, se obtuvo mediante la suma del número promedio de cada curva de isodensidad multiplicado por su respectiva área.

Debido al bajo número de animales disponibles, no se pudieron obtener retinas suficientes para realizar un análisis estadístico de los datos. Por lo tanto, los resultados presentados corresponden a muestras representativas de las especies estudiadas.

3.4 Volumen relativo de los terminales retinianos

La estimación del volumen de los terminales retinianos se realizó mediante inyecciones intraoculares del trazador neuronal CTb (*Cholera Toxin subunit b*, List Biological Laboratories). Para este fin, los animales fueron anestesiados con una solución mezcla de ketamina (120mg/kg) y xylazina (4mg /kg) intraperitoneal. Previo a la inyección intraocular se les aplicó anestésico local en la órbita. Después de unos minutos, se les colocó una gota de atropina para dilatar la pupila. Las inyecciones intraoculares fueron realizadas con una jeringa Hamilton de 10 μ L acoplada a una aguja de 29-G. Se procedió a inyectar –en un solo ojo– 12 μ L de una solución compuesta de trazador neuronal anterógrado / retrógrado CTb 0,5% y DMSO 1% (dimetilsulfóxido) diluido en PBS 0.1 M. El DMSO se utilizó para facilitar la difusión del trazador en el humor vítreo. Las inyecciones se realizaron en dos direcciones opuestas –hacia temporal y nasal– a lo largo del eje horizontal, para así lograr abarcar el mayor área retinal posible. Mediante el uso del oftalmoscopio se verificó la presencia de la aguja en el interior del ojo.

Luego de una sobrevida de 6 días, los animales fueron anestesiados intraperitonealmente con ketamina / xylazina. Posteriormente se les administró 0.1 ml de heparina intracardial. Finalmente se procedió a perfundirlos transcardialmente con suero salino –500ml– y paraformadehído –400ml– al 4% en PB.

El cerebro, una vez extraído, se dejó 4 horas en fijador, para luego ser trasladado a una solución crioprotectora de sacarosa al 30% por 6 días.

Se obtuvieron cortes de 30 μm de espesor con un micrótomo de congelación en los planos transversal, sagital y horizontal. Las cuatro series obtenidas para cada plano fueron destinadas a los siguientes tratamientos: a) tinción de Nissl b) inmunohistoquímica para CTb -DAB- c) inmunohistoquímica para CTb contrateñido con tinción de Giemsa.

Las series fueron montadas en portaobjetos gelatinizados, deshidratadas y cubiertas con cubreobjeto. El análisis histológico se hizo mediante el uso de microscopía óptica.

La medición de los volúmenes se realizó en la serie de CTb-Giemsa. Para realizar esto, se procedió a tomar fotografías de alta resolución con una cámara digital (30 Mega Pixeles) acoplada a un lente macro de 120mm. Estas imágenes fueron procesadas con el programa Photoshop CS3 extended y un computador MAC PRO Intel Xeon dual.

La medición de los volúmenes se realizó con el programa ImageJ (NIH), con el que, y previa calibración de la imagen, se procedió a medir el área de los terminales retinianos de cada corte. Esto se realizó en una serie de fotografías alineadas en un "stack" en el programa ImageJ. Posteriormente se utilizó un "plugin" escrito para ImageJ que se descarga de la siguiente página: <http://rsb.info.nih.gov/ij/plugins/>. Este plugin calcula el volumen total de todas las áreas tomando en cuenta los datos del grosor del corte (30 μm) y la separación entre cada corte (120 μm).

3.4.1 Estadística de los Volúmenes Cerebrales

Los volúmenes obtenidos para cada núcleo, fueron estandarizados por volumen del cerebro total de cada individuo (volumen núcleo / volumen total del cerebro). El volumen total del cerebro fue obtenido del peso cerebral en gramos, el que fue convertido a volumen mediante la multiplicación del peso cerebral por la densidad del cerebro perfundido (1.036 g/mm^3 , Wylie & Iwaniuk, 2007).

La estadística se realizó utilizando el programa SPS. Para observar las diferencias entre los distintos grupos (degus, lunatus, cururo, tuco tuco) se utilizó estadística no paramétrica, debido a que el bajo "n" muestral, no permite que los datos satisfagan los supuestos de las pruebas. Primero se utilizó la prueba de Kruskal Wallis, para ver si existían diferencias significativas entre los grupos. Luego para identificar a los grupos que difieren significativamente, se utilizó Mann Whitney. Se consideró un $P \leq 0.05$ como un valor estadísticamente significativo.

4. RESULTADOS

4.1 Campos Visuales

Usando la metodología descrita en la sección anterior, se midió la extensión del campo visual en *Octodon degus*, *Octodon lunatus*, *Spalacopus cyanus* y *Ctenomys talarum*. Los resultados aquí presentados corresponden a muestras representativas para cada especie.

4.1.1 Campo visual monocular

El *Degus*, el *Cururo* y el *Tuco Tuco* presentan un campo monocular similar, con valores cercanos a los 170° de extensión naso-temporal. En el caso del *Lunatus*, se observó un campo monocular mayor, cercano a 190°. La diferencia existente entre el representante nocturno y las especies diurno-superficie / diurnos-subterráneos en el campo monocular, es de aproximadamente 20° por cada ojo (Figura 14). Presumiblemente, esta diferencia observada se deba a un mayor tamaño ocular del representante nocturno (*O.lunatus*).

Campo Visual Monocular

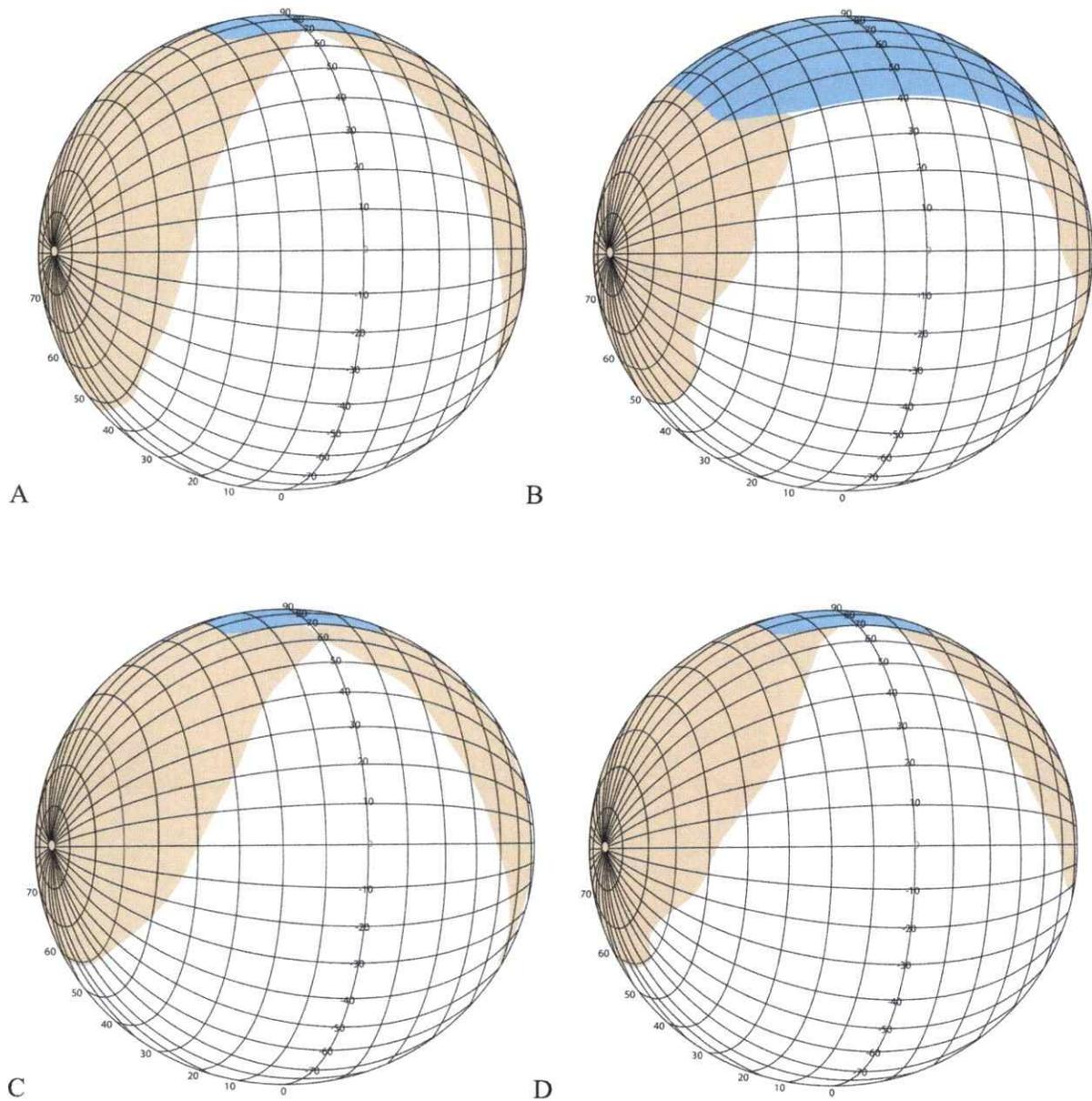


Figura 14.

Esfera de representación del campo visual monocular, vista caudo-lateral. A) *O. degus* B) *O. lunatus* C) *S. cyamus* D) *C. talarum*. Cada división representa 10°. Región azulada representa el traslapamiento binocular, región café representa campo visual monocular.

4.1.2 Campo Visual Binocular

Octodon degus presenta un máximo de 50° de traslapamiento binocular entre los 30° y 60° de elevación en el eje vertical. El menor grado de traslapamiento se encuentra a -10° en el eje vertical. Hacia la región dorso-caudal, el traslapamiento es de 45° y se extiende hasta los 110° en el eje vertical. Hacia la región rostro-ventral, el campo binocular se extiende hasta los -42° del eje vertical. El angostamiento del traslape binocular a -10° corresponde a la forma del hocico.

Octodon lunatus presenta un máximo de 100° de traslapamiento binocular entre los 50 y 70° de elevación en el eje vertical. El menor grado de traslapamiento se encuentra a -10° en el eje vertical. Hacia la región dorso-caudal, el traslapamiento es de 90° y se extiende hasta los 140° en el eje vertical. Hacia la región rostro-ventral, el campo binocular se extiende hasta los -45° del eje vertical. El angostamiento del traslape binocular a -10° corresponde a la forma del hocico.

Spalacopus cyanus presenta un máximo de 50° de traslapamiento binocular entre los 30 y 55° de elevación en el eje vertical. El menor grado de traslapamiento se encuentra a -15° en el eje vertical. Hacia la región dorso-caudal, el traslapamiento es de 40° y se extiende hasta los 110° en el eje vertical. Hacia la región rostro-ventral, el campo binocular se extiende hasta los -43° del eje vertical. El angostamiento del traslape binocular a -15° corresponde a la forma del hocico.

Ctenomys talarum presenta un máximo de 60° de traslapamiento binocular entre los 30 y 50° de elevación en el eje vertical. El menor grado de traslapamiento se

encuentra a -30° en el eje vertical, y corresponde al límite del traslapamiento en el eje rostro-ventral. Hacia la región dorso-caudal, el traslapamiento es de 40° y se extiende hasta los 110° en el eje vertical. *C.talarum* no presenta un angostamiento entre -10° y -15° .

Concordante con lo descrito para los animales nocturnos, el representante de hábitos escotópicos posee un campo visual binocular mayor que las especies diurnas. La diferencia existente entre el representante nocturno y las especies diurno-superficie / diurnos-subterráneos es de aproximadamente 50° (Figura 15).

Campo Visual Binocular

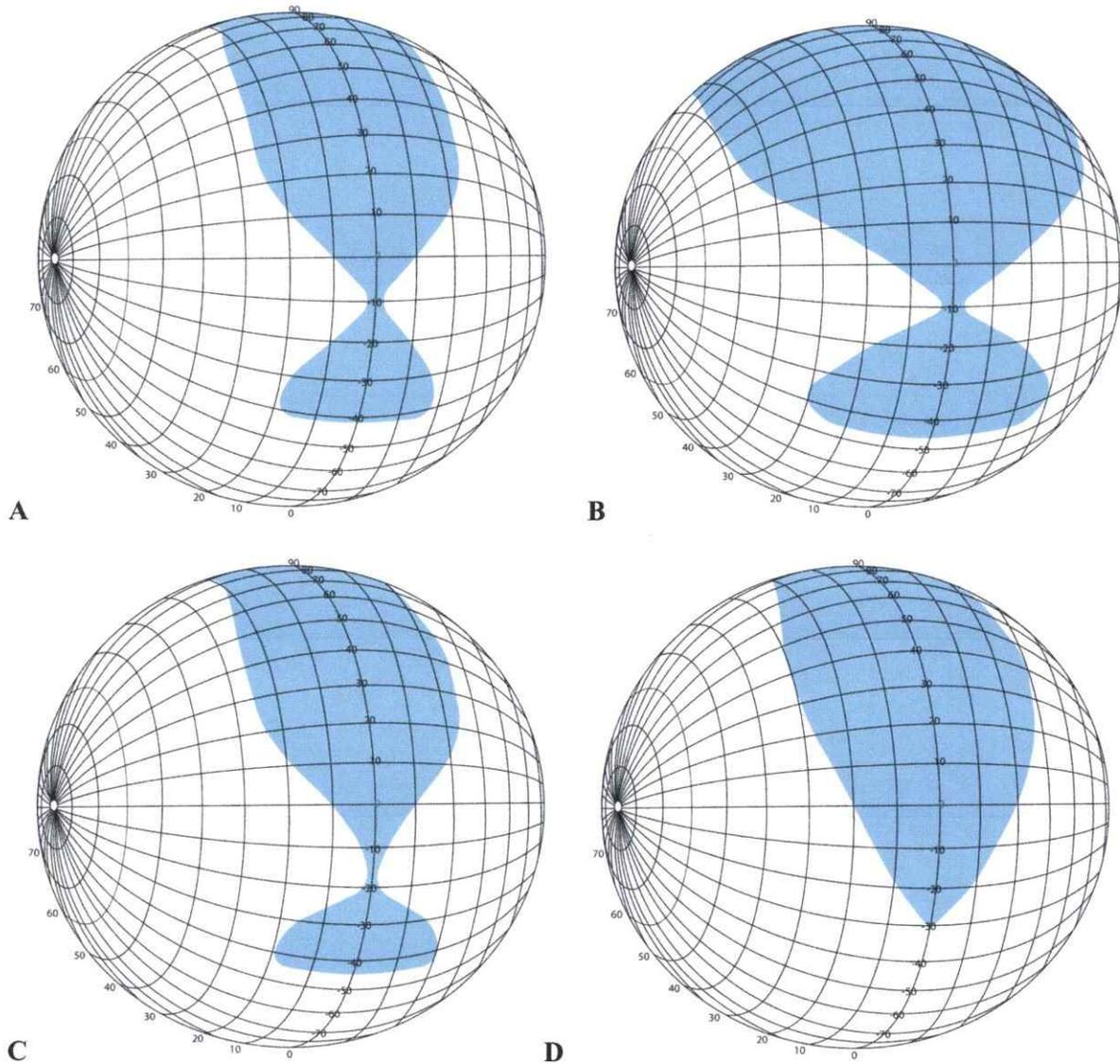


Figura 15. Esfera de representación del campo visual binocular, vista frontal. A) *O. degus* B) *O. lunatus* C) *S. cyanus* D) *C. talarum*. Cada división corresponde a 10°. Región celeste representa el traslapamiento binocular.

4.2 Distribución, número y densidad de células en la capa de CGr

4.2.1 Área de la retina y estimación del número total de células

O. degus posee una estimación total de 297.000 células (presentes en la capa de CGr) y un área retinal aproximada de 99.320 mm². *O. lunatus* en cambio, tiene un menor número total de células (180.000) y un área retinal levemente mayor (109.855 mm²). *S. cyanus* y *C. talarum* muestran valores celulares totales de 120.000 y 157.000 respectivamente. A diferencia del *Lunatus*, estos valores se distribuyen en áreas retinales considerablemente menores: 42.856 mm² (*Cururo*) y 52.463 mm² (*Tuco Tuco*). Si se realiza una razón entre número total de células por área retinal, se observa que sólo en la especie nocturna *Octodon lunatus* existe una disminución proporcional de células totales (presentes en la capa de CGr, ver tabla 1).

4.2.2 Distribución y densidad de CGr

Las CGr se encuentran distribuidas heterogéneamente en la retina de todas las especies estudiadas. En los individuos diurnos fue posible distinguir hasta 5 curvas de isodensidad (Figura 16, 18 y 19). Además, en estos animales se aprecia una conspicua franja horizontal de mayor densidad celular, de orientación naso-temporal, que se ubica por sobre la cabeza del nervio óptico. La densidad celular de esta franja varía entre 5000 cel/mm² (*Degus* y *Cururo*) y 7000 cel/mm² (*Tuco Tuco*). En el representante nocturno (*O. lunatus*) en cambio, sólo se pudieron distinguir 3 curvas de isodensidad (Figura 17). En esta especie se observa una franja visual menos desarrollada, que alcanza una densidad de 3000 cel/mm².

En las cuatro especies estudiadas, el decaimiento de la densidad celular de la capa de CGr es más pronunciado hacia las regiones dorsales.

4.2.3 Área centralis (AC): ubicación y tamaño

En todas las especies pertenecientes a la familia Octodontidae, se distinguió una pequeña región de máxima densidad celular o Área Centralis (AC). En contraste, en *Ctenomys talarum* (familia Ctenomidae) no se pudo distinguir un AC con los métodos utilizados.

El AC en *Octodon degus* y *Spalacopus cyanus* se encuentra en la región temporal de la retina a 2.75 mm y 2.25 mm de la cabeza del nervio óptico respectivamente. En contraposición, y como era de esperar para un animal nocturno, el AC de *Octodon lunatus* se encuentra en una posición más central o cercana al eje óptico, a 0.57 mm de la cabeza del nervio óptico (Figuras 16-19).

El AC en estas especies, tiene un área relativamente constante: *Degus* 1.01 mm² y *Lunatus* 0.99 mm². En *Cururo* se observa un menor tamaño (0.51 mm²), debido probablemente a su menor área retinal. Cuando se analiza el número de células presentes en el AC, en relación al número total de células, se observa que las tres especies de la familia Octodontidae presentan una razón similar (0.02, tabla 1). Los resultados sugieren que a pesar de la disminución de células totales en el representante nocturno, la proporción de células en el AC permanece constante. Esto implica que la constancia de la densidad del AC en el *Lunatus* se logra a expensas de otras densidades de la retina. En efecto, *O.lunatus* posee dos curvas de isodensidad menos que el resto de los animales

estudiados en esta tesis. Lo que significa que el decaimiento en la densidad de CGr es menos pronunciado en *O. lunatus*.

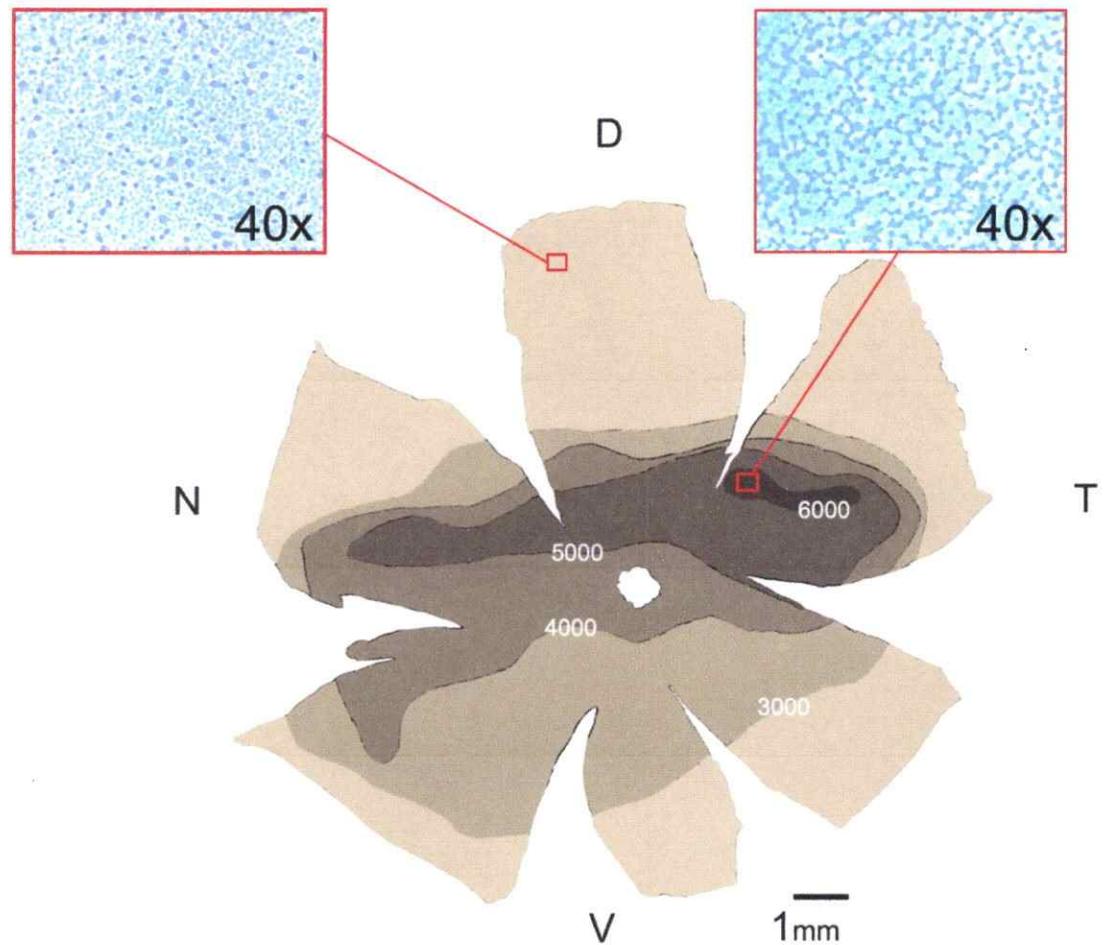


Figura 16

Mapas de isodensidad de retina derecha de *Octodon degus*. El área más oscura representa la mayor densidad de células por mm². Los insertos corresponden a fotografías de CGr en el área centralis (región de mayor densidad) y en la retina dorsal (área de menor densidad). D= dorsal, V= ventral, N= nasal, T= temporal.

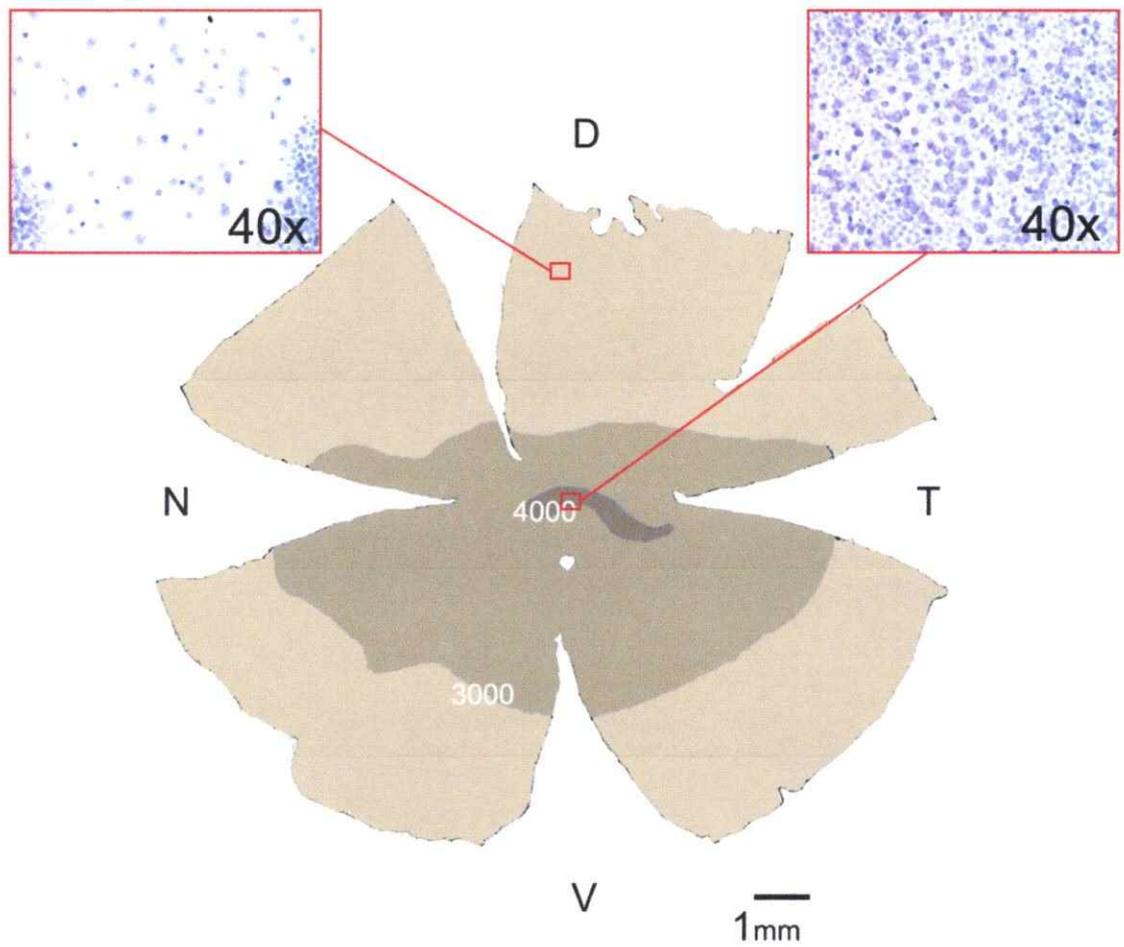


Figura 17

Mapas de isodensidad de retina derecha de *Octodon lunatus*. El área más oscura representa la mayor densidad de células por mm^2 . Los insertos corresponden a fotografías de CGr en el área centralis (región de mayor densidad) y en la retina dorsal (área de menor densidad). D= dorsal, V= ventral, N= nasal, T= temporal.

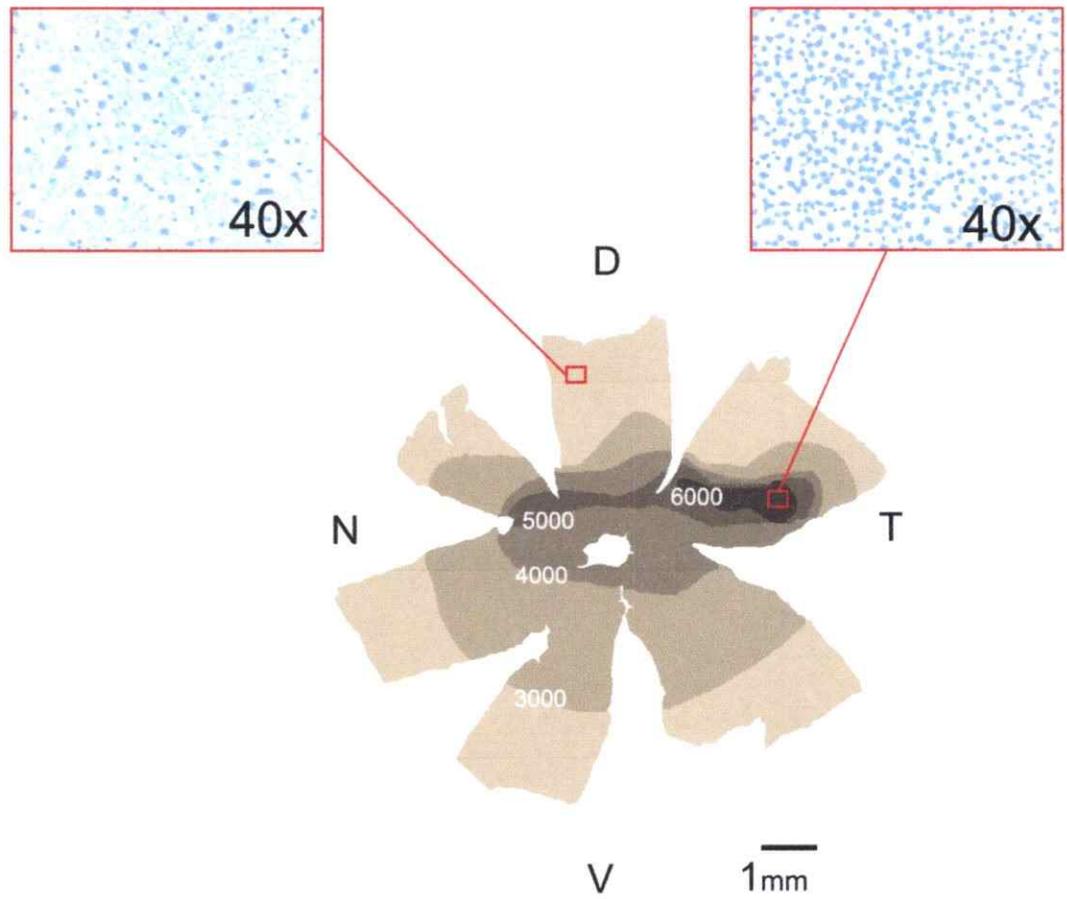


Figura 18

Mapas de isodensidad de retina derecha de *Spalacopus cyanus*. El área más oscura representa la mayor densidad de células por mm². Los insertos corresponden a fotografías de CGr en el área centralis (región de mayor densidad) y en la retina dorsal (área de menor densidad). D= dorsal, V= ventral, N= nasal, T= temporal.

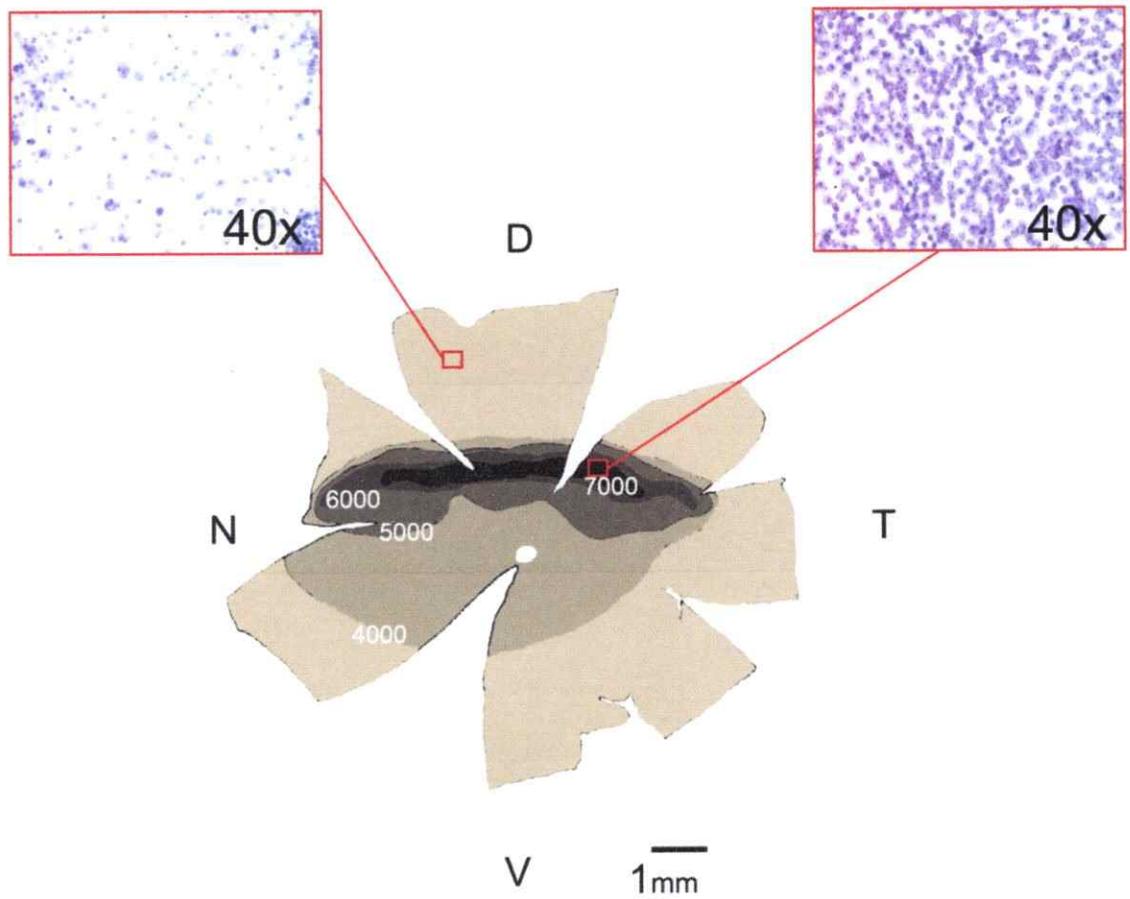


Figura 19

Mapas de isodensidad de la retina derecha de *Ctenomys talarum*. El área más oscura representa la mayor densidad de células por mm². Los insertos corresponden a fotografías de CGR en el área central (región de mayor densidad) y en la retina dorsal (área de menor densidad). D= dorsal, V= ventral, N= nasal, T= temporal.

ESPECIE	AREA RETINAL mm ²	AREA AC mm ²	N° CEL TOTALES EN AC	EST. TOTAL DE CAPA Cgr	N° CEL AC / N° CEL totales	N° CEL TOTALES / mm ²
<i>O. degus</i>	99.320	1.01	6060	297.000	0.020	2990
<i>O. lunatus</i>	109.855	0.99	3960	180.000	0.022	1638
<i>S. cyanus</i>	42.856	0.51	3060	120.000	0.026	2800
<i>C. talarum</i>	52.463	/	/	157.000	/	2992

Tabla 1.

Muestra valores estimados del área retinal total, área del AC, número total y del AC de células de la capa CGr en individuos representativos para cada especie.

ESPECIE	PICO DENSIDAD Capa CGr Cel /mm ²	FRANJA HORIZONTAL	AC
<i>O. degus</i>	6.384	SI	SI
<i>O. lunatus</i>	4.352	SI	SI
<i>S. cyanus</i>	6.320	SI	SI
<i>C. talarum</i>	7.552	SI	NO

Tabla 2.

Muestra los picos de densidad de la capa de CGr, y la presencia de una franja horizontal y la existencia de un AC en las especies estudiadas.

4.3 Proyecciones Centrales

Mediante inyecciones intraoculares del trazador CTb se determinaron las proyecciones visuales de las cuatro especies en estudio. Se pudo constatar que *O. degus*, *O. lunatus*, *S. cyanus* y *C. talarum* presentan las seis proyecciones visuales centrales descritas para los vertebrados: 1) geniculado lateral dorsal (GLd), 2) geniculado lateral ventral (GLv), 3) núcleo supra quiasmático (NSQ), 4) pretectum (PRT), 5) sistema óptico accesorio: núcleo medial terminal (SOA: NMT) y 6) colículo superior (CS). Ver figuras 20-23.

De las seis proyecciones observadas, primero analizaremos las dos proyecciones centrales principales: geniculado lateral dorsal (GLd) y colículo superior (CS), debido a sus implicancias en la visión binocular y monocular.

En todas las especies estudiadas se observaron proyecciones contralaterales tanto al GLd como al CS. Respecto de las proyecciones ipsilaterales, se observó que todas las especies presentan este tipo de proyección, aunque difieren considerablemente en su énfasis. El representante nocturno *Lunatus* es la especie con el mayor énfasis en las proyecciones ipsilaterales tanto al GLd como al CS. *Octodon degus* por su parte, presenta un énfasis significativamente menor. En tanto *Cururo* y *Tuco Tuco* presentan proyecciones ipsilaterales bastante disminuidas. El *Cururo* tiene una proyección ipsilateral menor al GLd (comparado con *Lunatus* y *Degus*), y al CS la proyección es traza, es decir, sólo un pocos axones proyectan al núcleo. *Tuco Tuco* es la especie que se ve mayormente afectada: ambas proyecciones centrales ipsilaterales son de carácter traza.

Octodon degus

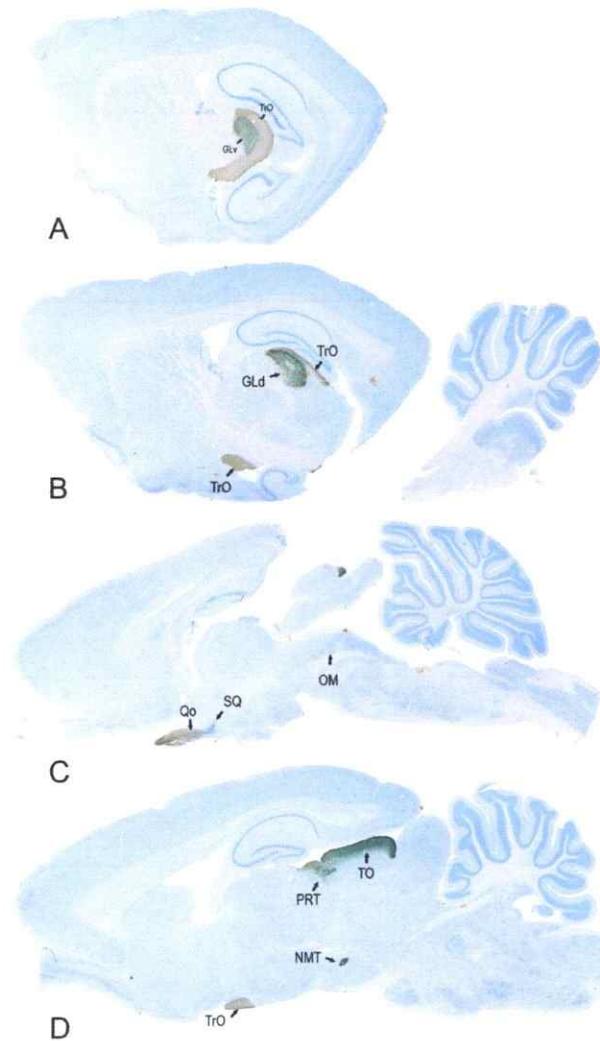


Figura 20

Vista sagital de secciones (30 μ m) cerebrales de *O. degus*. En negro (CTb) se observan las seis proyecciones visuales centrales. Secciones contrateñidas con tinción de Giemsa. A) GLv: geniculado lateral ventral, TrO: tracto óptico B) GLd: geniculado lateral dorsal. C) TO: tectum óptico, PRT:pretectum, NMT: núcleo medial terminal D) SQ: supra quiasmático, Qo: quiasma óptico.

Octodon lunatus

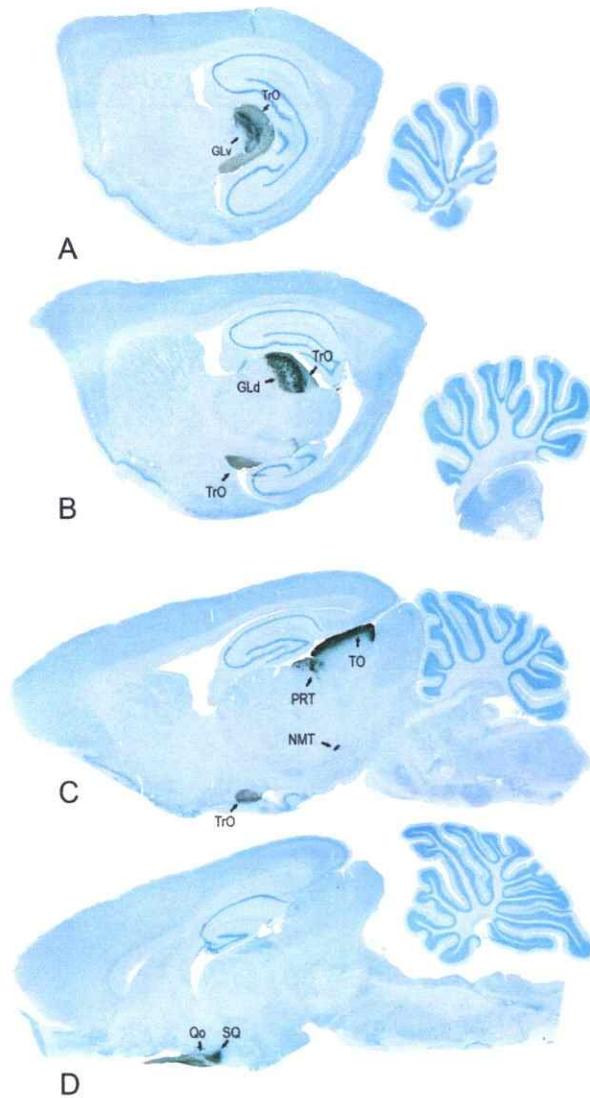


Figura 21

Vista sagital de secciones (30 μ m) cerebrales de *O.lunatus*. En negro (CTb) se observan las seis proyecciones visuales centrales. Secciones contrateñidas con tinción de Giemsa. A) GLv: geniculado lateral ventral, TrO: tracto óptico B) GLd: geniculado lateral dorsal. C) TO: tectum óptico, PRT:pretectum, NMT: núcleo medial terminal D) SQ: supra quiasmático, Qo: quiasma óptico.

Spalacopus cyanus

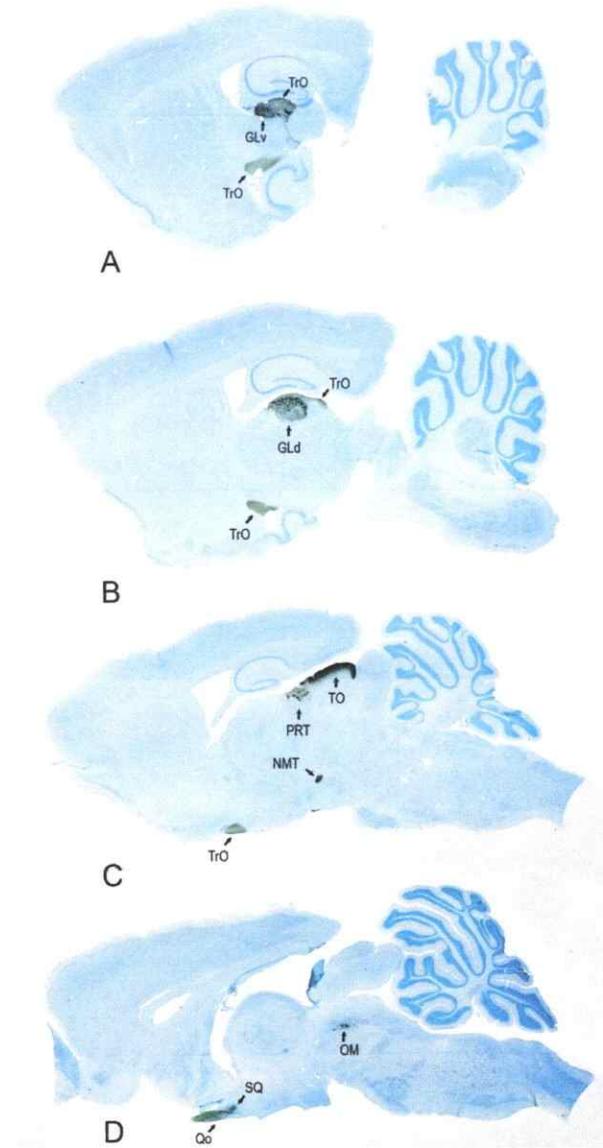


Figura 22

Vista sagital de secciones (30 μ m) cerebrales de *S.cyanus*. En negro (CTb) se observan las seis proyecciones visuales centrales. Secciones contrateñidas con tinción de Giemsa. A) GLv: geniculado lateral ventral, TrO: tracto óptico B) GLd: geniculado lateral dorsal. C) TO: tectum óptico, PRT:pretectum, NMT: núcleo medial terminal D) SQ: supra quiasmático, Qo: quiasma óptico.

Ctenomys talarum

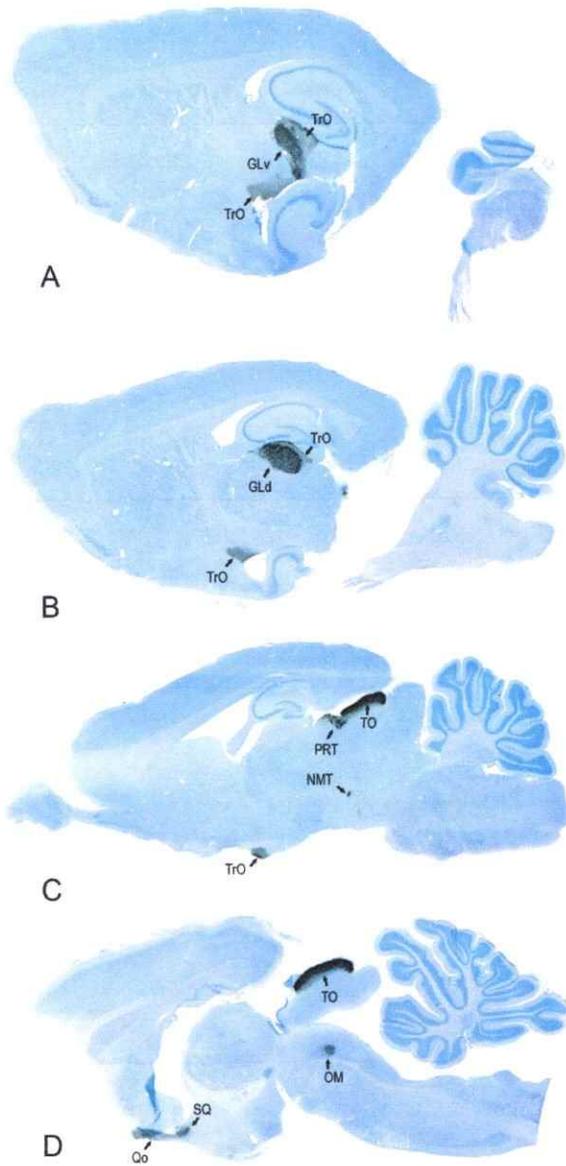


Figura 23

Vista sagital de secciones (30 μ m) cerebrales de *C.talarum*. En negro (CTb) se observan las seis proyecciones visuales centrales. Secciones contrateñidas con tinción de Giemsa. A) GLv: geniculado lateral ventral, TrO: tracto óptico B) GLd: geniculado lateral dorsal. C) TO: tectum óptico, PRT:pretectum, NMT: núcleo medial terminal D) SQ: supra quiasmático, Qo: quiasma óptico.

4.3.1 Geniculado Lateral Dorsal –GLd–

En los octodóntidos, las proyecciones retinales al GLd presentan un desarrollo normal comparado con otros mamíferos. Las proyecciones contralaterales abarcan todo el GLd. En tanto las proyecciones ipsilaterales, cuando están presentes, se encuentran en regiones rostrales y mediales del GLd. En las regiones caudales y laterales no hay indicios de proyecciones ipsilaterales.

En *Octodon degus* las proyecciones al GLd son contra e ipsilaterales. En la figura 24 se observa la extensión de la proyección en el eje rostro-caudal (1-5), en la 26 la extensión latero-medial y en la 28 la extensión dorso-ventral. En la figura 25, 27 y 29 se observa con mayor detalle las características del núcleo. Nótese que en el lado contralateral se observa una región con ausencia de terminales; esta región corresponde a la proyección ipsilateral del otro ojo. Lo interesante es que esta ausencia es aproximadamente del mismo tamaño que la proyección ipsilateral del otro ojo.

En la literatura se describe que el GLd de los roedores consta de tres capas o láminas: una externa contralateral que recibe proyecciones de toda la retina, una intermedia ipsilateral que recibe sólo de la región temporal de la retina, y una capa interna contralateral que recibe sólo de la región nasal de la retina. En estos experimentos, y en el caso particular del *Degus*, la discriminación de las diferentes capas no es tan evidente. Si se aprecia con cuidado, se puede ver (figura 25 y 29) que la región externa del GLd presenta una leve mayor densidad de terminales, sugiriendo la presencia de la capa externa contralateral. A su vez, en esta especie la proyección

ipsilateral es de tipo “parche”, por lo que no se puede clasificar como una capa propiamente tal, más bien, es una protocapa.

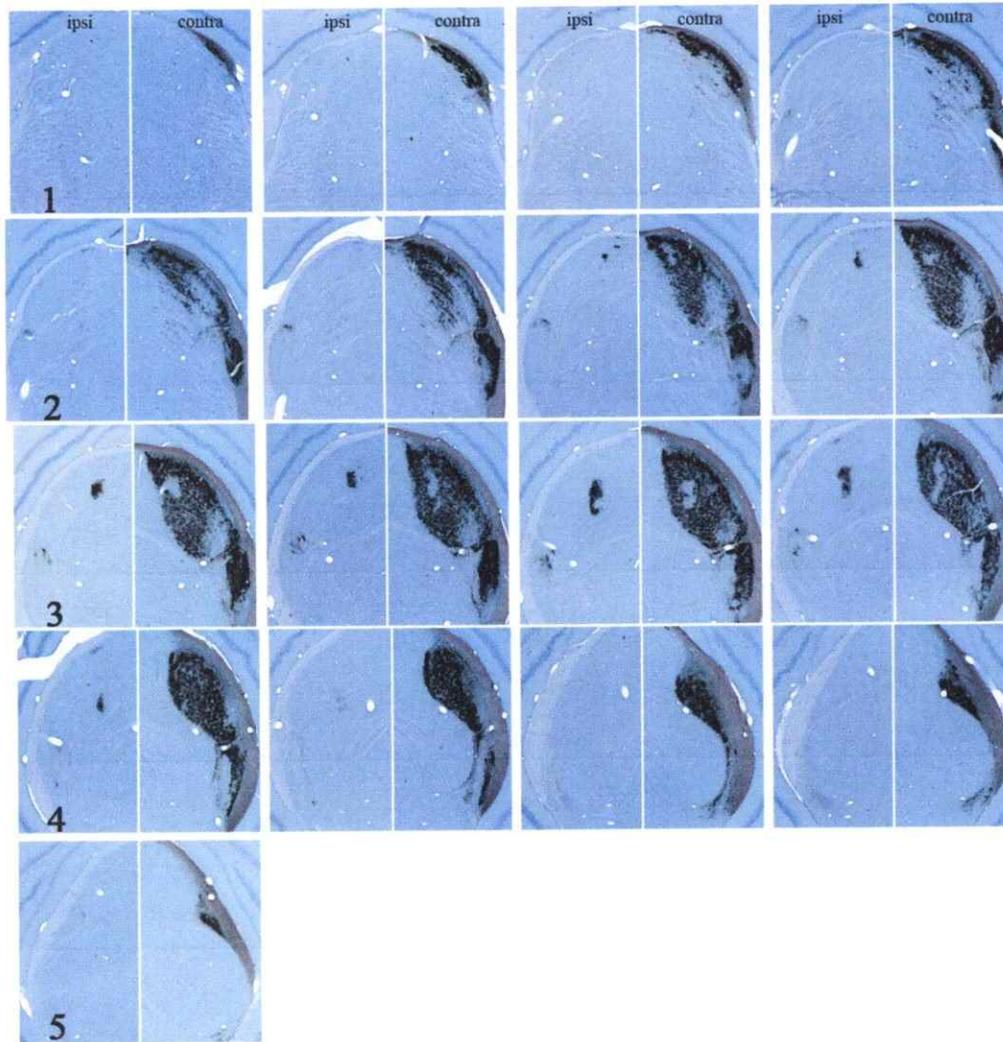


Figura 24

Serie Transversal de cortes cerebrales (30 μm) de *O. degus*. Cortes revelados contra CTB (negro) y contrateñidos con Giemsa (azul). 1-5 representa filas en el sentido rostro-caudal. Contra e Ipsi representa columnas. Arriba de cada par de rectángulos es dorsal, abajo ventral, y a los costados es lateral.

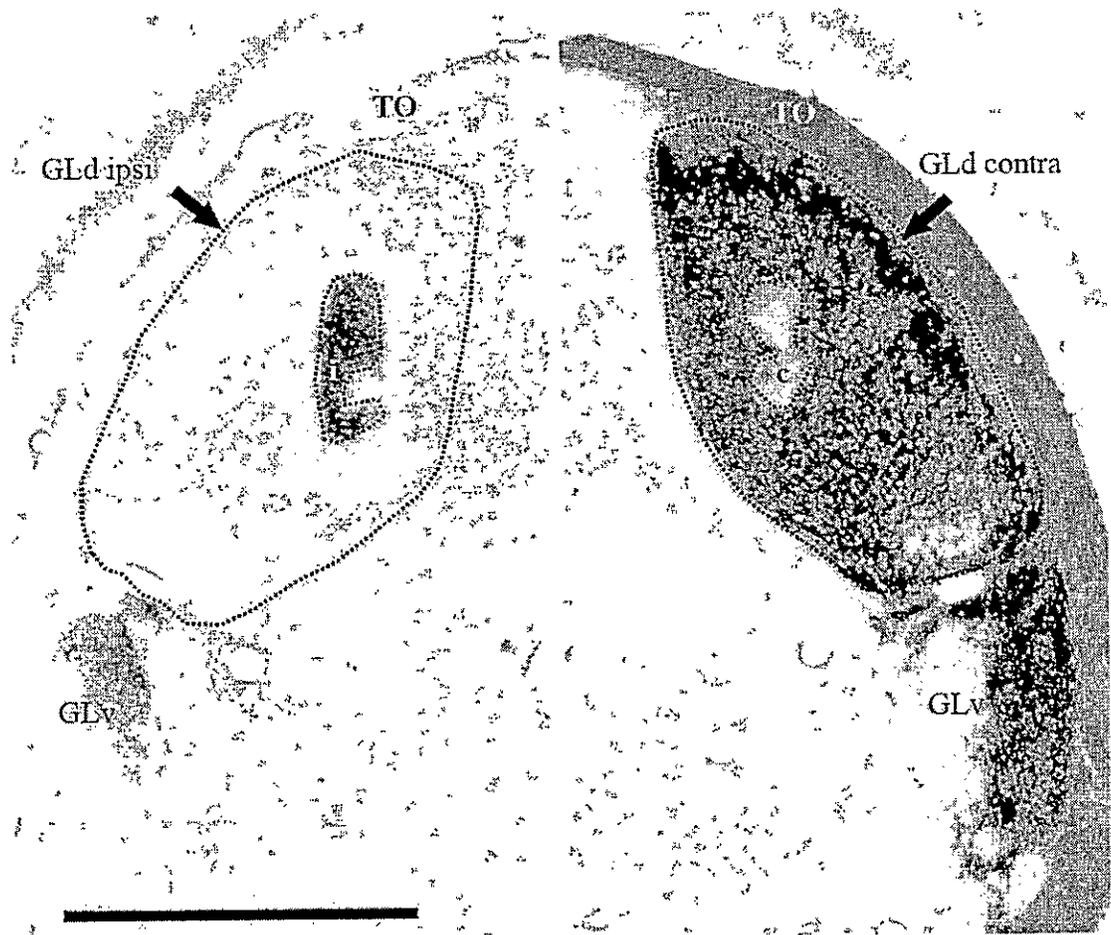


Figura 25

GLd de *O. degus* en un plano transversal. Los terminales marcados con CTB se observan en negro. "i" proyección ipsilateral marcada con CTB. "c" región contralateral que corresponde a la proyección ipsilateral del ojo no inyectado. Arriba de la imagen es dorsal; borde izquierdo y derecho es lateral. Línea blanca es medial.

GLd contra: Geniculado Lateral dorsal contralateral. GLd ipsi: Geniculado Lateral dorsal ipsilateral. GLv: Geniculado Lateral ventral. Ot: tracto óptico. La región ausente de terminales en la porción ventral, se explica debido a una distribución heterogénea del trazador CTB en la retina, no a la proyección ipsilateral. En efecto, en la imagen ipsi, no se observan proyecciones en las regiones ventrales del GLd.
Barra Calibración: 1mm

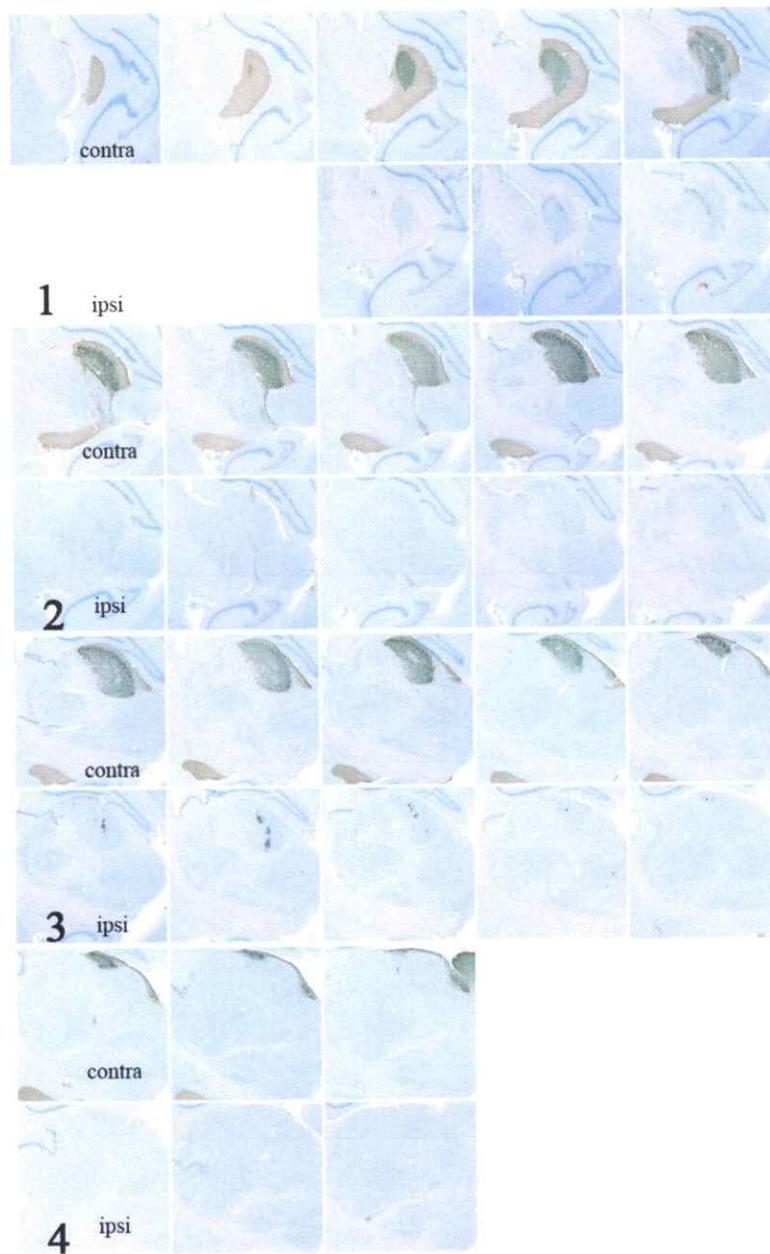


Figura 26.
 Serie Sagital de cortes cerebrales (30 μ m) *O. degus*. Cortes revelados contra CTB (negro) y contrateñidos con Giemsa (azul). 1-4 representa filas en el sentido rostro-caudal
 Arriba de cada cuadrado es dorsal, abajo ventral, izquierda es rostral y derecha es caudal.

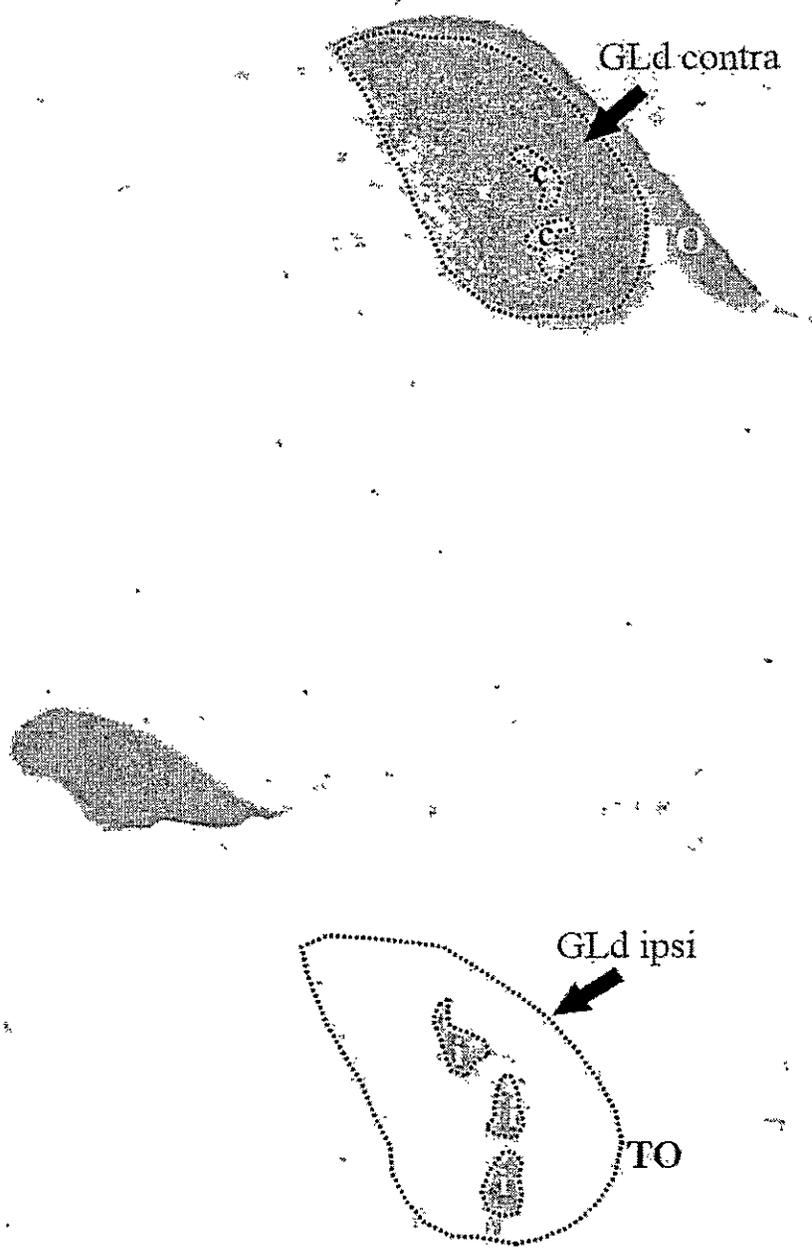


Figura 27.

GLd de *O. degus* en un plano Sagital. Los terminales marcados con CTB se observan en negro. "i" proyección ipsilateral marcada con CTB. "c" región contralateral que corresponde a la proyección ipsilateral del ojo no inyectado. Arriba es dorsal; abajo es ventral; borde izquierdo es rostral y borde derecho es caudal.

GLd contra: Genuculado Lateral dorsal contralateral. GLd ipsi: Genuculado Lateral dorsal ipsilateral. TO: tracto óptico. Barra Calibración: 1mm

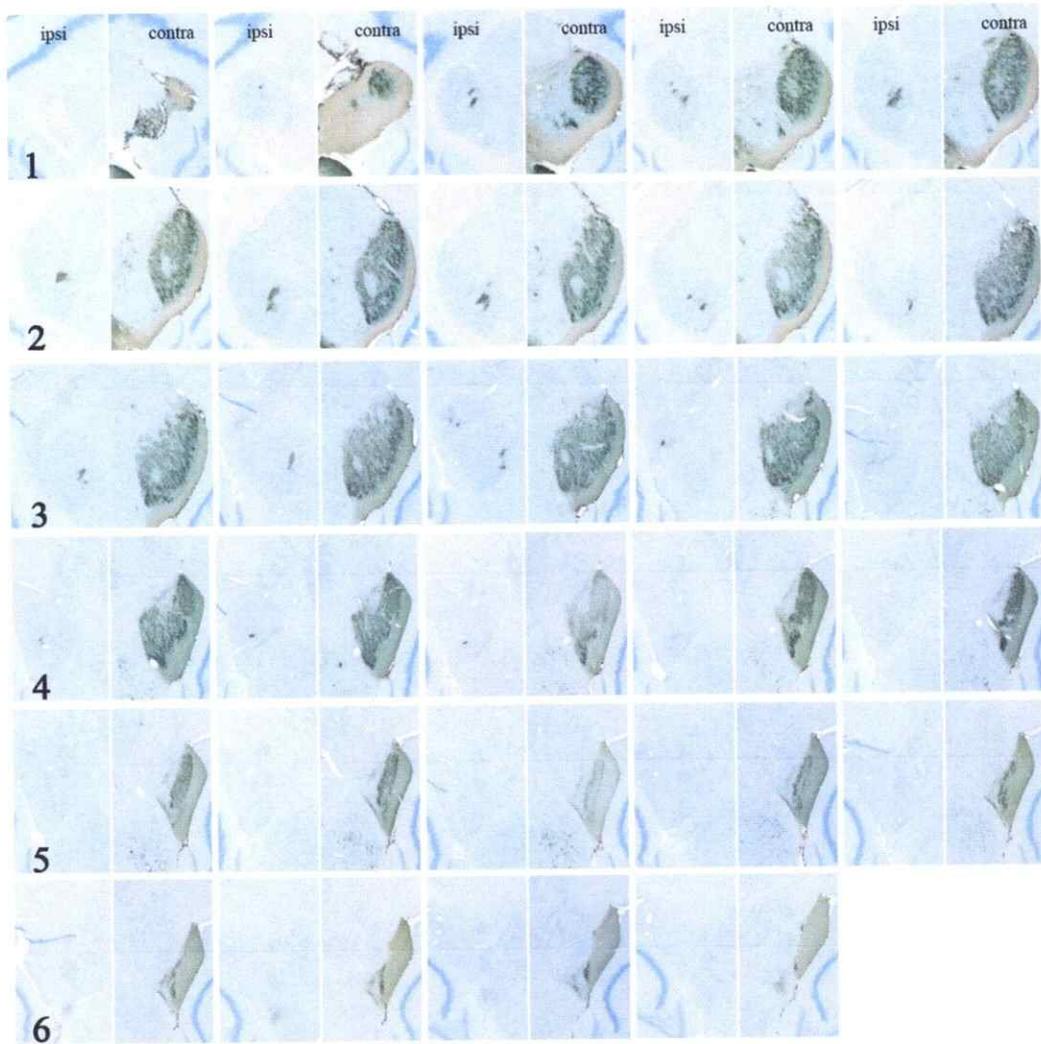


Figura 28.
 Serie Horizontal de cortes cerebrales (30 μ m) *O. degus*. Corte revelados contra CTB (negro) y contrateñidos con Giemsa (azul). 1-6 representa filas en el sentido rostro-caudal. Arriba de cada par de rectángulos es rostral, abajo caudal, y al costado de ambos pares es lateral.

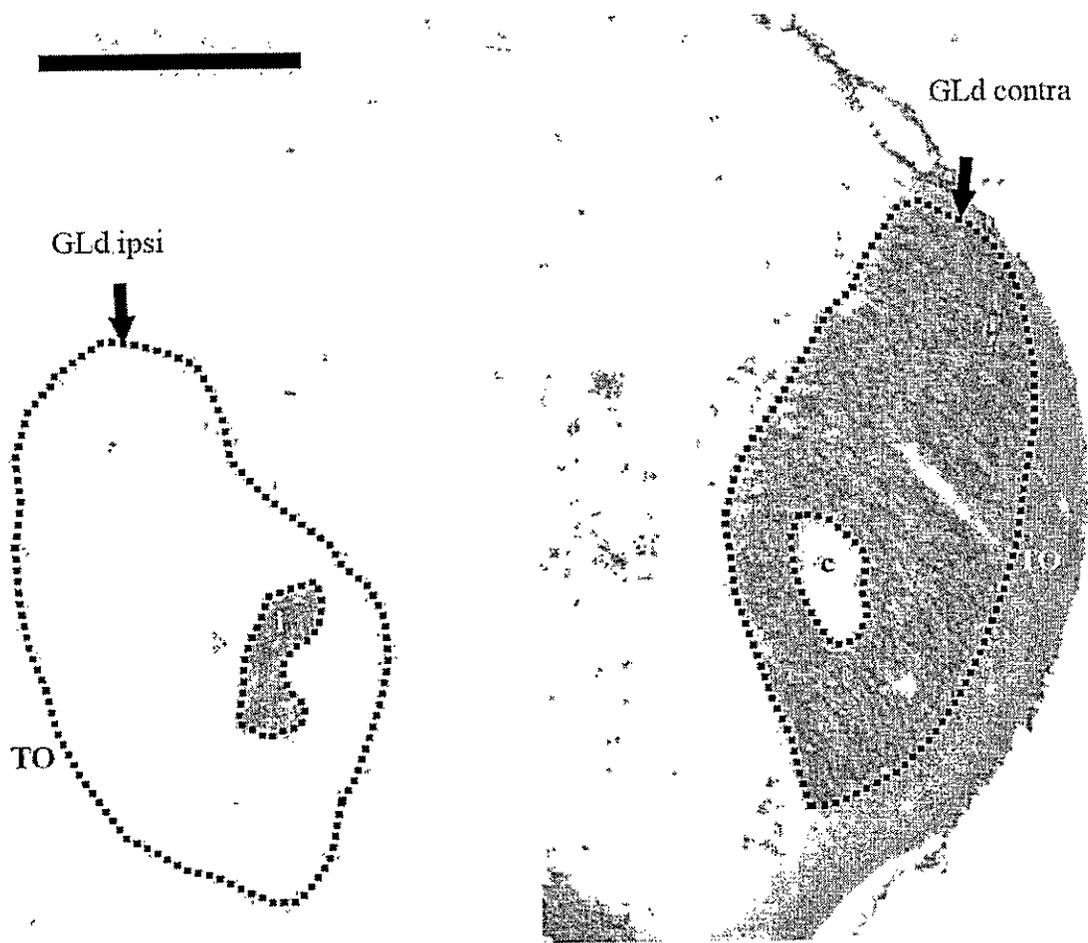


Figura 29.

GLd de *O. degus* en un plano Horizontal. Los terminales marcados con CTB se observan en negro. "i" proyección ipsilateral marcada con CTB. "c" región contralateral que corresponde a la proyección ipsilateral del ojo no inyectado. Arriba es rostral; abajo es caudal; borde izquierdo y derecho es lateral. Línea blanca es medial.

GLd contra: Genuculado Lateral dorsal contralateral. GLd ipsi: Genuculado Lateral dorsal ipsilateral. TO: tracto óptico. Barra Calibración: 1mm

En *Octodon lunatus* las proyecciones al geniculado lateral dorsal son contra e ipsilaterales. En la figura 30 se observa la extensión de la proyección contra e ipsilateral en el eje rostro-caudal (1-4), en la 32 la extensión latero-medial y en la 34 la extensión dorso-ventral. En las figuras 31, 33 y 35 se observa con mayor detalle las características del núcleo. En el lado contralateral, al igual que en el *Degus*, se observa una región con ausencia de terminales; esta región corresponde a la proyección ipsilateral del otro ojo. En estos experimentos, y en el caso particular del *Lunatus*, la discriminación de las diferentes capas es más evidente que en el caso del *Degus*. Si se aprecia con cuidado, se puede ver (figura 31 y 33) que la región externa del GLd, presenta una mayor densidad de terminales, sugiriendo la presencia de la lámina externa contralateral. A su vez, en esta especie la proyección ipsilateral tipo "parche" se orienta de manera tal que se comienza a observar una organización laminar (figura 33); en esta vista sagital se aprecia claramente la región externa contralateral, intermedia ipsilateral, e interna contralateral.

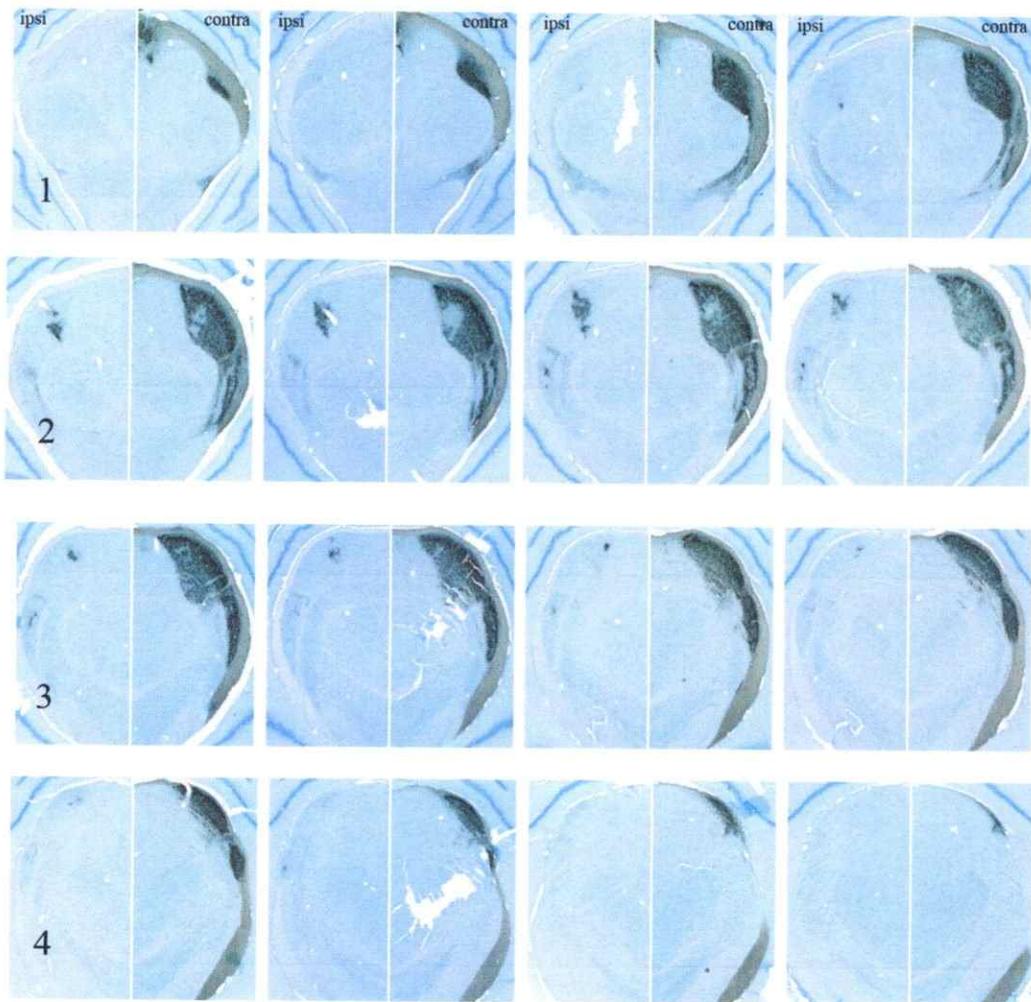


Figura 30

Serie Transversal de cortes cerebrales (30 μm) *O. lunatus*. Corte revelados contra CTB (negro) y contrateñidos con Giemsa (azul). 1-4 representa filas en el sentido rostro-caudal. Contra e Ipsi representa columnas contralaterales e ipsilaterales. Arriba de cada par de rectángulos es dorsal, abajo ventral, y a los costados es lateral.

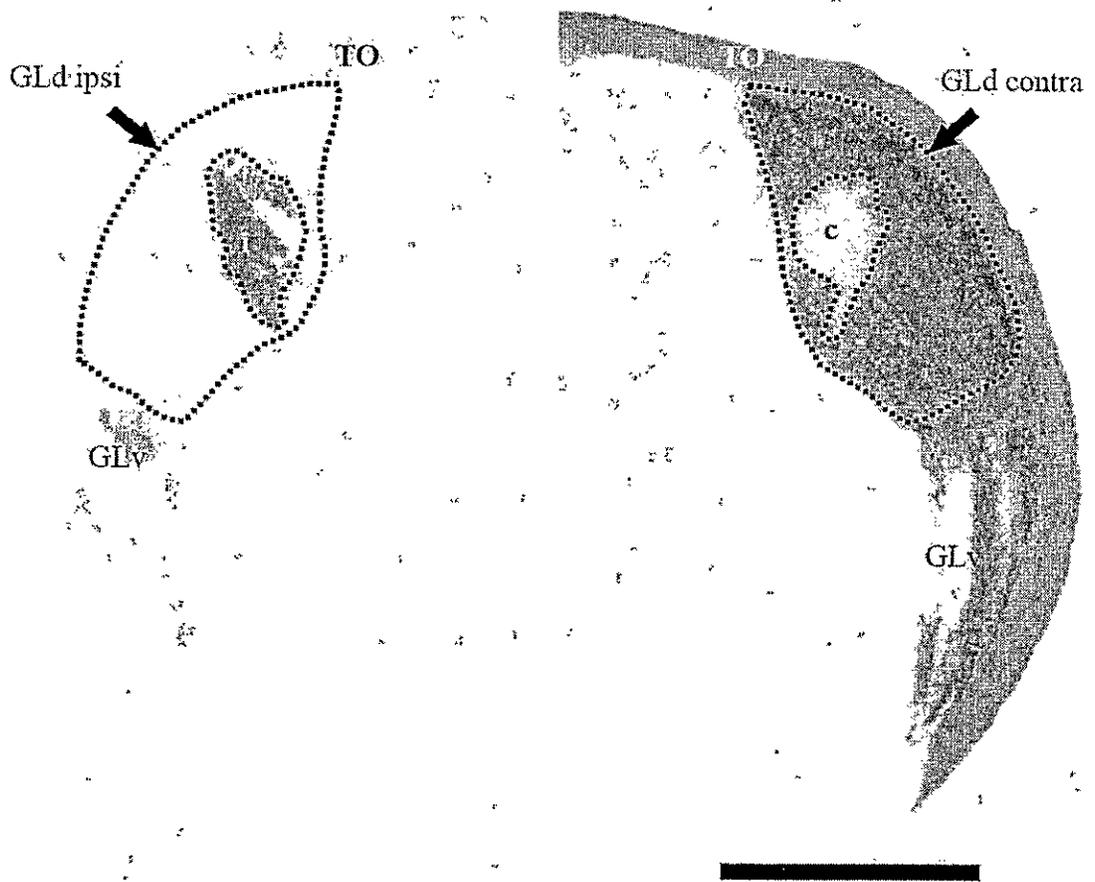


Figura 31.

GLd de *O. lunatus* en un plano Transversal. Los terminales marcados con CTB se observan en negro. "i" proyección ipsilateral marcada con CTB. "c" región contralateral que corresponde a la proyección ipsilateral del ojo no inyectado. Arriba es dorsal; abajo es ventral, borde izquierdo y derecho es lateral. Línea blanca es medial.

GLd contra: Genuculado Lateral dorsal contralateral. GLd ipsi: Genuculado Lateral dorsal ipsilateral. TO: tracto óptico. Barra Calibración: 1mm

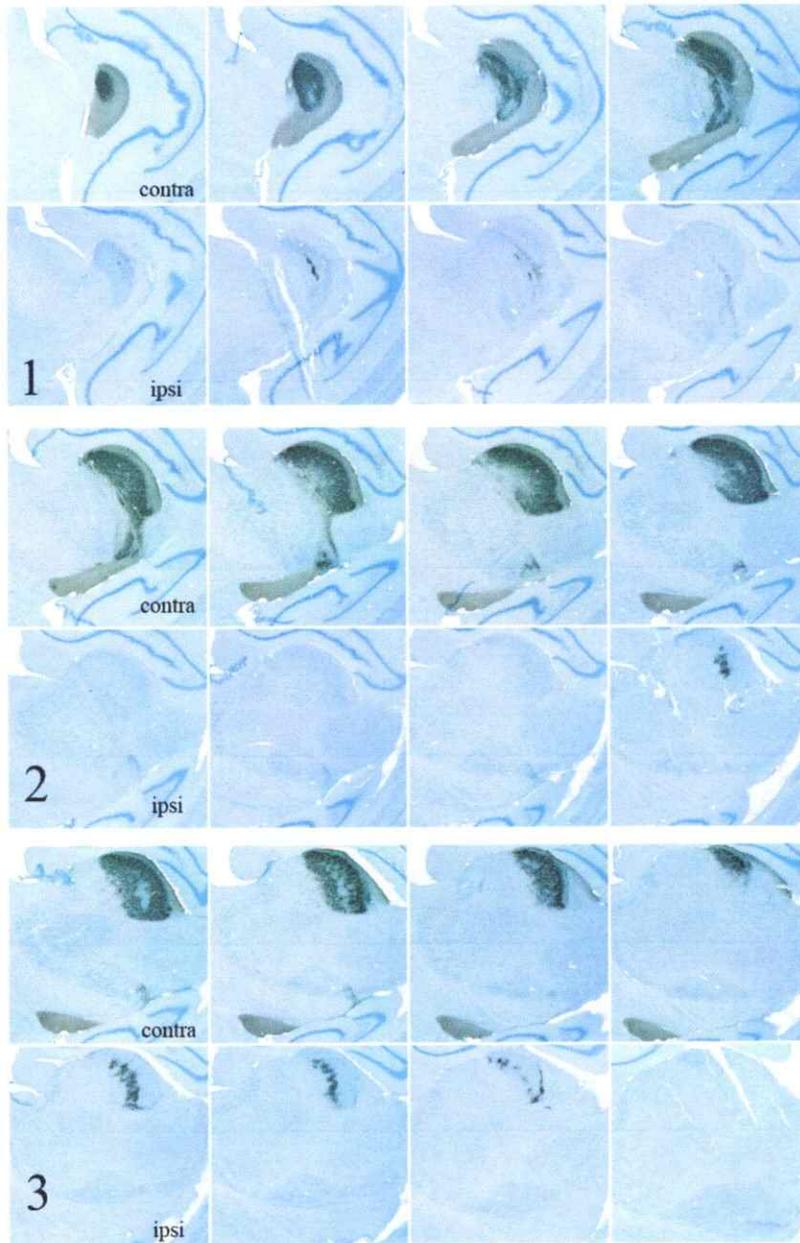


Figura 32.

Serie Transversal de cortes cerebrales (30 μ m) *O. lunatus*. Cortes revelados contra CTB (negro) y contrateñidos con Giemsa (azul). 1-3 representa filas en el sentido rostro-caudal. Contra e Ipsi representa filas contralaterales e ipsilaterales. Arriba de cada cuadrado es dorsal, abajo ventral, a la izquierda es rostral y a la derecha es caudal.

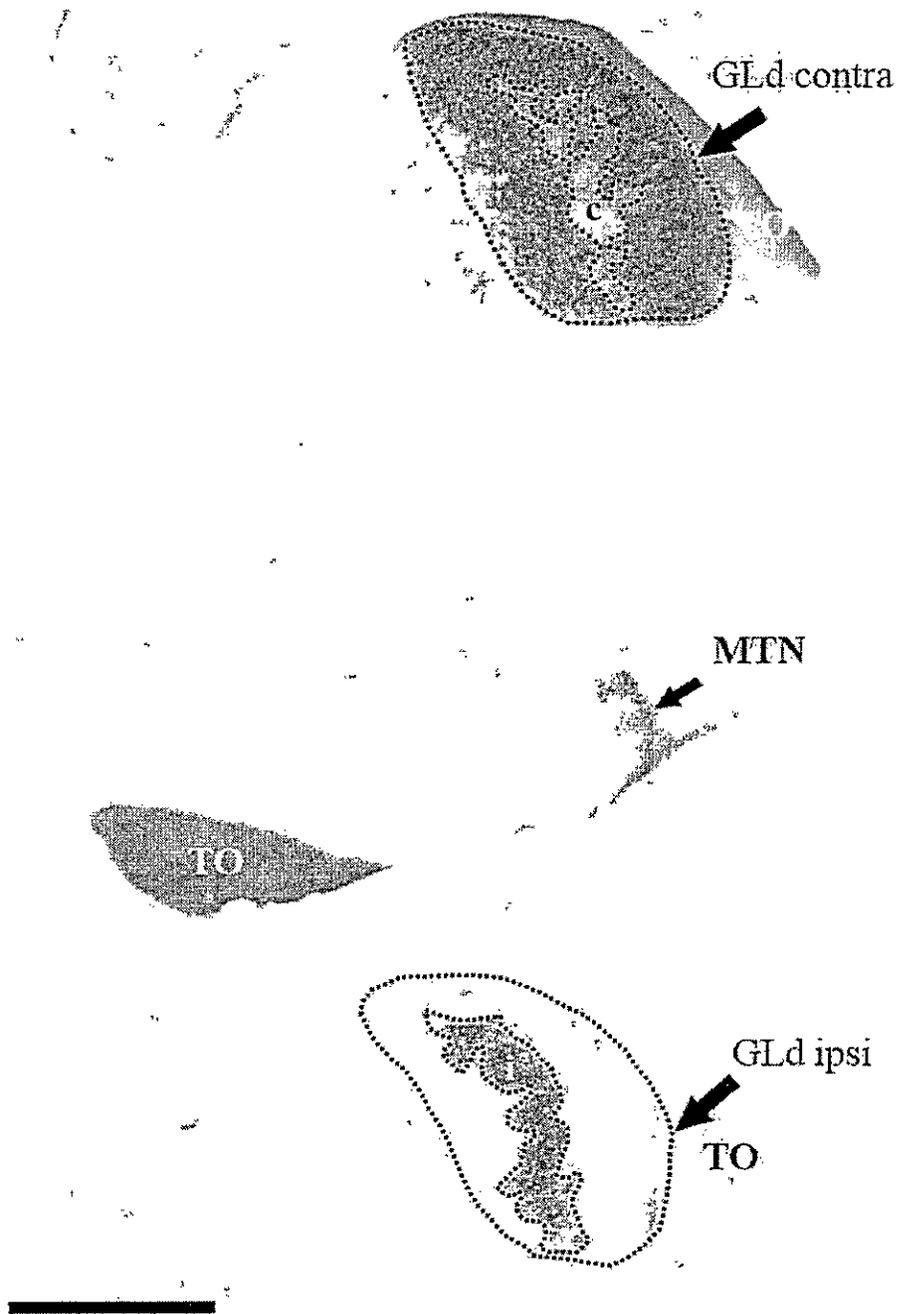


Figura 33

GLd de *O. lunatus* en un plano Sagital. Los terminales marcados con CTB se observan en negro. "i" proyección ipsilateral marcada con CTB. "c" región contralateral que corresponde a la proyección ipsilateral del ojo no inyectado. GLd contra: Geniculado Lateral dorsal contralateral. Arriba es dorsal; abajo es ventral; borde izquierdo es rostral y borde derecho es caudal. GLd ipsi: Geniculado Lateral dorsal ipsilateral. TO: tracto óptico. Barra Calibración: 1mm

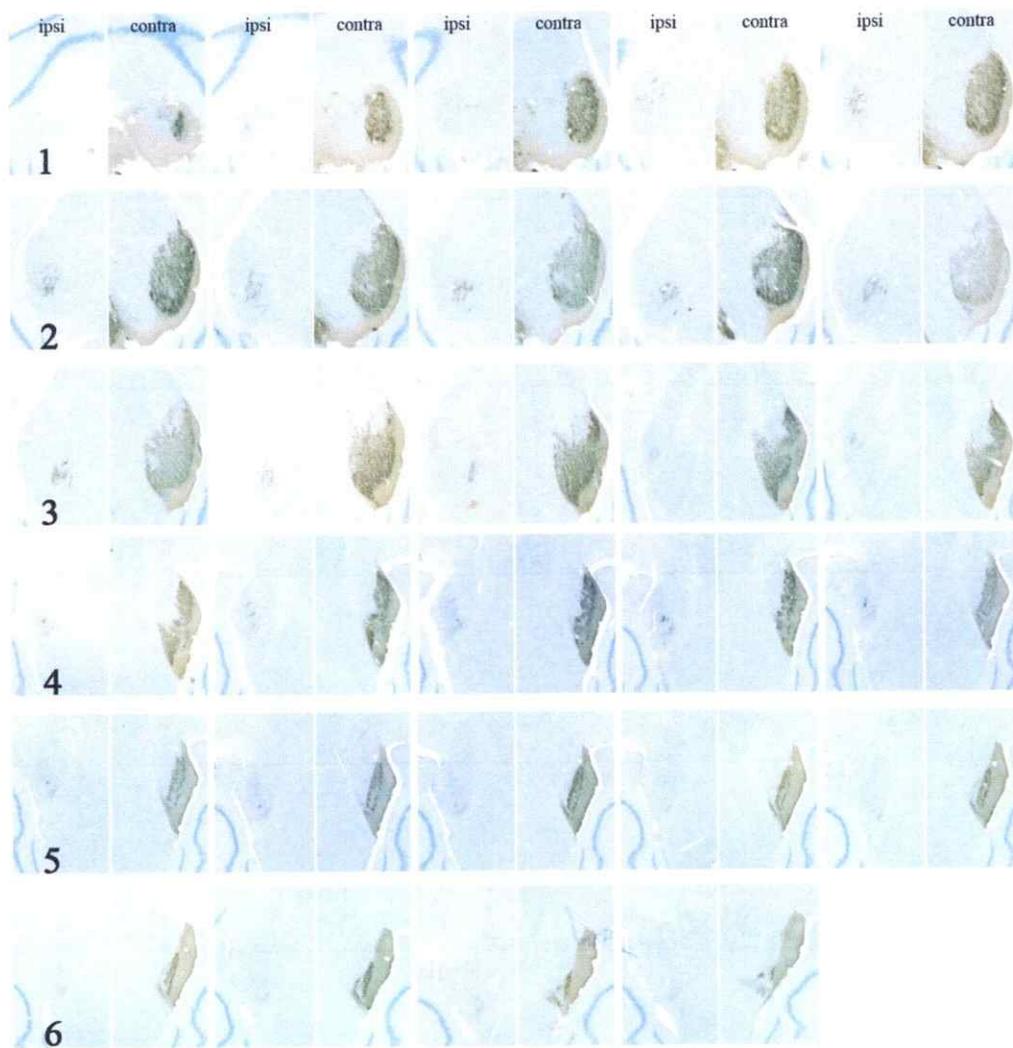


Figura 34

Serie Transversal de cortes cerebrales (30 μ m) *O.lunatus*. Corte revelados contra CTB (negro) y contrateñidos con Giemsa (azul). 1-6 representa filas en el sentido rostro-caudal. Contra e Ipsi representa columnas contralaterales e ipsilaterales. Arriba de cada par de rectángulos es rostral, abajo caudal, y al costado de un par es lateral.

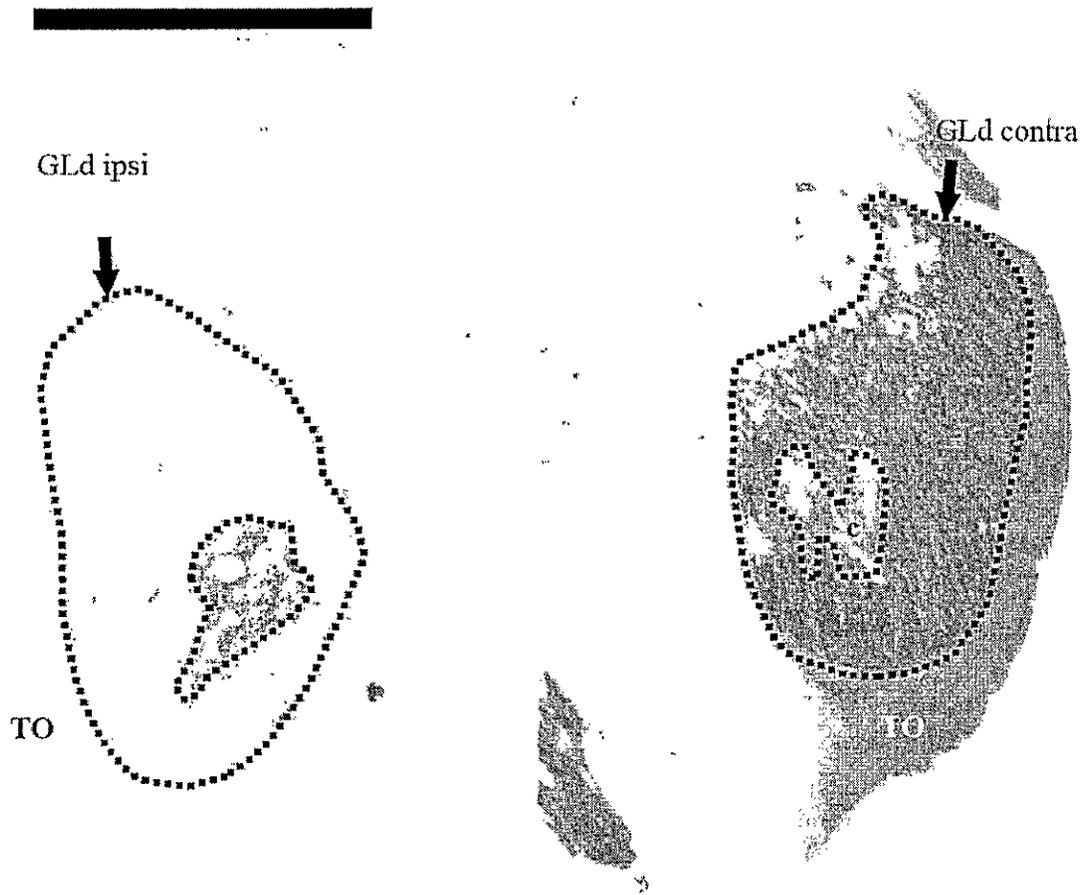


Figura 35

GLd de *O. lunatus* en un plano Horizontal. Los terminales marcados con CTB se observan en negro. "i" proyección ipsilateral marcada con CTB. "c" región contralateral que corresponde a la proyección ipsilateral del ojo no inyectado. GLd contra: Genuculado Lateral dorsal contralateral. Arriba es rostral; abajo es caudal; borde izquierdo y derecho es lateral. Línea blanca es medial. GLd ipsi: Genuculado Lateral dorsal ipsilateral. TO: tracto óptico. Barra Calibración: 1mm

En *Spalacopus cyanus* las proyecciones al geniculado son contra e ipsilaterales. En la figura 36 se observa la extensión de la proyección contra e ipsilateral en el eje rostro-caudal, en la 38 la extensión latero-medial y en la 40 la extensión dorso-ventral. En las figuras 37, 39 y 41 se observa con mayor detalle las características del núcleo. En el lado contralateral, al igual que en el *Degus* y *Lunatus*, se observa una pequeña región con ausencia de terminales; esta región corresponde a la proyección ipsilateral del otro ojo. En estos experimentos, y en el caso particular del *Cururo*, la discriminación de las diferentes capas, no es tan evidente. Si se aprecia con cuidado, se puede ver en la figura 37, 39 y 41 que la región externa del GLd presenta una leve mayor densidad de terminales, sugiriendo la presencia de esta capa externa contralateral. A su vez, en esta especie la proyección ipsilateral es en "parche", y no se puede clasificar como una capa intermedia.

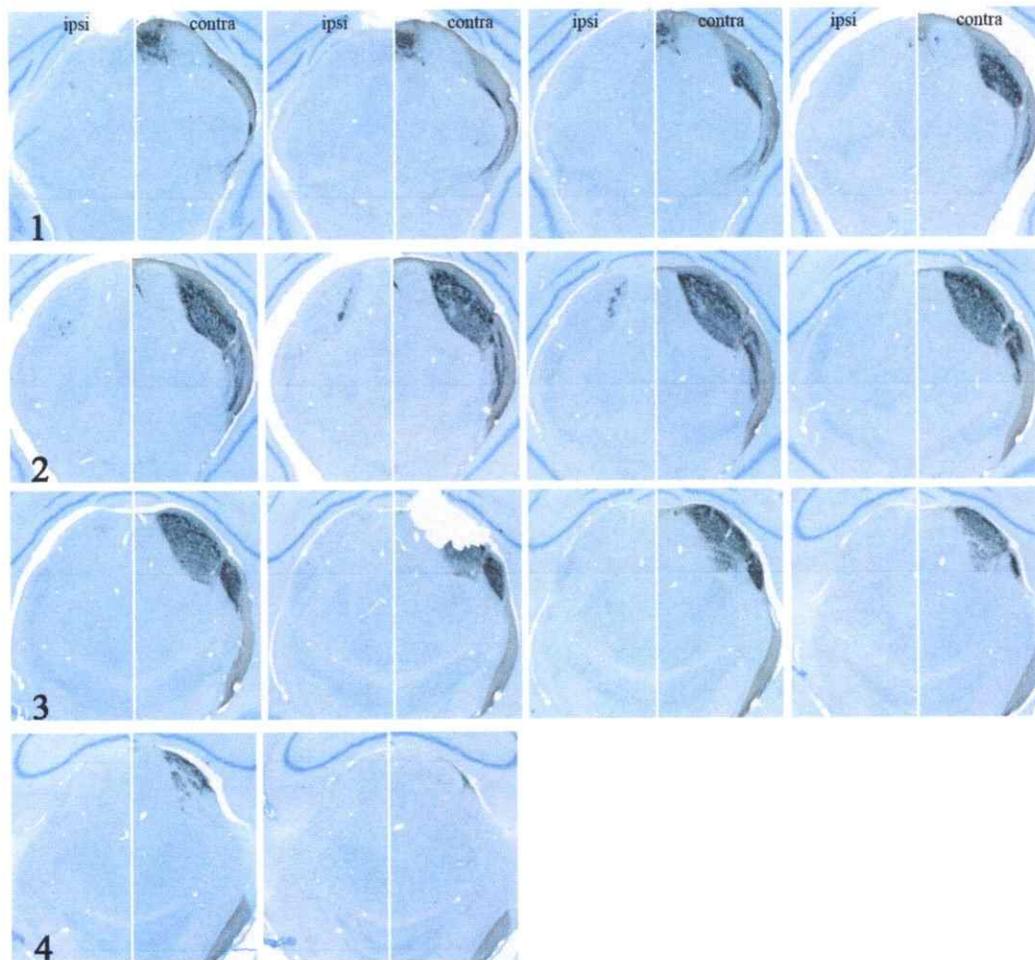


Figura 36

Serie Transversal de cortes cerebrales (30 μm) en *S. cyanus*. Corte revelados contra CTB (negro) y contrateñidos con Giemsa (azul). 1-6 representa filas en el sentido rostro-caudal. Contra e Ipsi representa columnas contralaterales e ipsilaterales. Arriba de cada par de rectángulos es dorsal, abajo ventral, y a los costados es lateral.

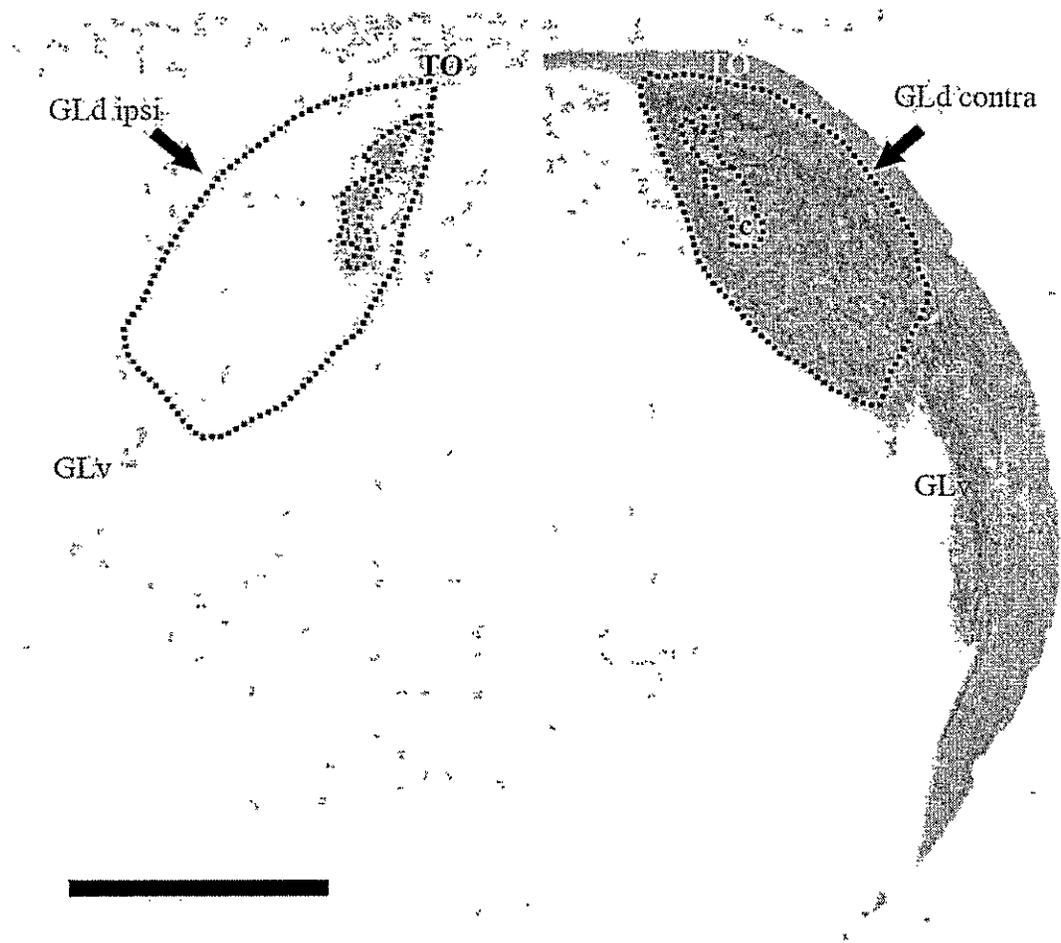


Figura 37

GLd de *S. cyanus* en un plano Transversal. Los terminales marcados con CTB se observan en negro. "i" proyección ipsilateral marcada con CTB. "c" región contralateral que corresponde a la proyección ipsilateral del ojo no inyectado. GLd contra: Genuculado Lateral dorsal contralateral. Arriba es dorsal; abajo es ventral; borde izquierdo y derecho es lateral. Línea blanca es medial. GLd ipsi: Genuculado Lateral dorsal ipsilateral. GLv: Genuculado lateral ventral. TO: tracto óptico. Barra Calibración: 1mm

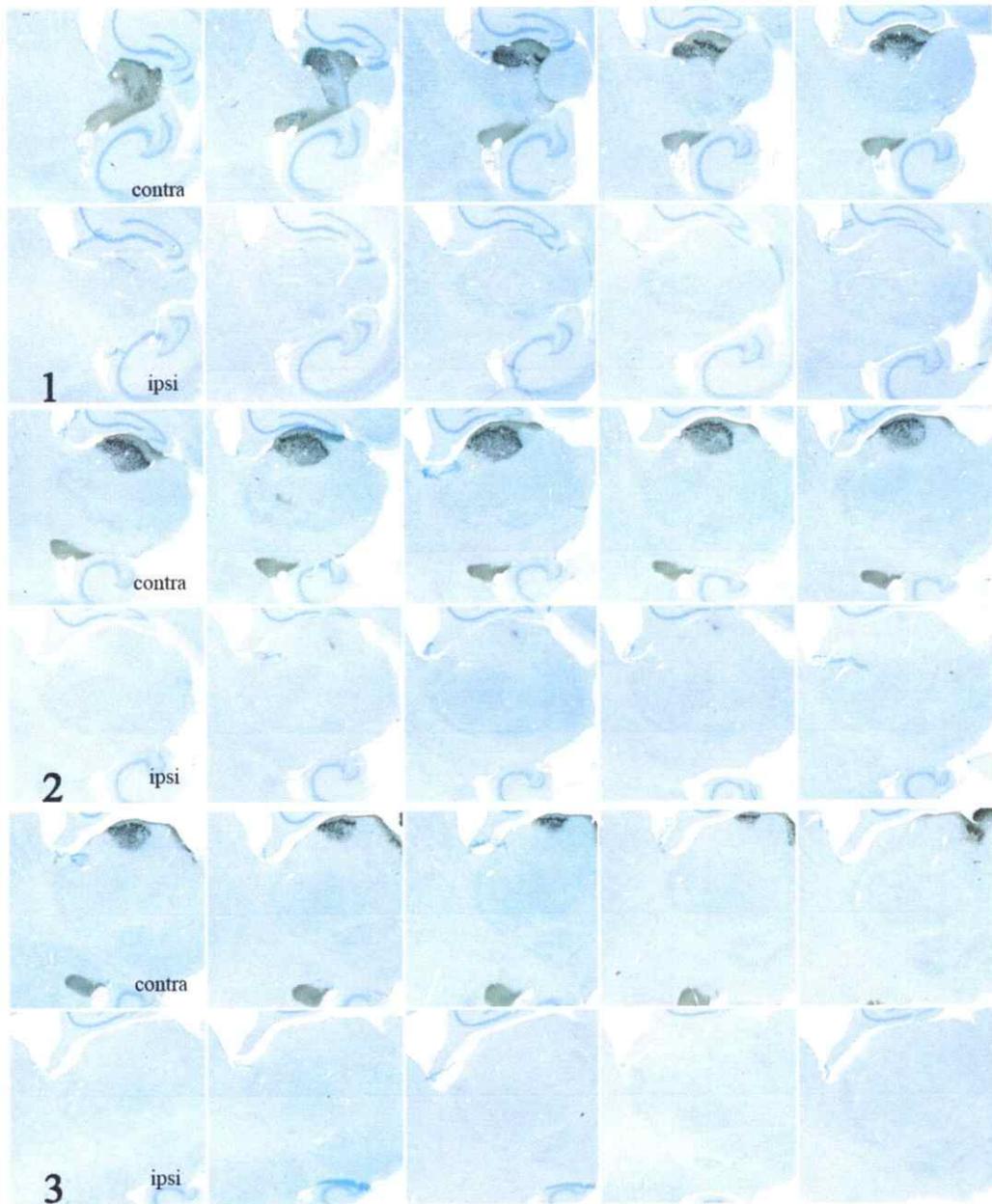


Figura 38

Serie Sagital de cortes cerebrales (30 μ m) en *S. cyanus*. Corte revelados contra CTB (negro) y contrateñidos con Giemsa (azul). 1-6 representa filas en el sentido rostro-caudal. Contra e Ipsi representa columnas contralaterales e ipsilaterales. Arriba de cada cuadrado es dorsal, abajo ventral, a la izquierda es rostral y a la derecha es caudal.

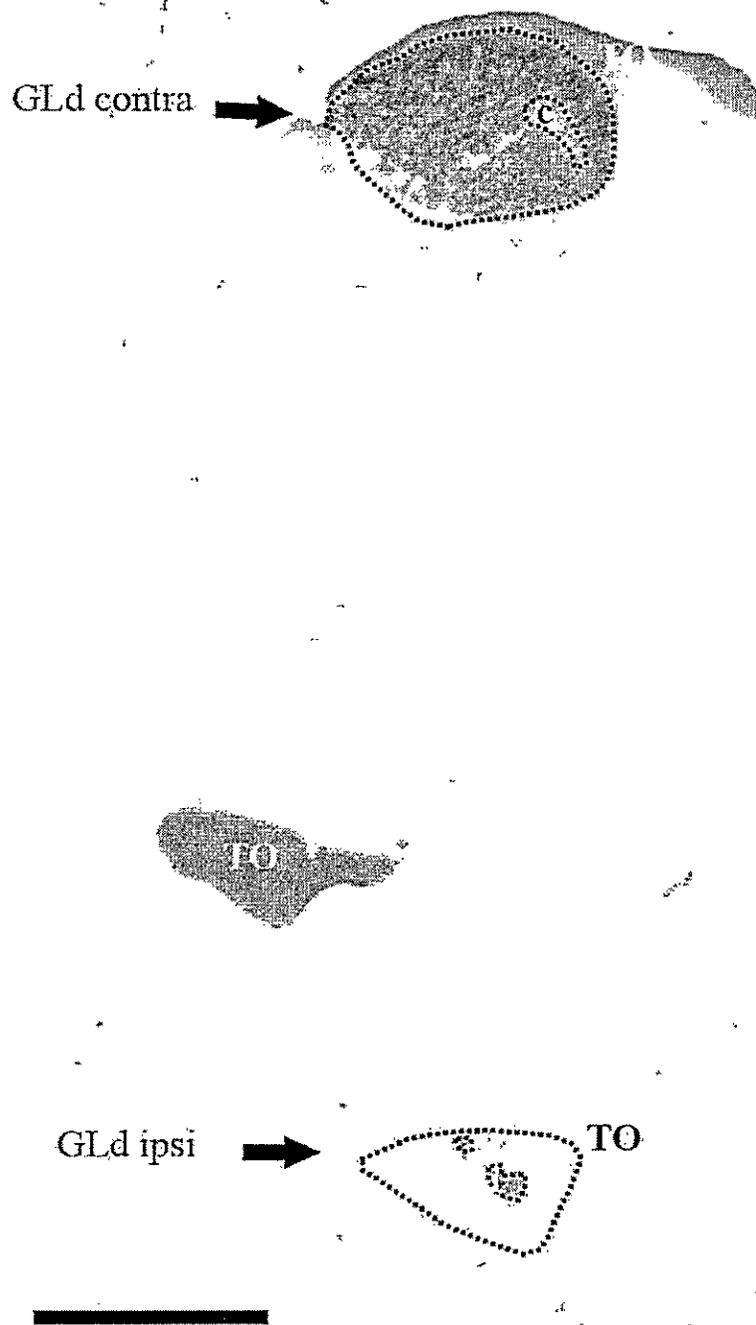


Figura 39

GLd de *S. cyanus* en un plano Sagital. Los terminales marcados con CTB se observan en negro. "i" proyección ipsilateral marcada con CTB. "c" región contralateral que corresponde a la proyección ipsilateral del ojo no inyectado. GLd contra: Genuculado Lateral dorsal contralateral. Arriba es dorsal; abajo es ventral; borde izquierdo es rostral y borde derecho es lateral.

GLd ipsi: Genuculado Lateral dorsal ipsilateral. TO: tracto óptico. Barra Calibración: 1mm

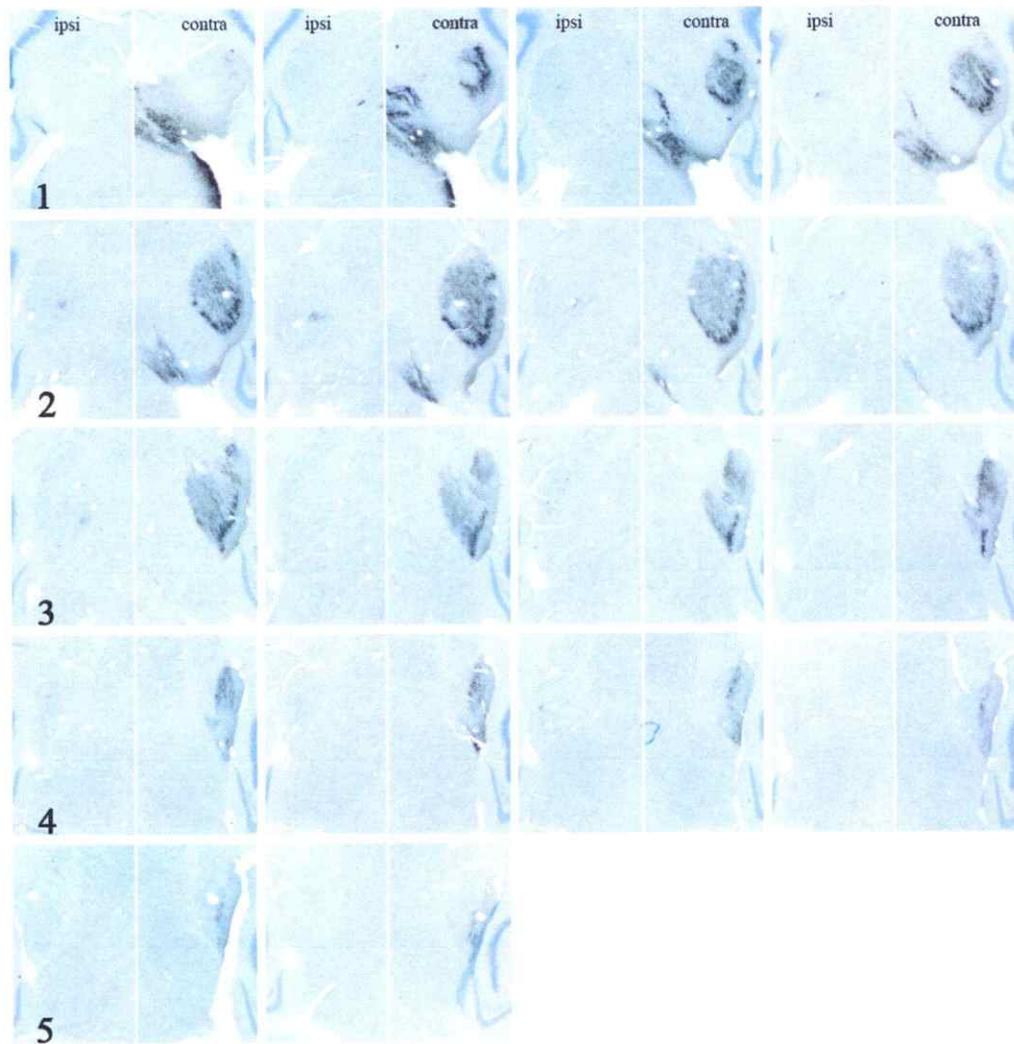


Figura 40

Serie Horizontal de cortes cerebrales (30 μm) en *S.cyanus*. Corte revelados contra CTB (negro) y contrateñidos con Giemsa (azul). 1-6 representa filas en el sentido rostro-caudal. Contra e Ipsi representa columnas contralaterales e ipsilaterales. Arriba de cada par de rectángulos es rostral, abajo caudal, y a los costados de un par es lateral.

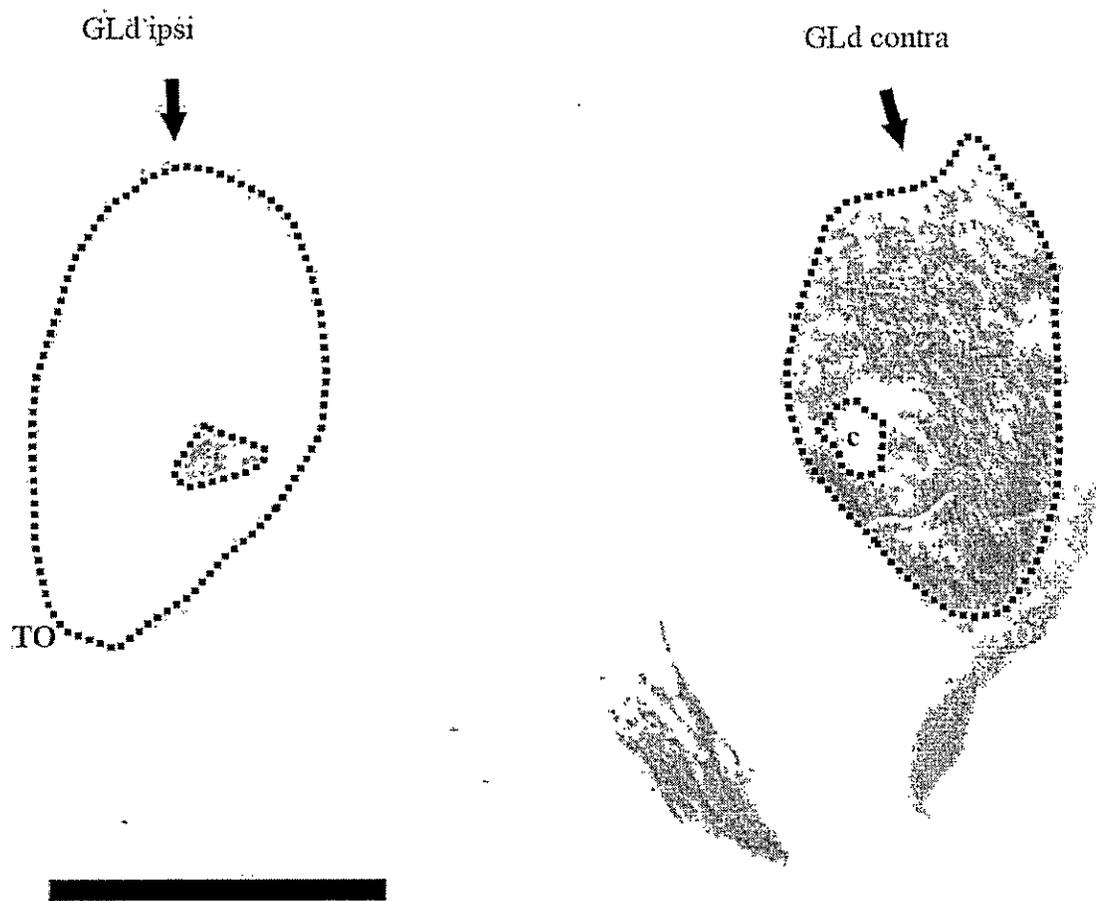


Figura 41

GLd de *S. cyanus* en un plano Horizontal. Los terminales marcados con CTB se observan en negro. "i" proyección ipsilateral marcada con CTB. "c" región contralateral que corresponde a la proyección ipsilateral del ojo no inyectado. GLd contra: Genuculado Lateral dorsal contralateral. Arriba es rostral; abajo es caudal; borde izquierdo y derecho es lateral. Línea blanca es medial.

GLd ipsi: Genuculado Lateral dorsal ipsilateral. TO: tracto óptico. Barra Calibración: 1mm

En *Ctenomys talarum* las proyecciones al GLd son casi exclusivamente contralaterales. Las proyecciones ipsilaterales son de tipo *traza*, es decir, escasas al punto de ser difícilmente cuantificables.

En la figura 42 se observa la extensión de la proyección contralateral en el eje rostro-caudal, en la 44 la extensión latero-medial y en la 46 la extensión dorso-ventral. En la figura 43, 45 y 47 se observa con mayor detalle las características del núcleo. A diferencia de lo observado en los octodóntidos, en esta especie no se observa una ausencia de terminales en la región ipsilateral, debido principalmente a su baja proyección ipsilateral. En estos experimentos, y en el caso particular de *Tuco Tuco*, la discriminación de las diferentes capas, no es tan evidente. Si se aprecia con cuidado, se puede ver en las figuras 43, 45 y 47 que la región externa del GLd presenta una leve mayor densidad de terminales, sugiriendo la presencia de la capa externa contralateral. En esta especie, la proyección ipsilateral tipo *traza* sugiere fuertemente que *C.talarum* no posee un GLd binocular.

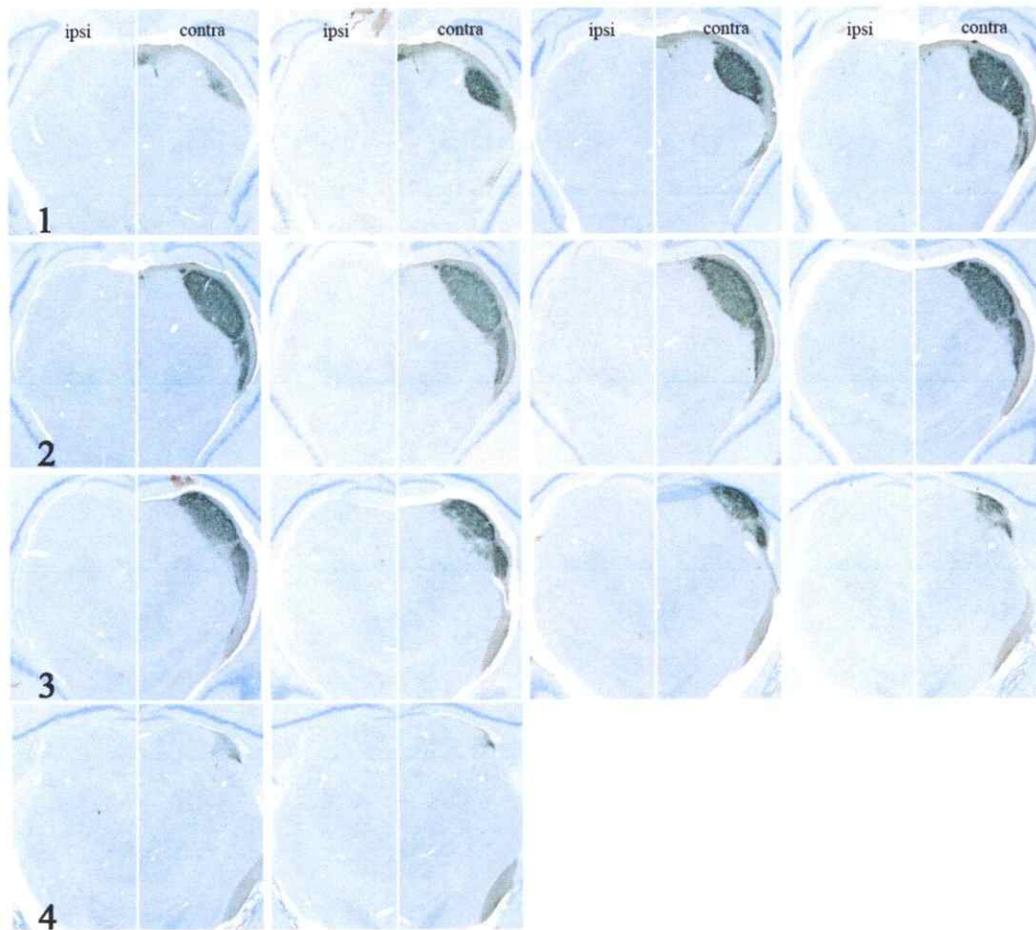


Figura 42

Serie Transversal de cortes cerebrales ($30\ \mu\text{m}$) en *C.talarum*. Corte revelados contra CTB (negro) y contrateñidos con Giemsa (azul). 1-6 representa filas en el sentido rostro-caudal. Contra e Ipsi representa columnas contralaterales e ipsilaterales. Arriba de cada par de rectángulos es dorsal, abajo ventral, y a los costados es lateral.

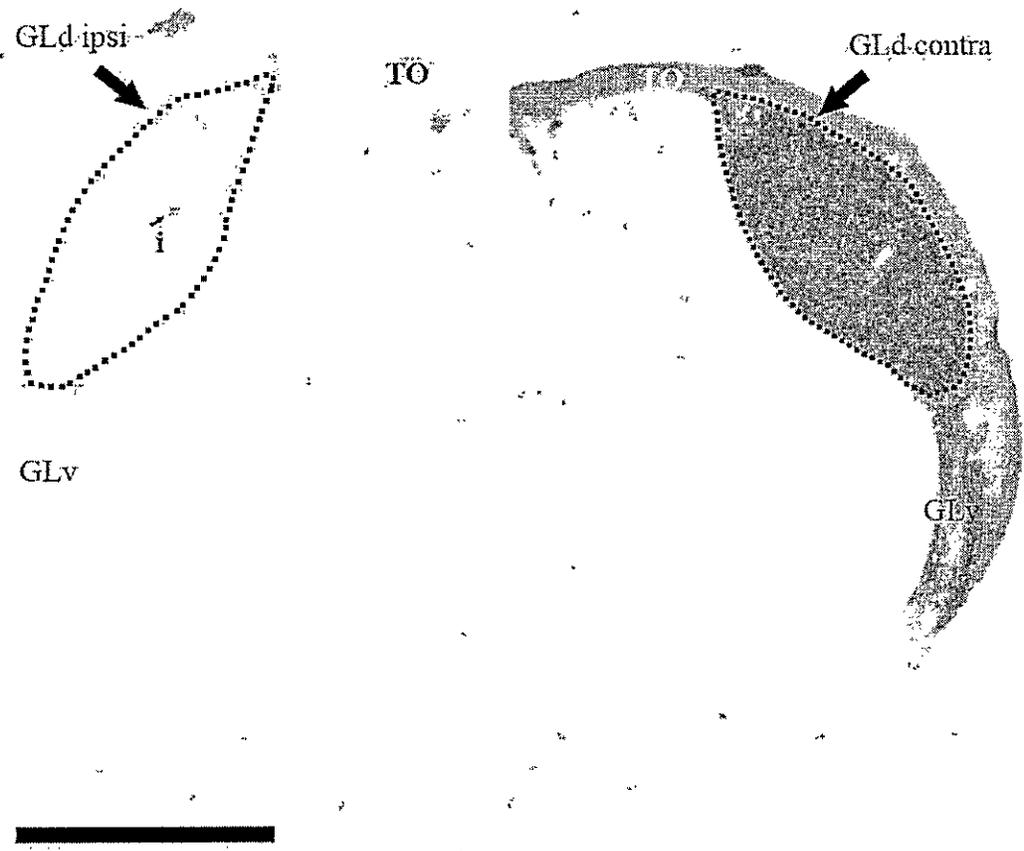


Figura 43

GLd de *C.talarum* en un plano Transversal. Los terminales marcados con CTB se observan en negro. "i" proyección ipsilateral traza marcada con CTB. GLd contra: Genuculado Lateral dorsal contralateral. Arriba es dorsal; abajo es ventral; borde izquierdo y derecho es lateral. Línea blanca es medial. GLd ipsi: Genuculado Lateral dorsal ipsilateral. GLv: Genuculado Lateral ventral. TO: tracto óptico. Barra Calibración: 1mm

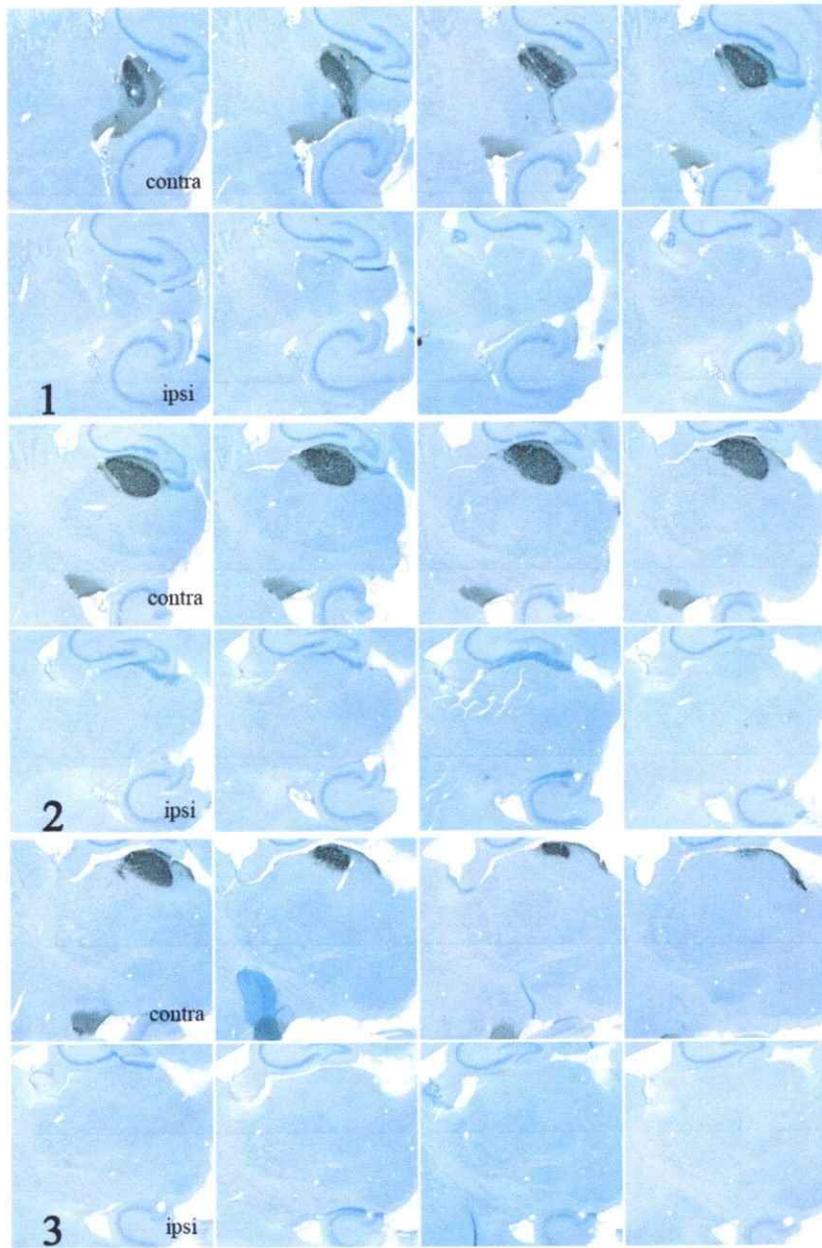


Figura 44

Serie Sagital de cortes cerebrales (30 μ m) en *C.talarum*. Corte revelados contra CTB (negro) y contrateñidos con Giemsa (azul). 1-6 representa filas en el sentido rostro-caudal. Contra e Ipsi representa filas contralaterales e ipsilaterales. Arriba de cada cuadrado es dorsal, abajo ventral, a la izquierda es rostral, y a la derecha es caudal.

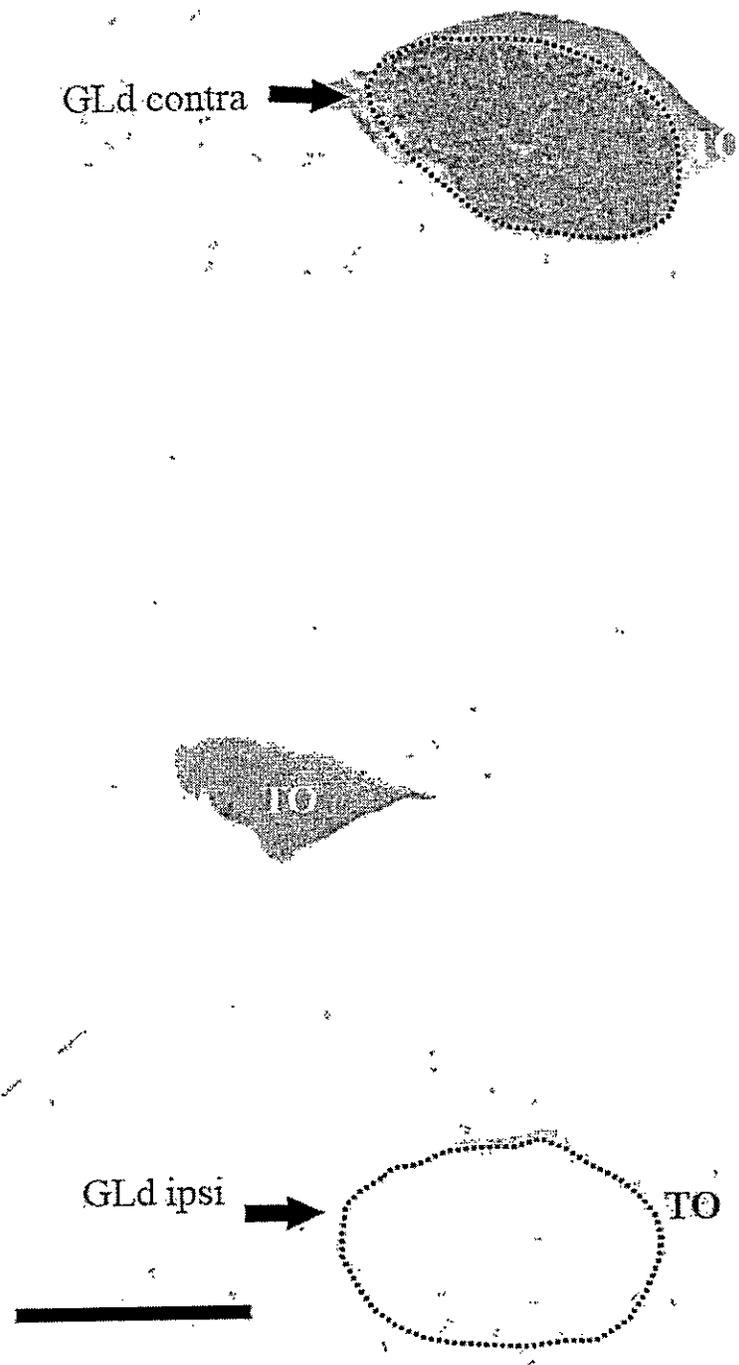


Figura 45
 GLd de *C. talarum* en un plano Sagital. Los terminales marcados con CTB se observan en negro. Arriba es dorsal; abajo es ventral; borde izquierdo es rostral y borde derecho es lateral. GLd contra: Geniculado Lateral dorsal contralateral. GLd ipsi: Geniculado Lateral dorsal ipsilateral. GLv: Geniculado Lateral ventral. TO: tracto óptico. Barra Calibración: 1mm

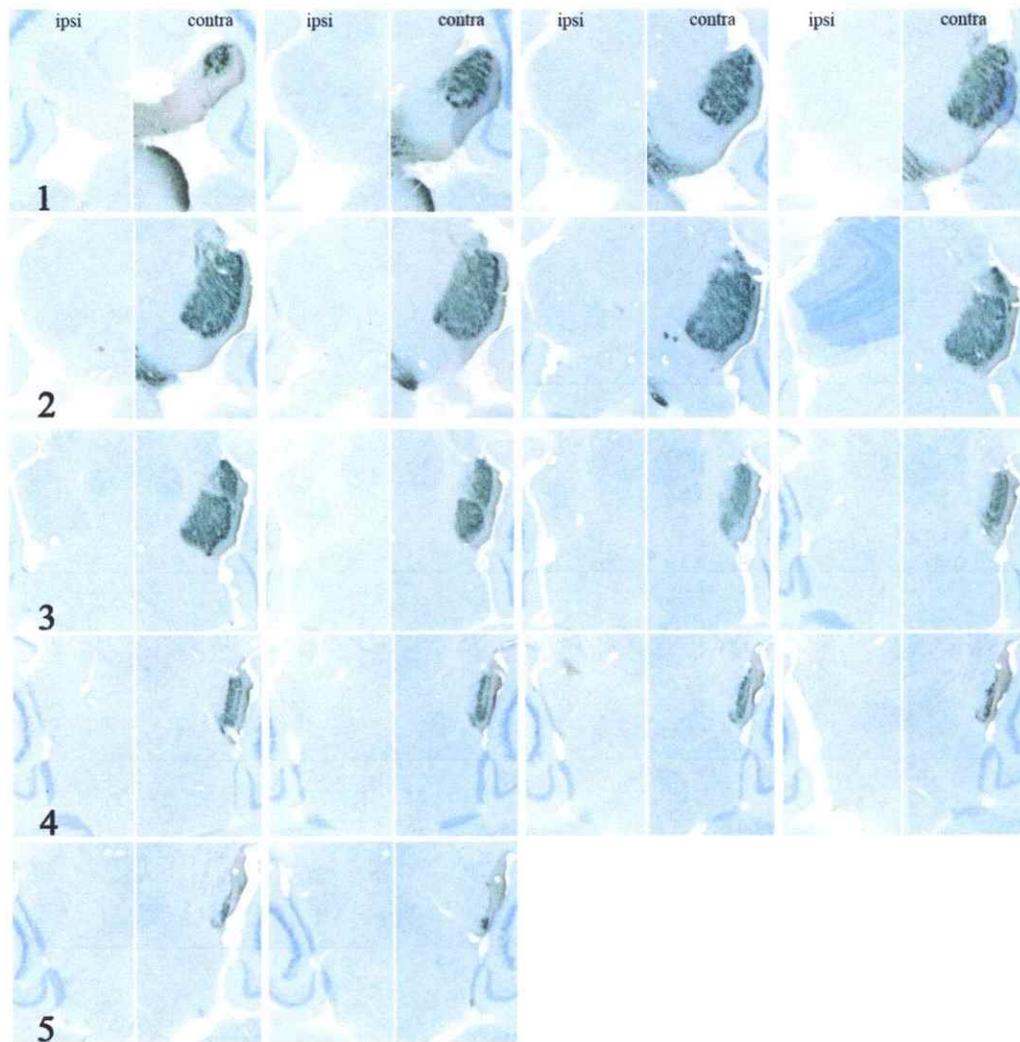


Figura 46.

Serie Horizontal de cortes cerebrales (30 μ m) en *C. talarum*. Corte revelados contra CTB (negro) y contrateñidos con Giemsa (azul). 1-5 representa filas en el sentido rostro-caudal. Contra e Ipsi representa columnas contralaterales e ipsilaterales. Arriba de cada par de rectángulos es rostral, abajo caudal, y a los costados de un par es lateral.

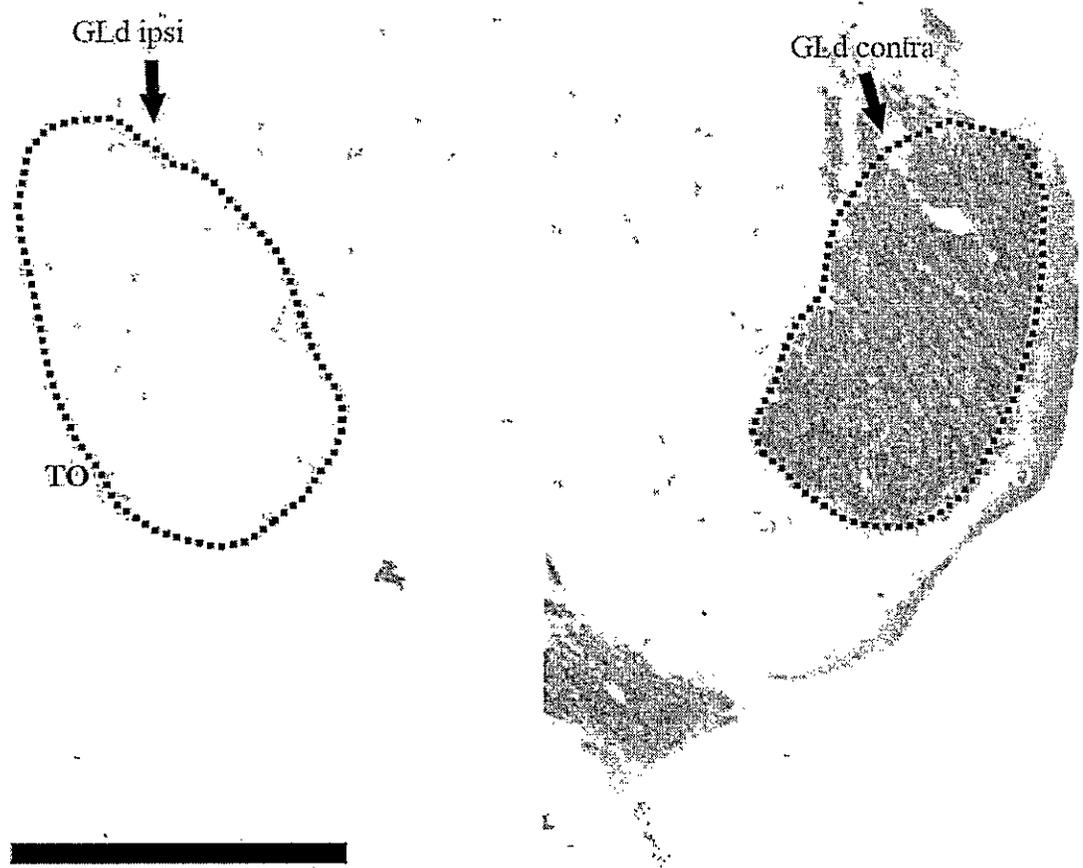


Figura 47.

GLd de *C.talarum* en un plano Horizontal. Los terminales marcados con CTB se observan en negro. Arriba es rostral; abajo es caudal; borde izquierdo y derecho es lateral. Línea blanca es medial. GLd contra: Geniculado Lateral dorsal contralateral. GLd ipsi: Geniculado Lateral dorsal ipsilateral. TO: tracto óptico. Barra Calibración: 1mm

4.3.2 Colículo Superior –CS–

Las proyecciones retinales al CS (en las especies estudiadas) se caracterizan por presentar un desarrollo normal comparado con otros mamíferos.

En el CS de *Octodon degus*, se observa claramente la presencia de las tres láminas superficiales descritas en los amniotas: stratum zonale (SZ), stratum griseum superficiales (SGS), y stratum opticum (SO) (Figura). Las proyecciones retinianas al CS son principalmente contralaterales (figura 48, 50 y 52), abarcando en toda su extensión a las regiones SGS y SO. La densidad de los terminales difiere en ambas regiones, siendo apreciablemente menor en SO.

En el *Degus* las proyecciones ipsilaterales al CS presentan un leve desarrollo (Figura 49, 51 y 53). Estas proyecciones son también de tipo “parche”, y comprenden principalmente la región rostral del SO, en parte de su extensión latero-medial.

Los resultados sugieren que *Degus* posee un CS con una leve representación binocular.

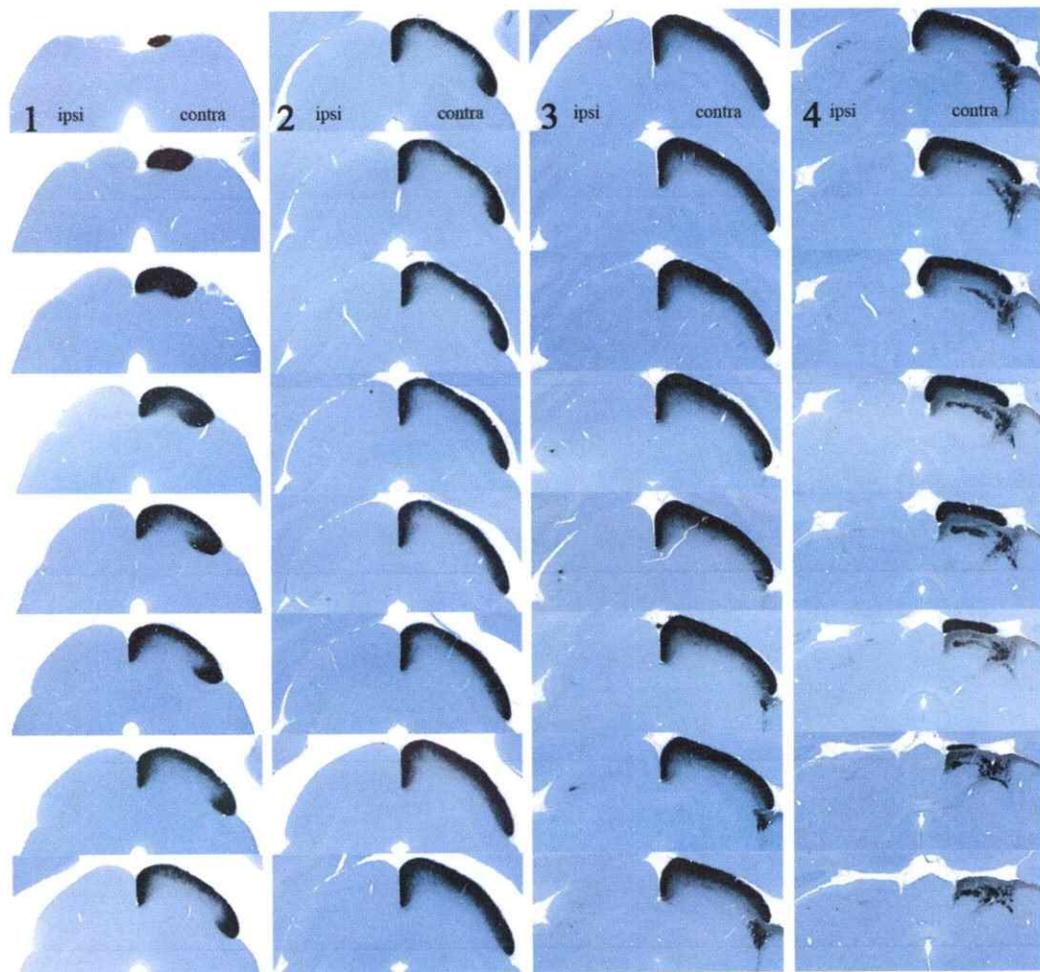


Figura 48.

Serie Transversal de cortes cerebrales (30 μm) del CS en *O. degus*. Corte revelados contra CTB (negro) y contrateñidos con Giemsa (azul). 1-5 representa columnas en el sentido rostro-caudal. Contra e Ipsi representa columnas contralaterales e ipsilaterales. Arriba de cada rectángulo es dorsal, abajo ventral, y a los costados es lateral.

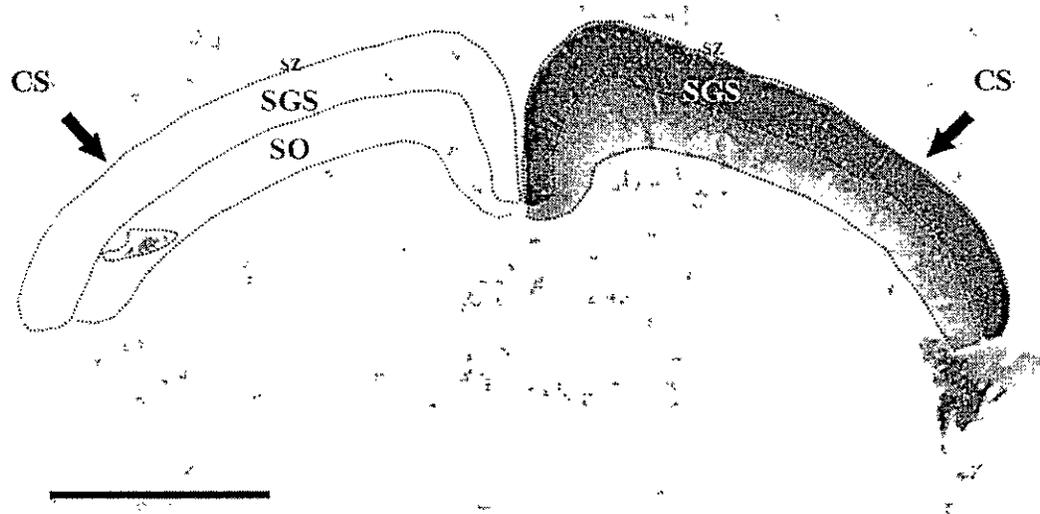


Figura 49.

CS de *O. degus* en un plano Transversal. A la derecha se observa el CS contralateral. A la izquierda se observa el CS ipsilateral. Los terminales marcados con CTB se observan en negro. Arriba es dorsal; abajo es ventral; borde izquierdo y derecho es lateral. SZ: Stratum Zonale. SGS: Stratum Griseum Superficiale. SO: Stratum Opticum. "I" proyección ipsilateral. Barra Calibración: 1mm

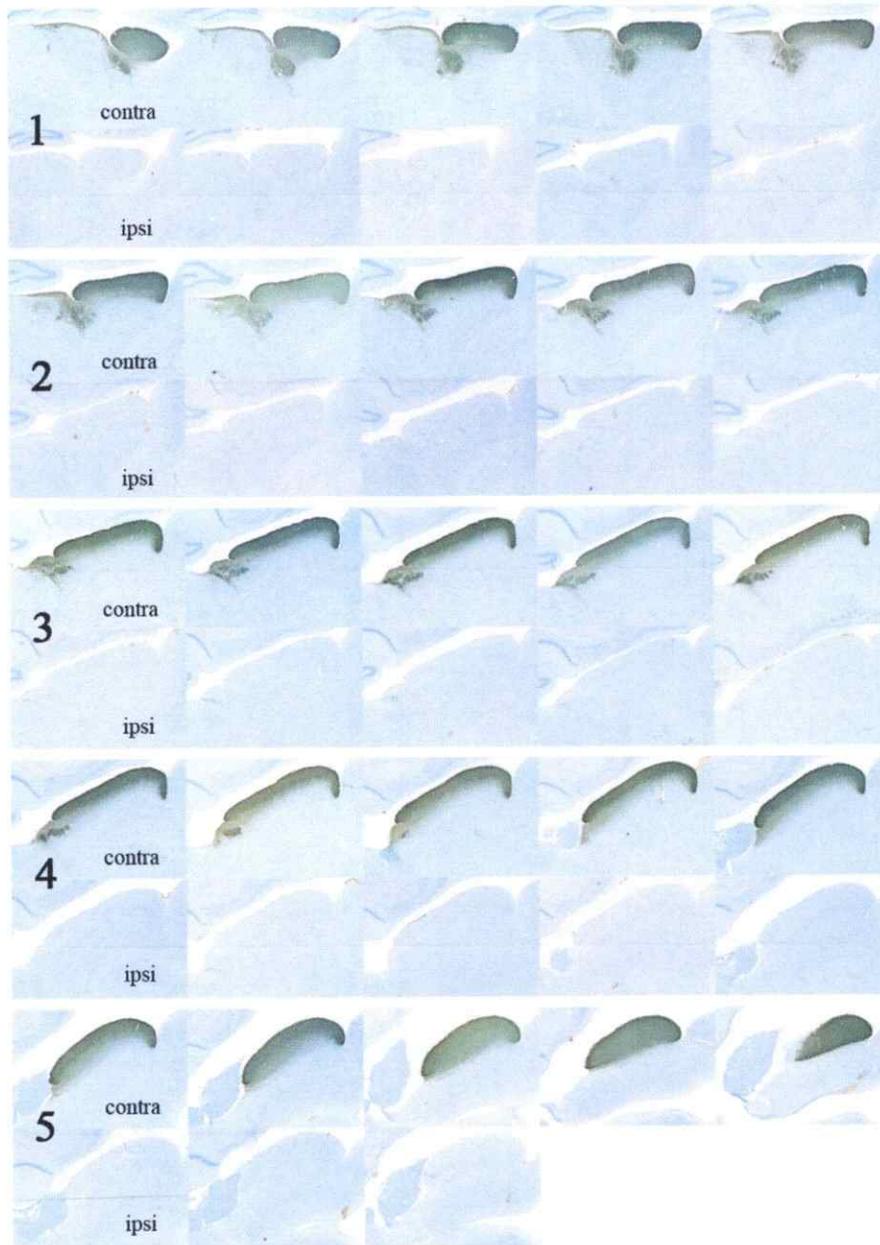


Figura 50

Serie Sagital de cortes cerebrales (30 μ m) del CS en *O. degus*. Corte revelados contra CTB (negro) y contrateñidos con Giemsa (azul). 1-5 representa filas en el sentido rostro-caudal. Contra e Ipsi representa filas contralaterales e ipsilaterales. Arriba de cada rectángulo es dorsal, abajo ventral, a la izquierda es rostral y a la derecha es caudal.

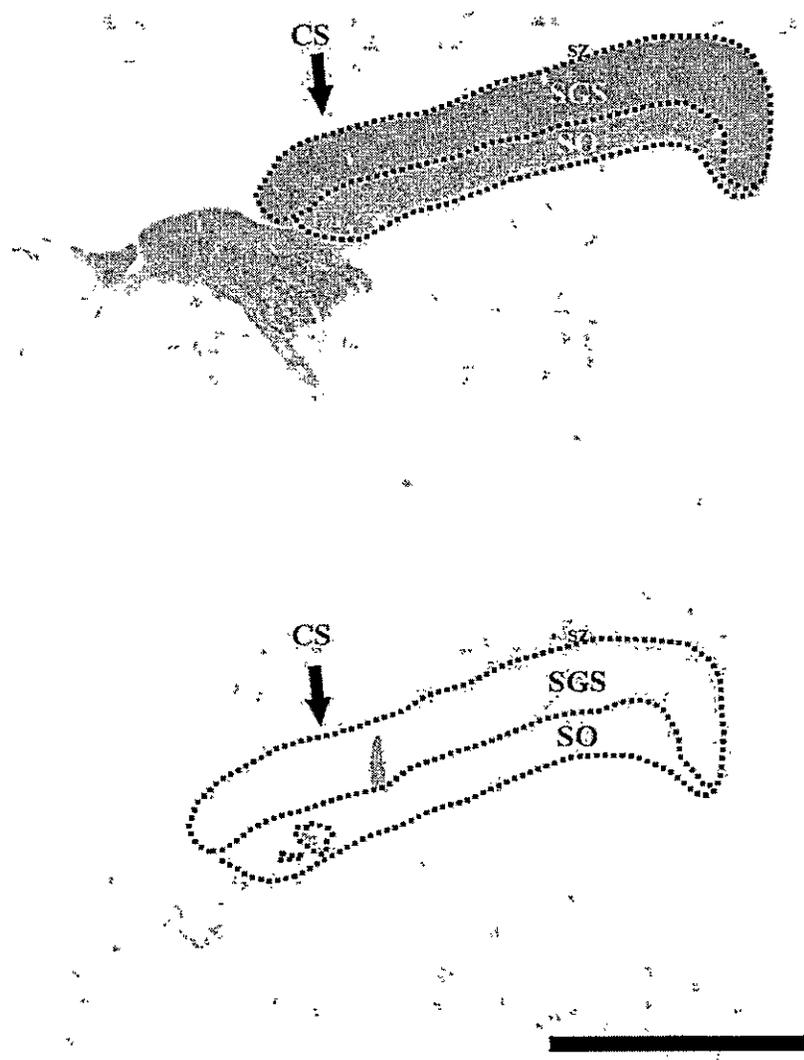


Figura 51.

CS de *O. degus* en un plano Sagital. Arriba se observa el CS contralateral. Abajo se observa el CS ipsilateral. Los terminales marcados con CTB se observan en negro. Arriba es dorsal; abajo es ventral; borde izquierdo es rostral y derecho es caudal. SZ: Stratum Zonale. SGS: Stratum Griseum Superciale. SO: Stratum Opticum. "i" proyección ipsilateral. Barra Calibración: 1mm

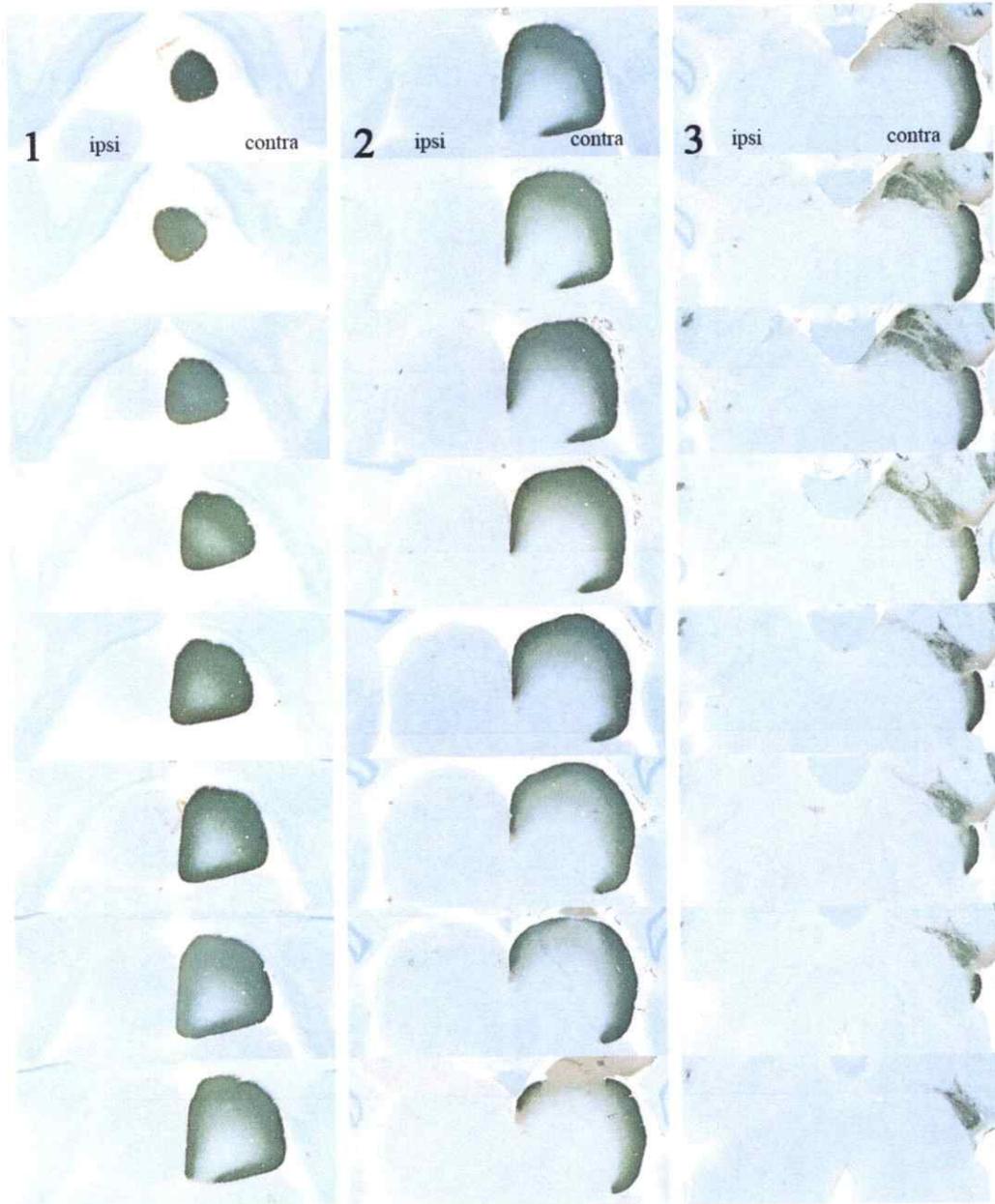


Figura 52.

Serie Horizontal de cortes cerebrales (30 μ m) del CS en *O. degus*. Corte revelados contra CTB (negro) y contrateñidos con Giemsa (azul). 1-3 representa columnas en el sentido rostro-caudal. Contra e Ipsi representa columnas contralaterales e ipsilaterales. Arriba de cada rectángulo es rostral, abajo caudal, a los costados es lateral.

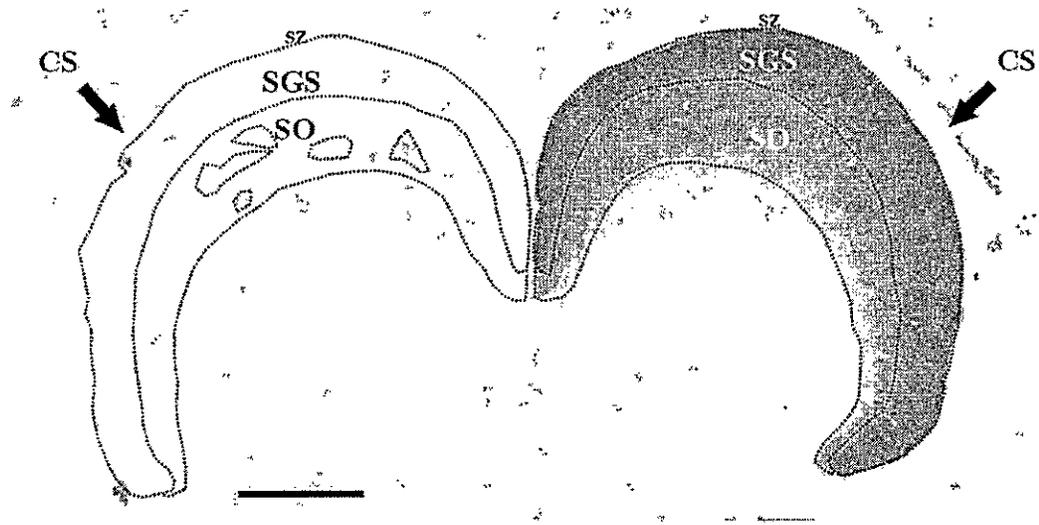


Figura 53.

CS de *O. degus* en un plano Horizontal. Ala derecha se observa el CS contralateral. A la izquierda se observa el CS ipsilateral. Los terminales marcados con CTB se observan en negro. Arriba es rostral; abajo es caudal; borde izquierdo y derecho es lateral. SZ: Stratum Zonale. SGS: Stratum Griseum Superfiale. SO: Stratum Opticum. "I" proyección ipsilateral. Barra Calibración: 1mm

En el CS del *Lunatus*, se observa claramente la presencia de las tres láminas superficiales descritas en los amniotas: stratum zonale (SZ), stratum griseum superficiales (SGS), y stratum opticum (SO) (Figura 54, 56 y 58). Las proyecciones retinianas al CS son principalmente contralaterales (figura 55, 57 y 59), abarcando en toda su extensión a las regiones SGS y SO. La densidad de los terminales difiere en ambas regiones, siendo apreciablemente menor en SO.

En *Octodon lunatus* las proyecciones ipsilaterales al CS presentan un mayor desarrollo que en las otras tres especies en estudio (Figura 55, 57 y 59). Estas proyecciones son también de tipo "parche", y comprenden principalmente la región rostral del SO, en su extensión latero-medial. En el plano de corte transversal, se observa que los parches de terminales ipsilaterales se acompañan, en el SO contralateral, de una "imagen especular" de parches de disminución en la densidad de terminales retinianos, que recuerda a la situación observada en el GLd. (Figura 46).

Los resultados sugieren que *Lunatus* posee un CS con una representación binocular.

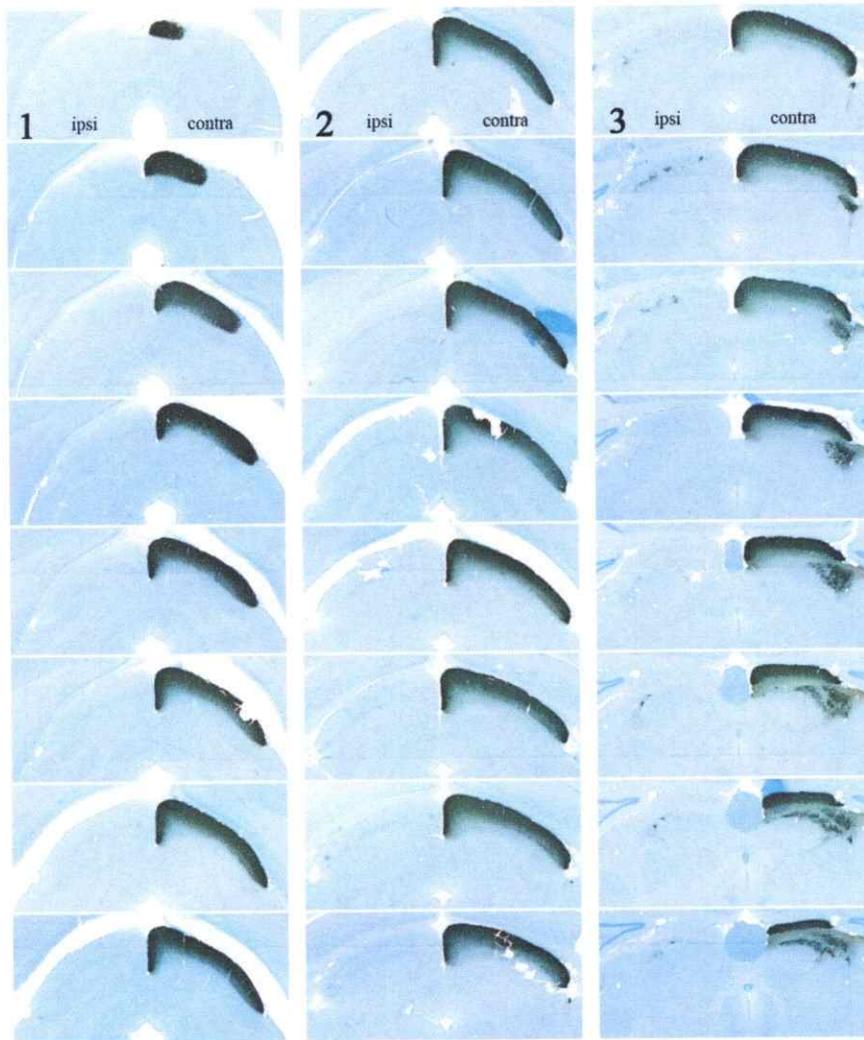


Figura 54. Serie Transversal de cortes cerebrales (30 μ m) del CS en *O.lunatus*. Corte revelados contra CTB (negro) y contrateñidos con Giemsa (azul). 1-3 representa columnas en el sentido rostro-caudal. Contra e Ipsi representa columnas contralaterales e ipsilaterales. Arriba de cada rectángulo es dorsal, abajo ventral, y a los costados es lateral.

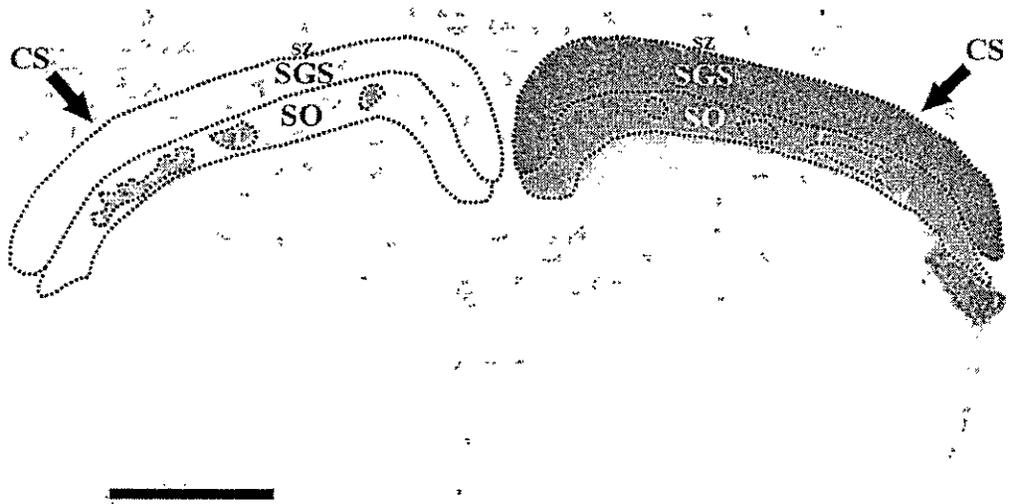


Figura 55.

CS de *O. luntaus* en un plano Transversal. A la derecha se observa el CS contralateral. A la izquierda se observa el CS ipsilateral. Los terminales marcados con CTB se observan en negro. . Arriba es dorsal; abajo es ventral; borde izquierdo y derecho es lateral. CS: Coliculo Superior. SZ: Stratum Zonale. SGS: Stratum Griseum Superiale. SO: Stratum Opticum. "i" proyección ipsilateral. Barra Calibración: 1mm



Figura 56.
Serie Sagital de cortes cerebrales (30 μ m) del CS en *O. lunatus*. Corte revelados contra CTB (negro) y contrateñidos con Giemsa (azul). 1-5 representa filas en el sentido rostro-caudal. Contra e Ipsi representa filas contralaterales e ipsilaterales. Arriba de cada rectángulo es dorsal, abajo ventral, a la izquierda es rostral y a la derecha es caudal.

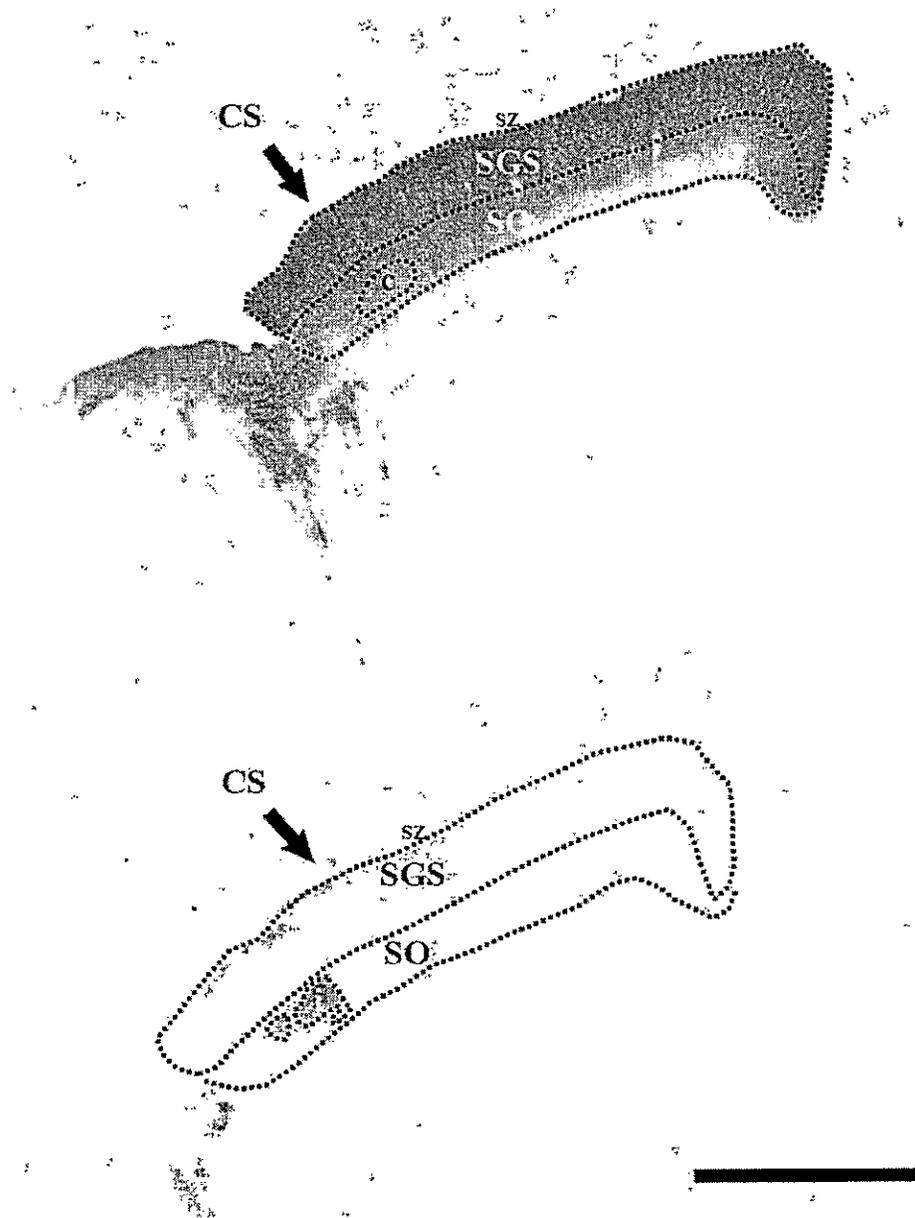


Figura 57.

CS de *O. hirtaus* en un plano Sagital. Arriba se observa el CS contralateral. Abajo se observa el CS ipsilateral. Los terminales marcados con CTB se observan en negro. Arriba es dorsal; abajo es ventral; borde izquierdo es rostral y derecho es caudal. CS: Colículo Superior. SZ: Stratum Zonale. SGS: Stratum Griseum Superficiale. SO: Stratum Opticum. "i" proyección ipsilateral. "c" proyección ipsilateral del ojo no inyectado. Barra Calibración: 1mm

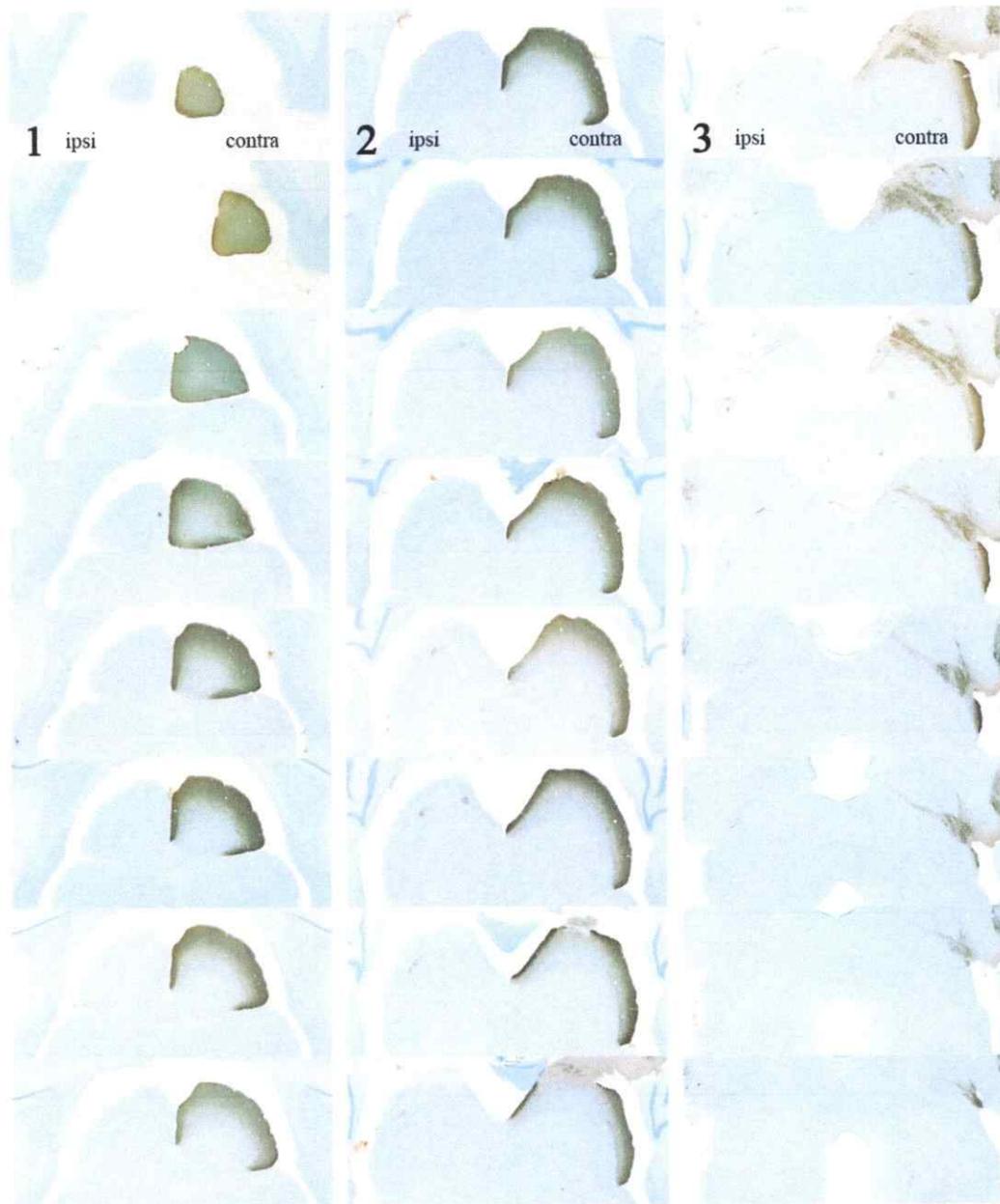


Figura 58.

Serie Horizontal de cortes cerebrales (30 μm) del CS en *O. lunatus*. Corte revelados contra CTB (negro) y contrateñidos con Giemsa (azul). 1-3 representa columnas en el sentido rostro-caudal. Contra e Ipsi representa columnas contralaterales e ipsilaterales. Arriba de cada rectángulo es rostral, abajo caudal, a los costados es lateral.

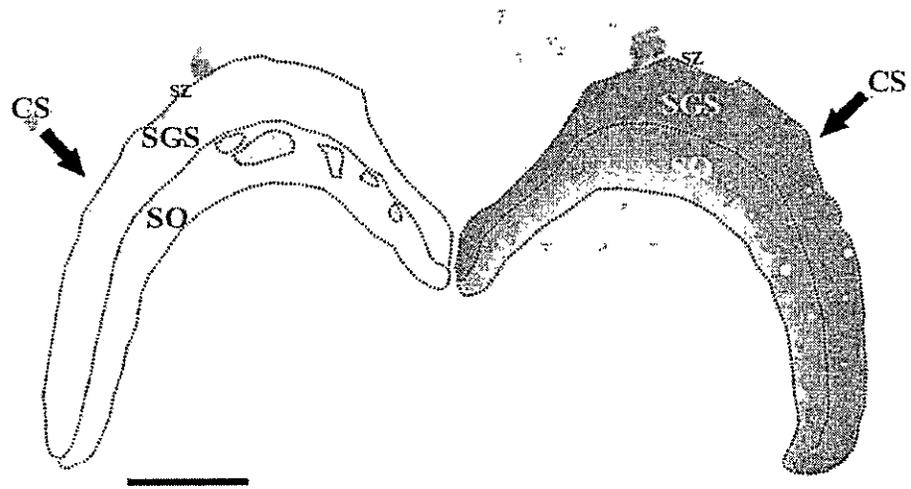


Figura 59.

CS de *O. luntaus* en un plano Horizontal. A la derecha se observa el CS contralateral. A la izquierda se observa el CS ipsilateral. Los terminales marcados con CTB se observan en negro. Arriba es rostral; abajo es caudal; borde izquierdo y derecho es lateral. CS: Colículo Superior. SZ: Stratum Zonale. SGS: Stratum Griseum Superiale. SO: Stratum Opticum. "i" proyección ipsilateral. Barra Calibración: 1mm

En el CS de *Spalacopus cyanus*, se observa claramente la presencia de las tres láminas superficiales descritas en los amniotas: stratum zonale (SZ), stratum griseum superficiales (SGS), y stratum opticum (SO) (Figura). Las proyecciones retinianas al CS son principalmente contralaterales (Figura 60, 62 y 64), abarcando en toda su extensión a las regiones SGS y SO. La densidad de los terminales difiere en ambas regiones, siendo apreciablemente menor en SO.

En *Cururo* las proyecciones ipsilaterales al CS presentan una proyección tipo *traza*, y es considerablemente menor cuando se le compara con *Degus* y *Lunatus* (Figura 61, 63 y 65). Estas proyecciones *traza* comprenden principalmente la región rostral del SO, en parte de su extensión latero-medial.

Los resultados sugieren fuertemente, que *Cururo* no posee un CS con representación binocular.

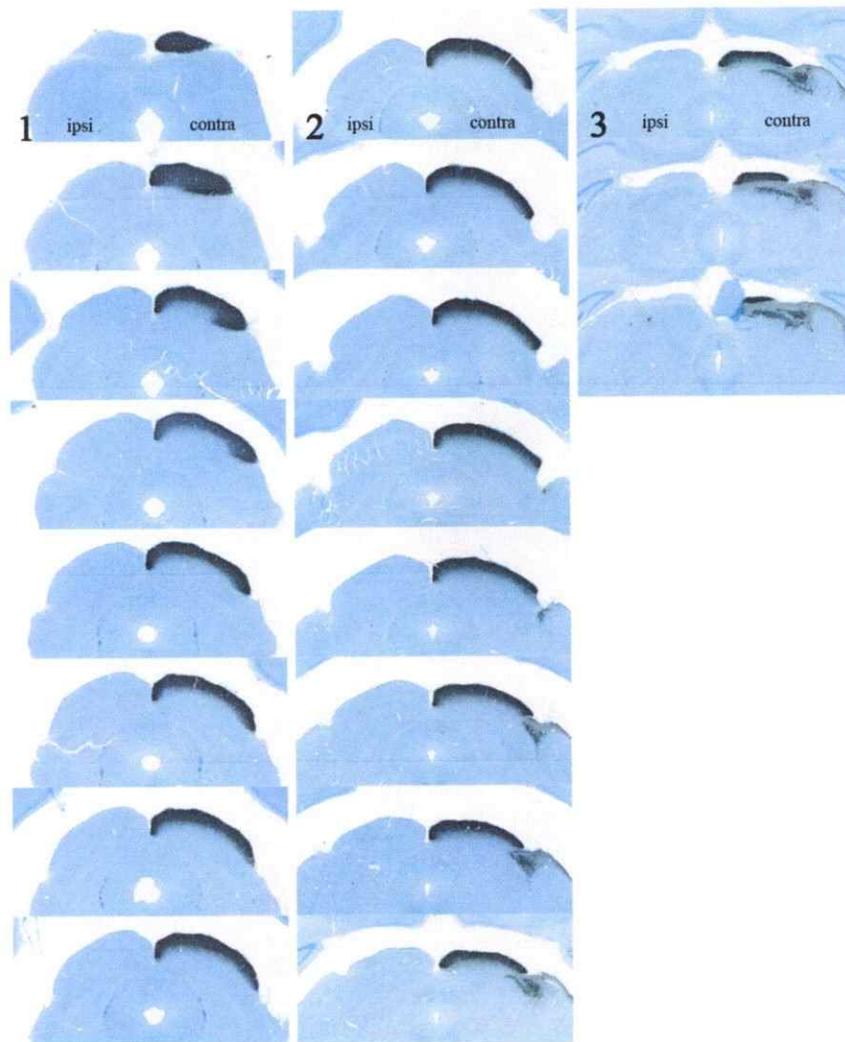


Figura 60.

Serie Transversal de cortes cerebrales (30 μ m) del CS en *S. cyanus*. Corte revelados contra CTB (negro) y contrateñidos con Giemsa (azul). 1-3 representa columnas en el sentido rostro-caudal. Contra e Ipsi representa columnas contralaterales e ipsilaterales. Arriba de cada rectángulo es dorsal, abajo ventral, y a los costados es lateral.

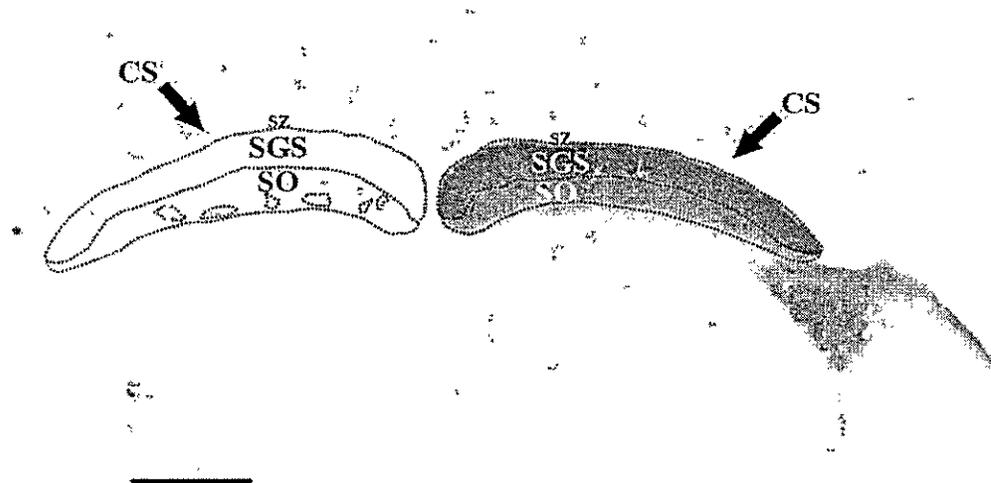


Figura 61.

CS de *S.cyanus* en un plano Transversal. A la derecha se observa el CS contralateral. A la izquierda se observa el CS ipsilateral. Los terminales marcados con CTB se observan en negro. Arriba es dorsal; abajo es ventral; borde izquierdo y derecho es lateral. CS: Colículo Superior. SZ: Stratum Zonale. SGS: Stratum Griseum Superiale. SO: Stratum Opticum. "i" proyección ipsilateral. Barra Calibración: 1mm

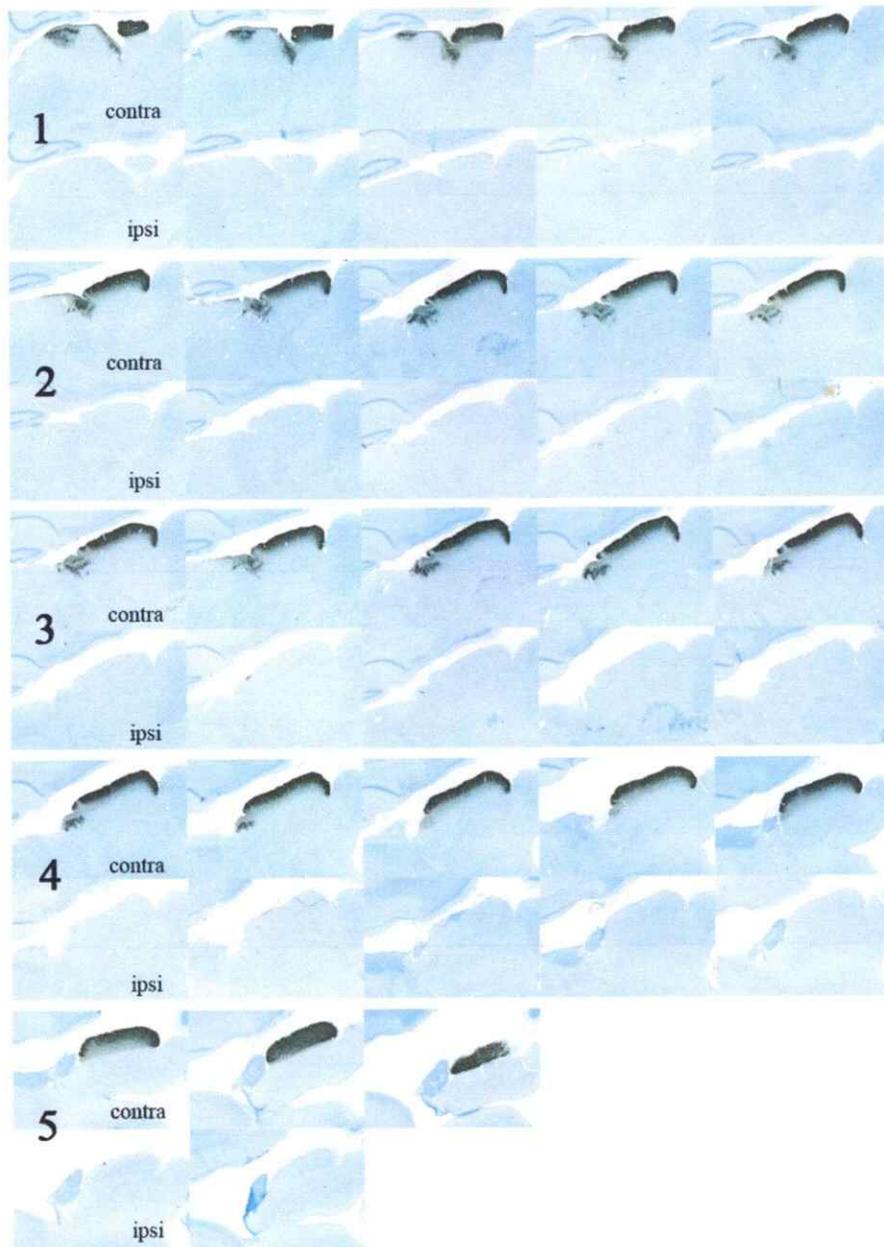


Figura 62.

Serie Sagital de cortes cerebrales (30 μ m) del CS en *S.cyanus*. Corte revelados contra CTB (negro) y contrateñidos con Giemsa (azul). 1-5 representa filas en el sentido rostro-caudal. Contra e Ipsi representa filas contralaterales e ipsilaterales. Arriba de cada rectángulo es dorsal, abajo ventral, a la izquierda es rostral y a la derecha es caudal.

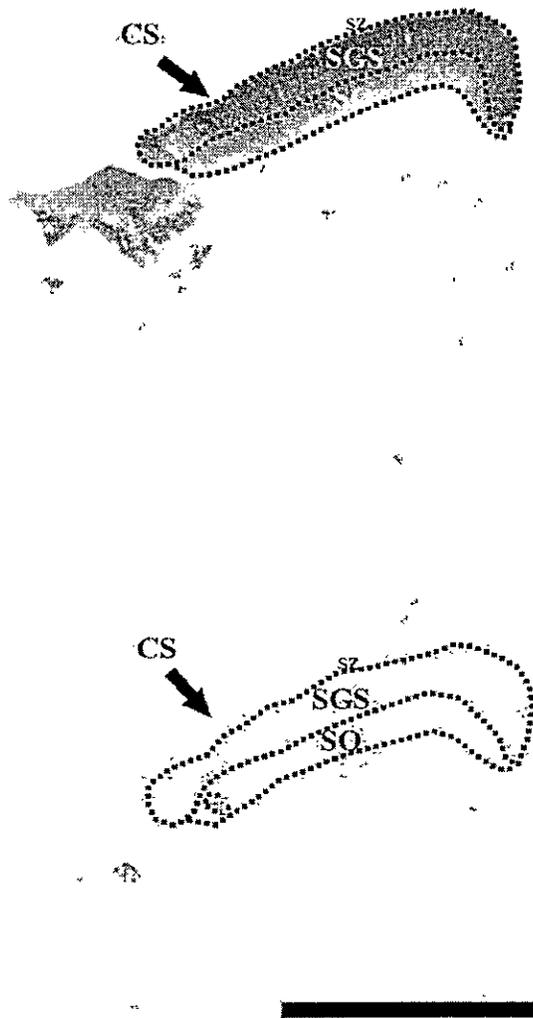


Figura 63.

CS de *S. cyanus* en un plano Sagital. Arriba se observa el CS contralateral. Abajo se observa el CS ipsilateral. Los terminales marcados con CTB se observan en negro. Arriba es dorsal; abajo es ventral; borde izquierdo es rostral y derecho es caudal. CS: Coliculus Superior. SZ: Stratum Zonale. SGS: Stratum Griseum Superfiale. SO: Stratum Opticum. "I" proyección ipsilateral. Barra Calibración: 1mm

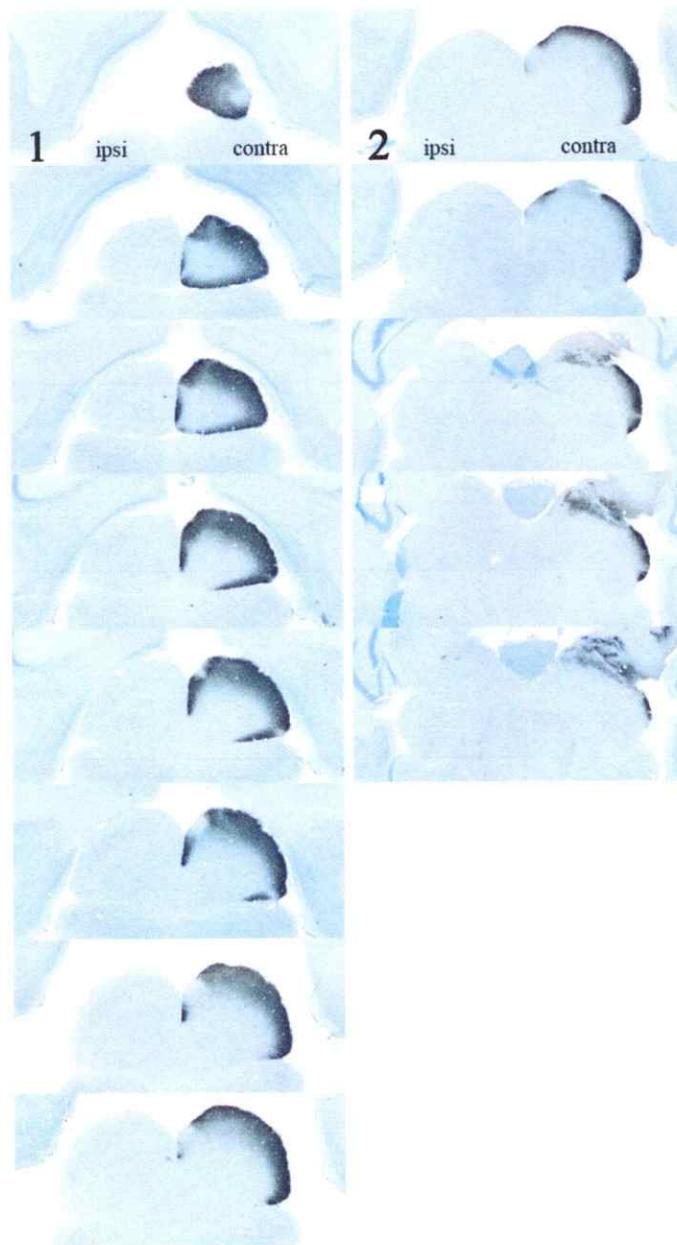


Figura 64.

Serie Horizontal de cortes cerebrales (30 μm) del CS en *S.cyanus*. Corte revelados contra CTB (negro) y contrateñidos con Giemsa (azul). 1-2 representa columnas en el sentido rostro-caudal. Contra e Ipsi representa columnas contralaterales e ipsilaterales. Arriba de cada rectángulo es rostral, abajo caudal, a los costados es lateral.

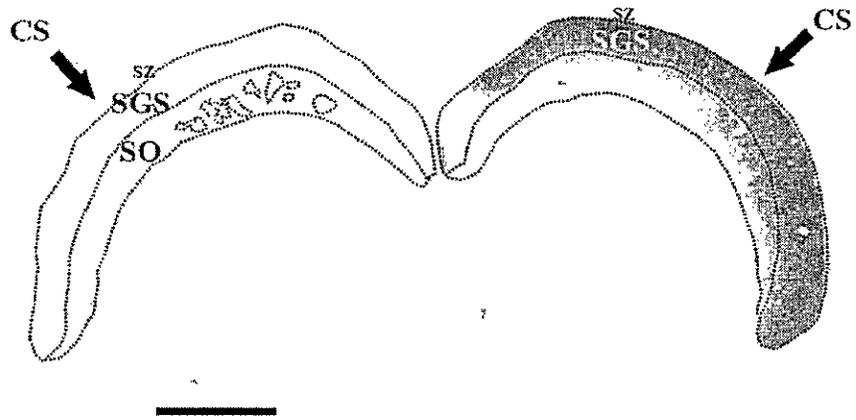


Figura 65.

CS de *S. cyanus* en un plano Horizontal. Ala derecha se observa el CS contralateral. A la izquierda se observa el CS ipsilateral. Los terminales marcados con CTB se observan en negro. Arriba es rostral; abajo es caudal; borde izquierdo y derecho es lateral. CS: Colículo Superior. SZ: Stratum Zonale. SGS: Stratum Griseum Superiale. SO: Stratum Opticum. "I" proyección ipsilateral. Barra Calibración: 1mm

En el CS de *Ctenomys talarum*, se observa claramente la presencia de las tres láminas superficiales descritas en los amniotas: stratum zonale (SZ), stratum griseum

superficiales (SGS), y stratum opticum (SO) (Figura 66, 68 y 70). Las proyecciones retinianas al CS son principalmente contralaterales (Figura 67, 69 y 71), abarcando en toda su extensión a las regiones SGS y SO. La densidad de los terminales difiere en ambas regiones, siendo apreciablemente menor en SO.

En *Tuco Tuco* las proyecciones ipsilaterales al CS presentan una proyección tipo *traza* (similar a la del *Cururo*), y es considerablemente menor cuando se le compara con *Degus* y *Lunatus* (Figura 40). Estas proyecciones *traza* comprenden principalmente la región rostral del SO, en parte de su extensión latero-medial.

Los resultados sugieren fuertemente, que *Tuco Tuco* no posee un CS con representación binocular.

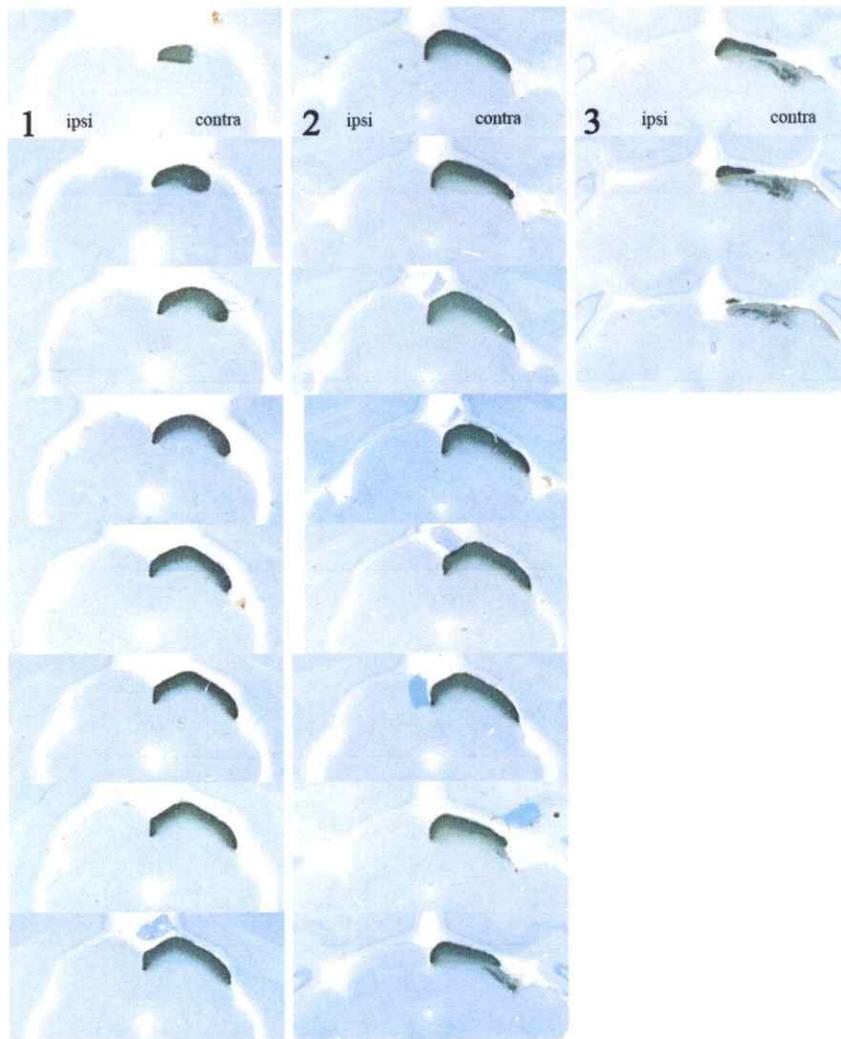


Figura 66.

Serie Transversal de cortes cerebrales (30 μ m) del CS en *C.talarum*. Corte revelados contra CTB (negro) y contrateñidos con Giemsa (azul). 1-3 representa columnas en el sentido rostro-caudal. Contra e Ipsi representa columnas contralaterales e ipsilaterales. Arriba de cada rectángulo es dorsal, abajo ventral, y a los costados es lateral.

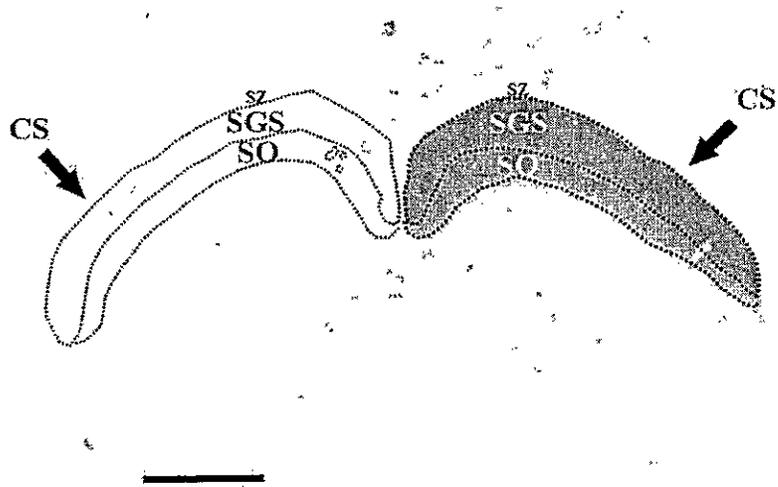


Figura 67.

CS de *C.tlaxum* en un plano Transversal. Ala derecha se observa el CS contralateral. A la izquierda se observa el CS ipsilateral. Los terminales marcados con CTB se observan en negro. Arriba es dorsal; abajo es ventral; borde izquierdo y derecho es lateral. CS: Colículo Superior. SZ: Stratum Zonale. SGS: Stratum Griseum Superiale. SO: Stratum Opticum. "i" proyección ipsilateral. Barra Calibración: 1mm

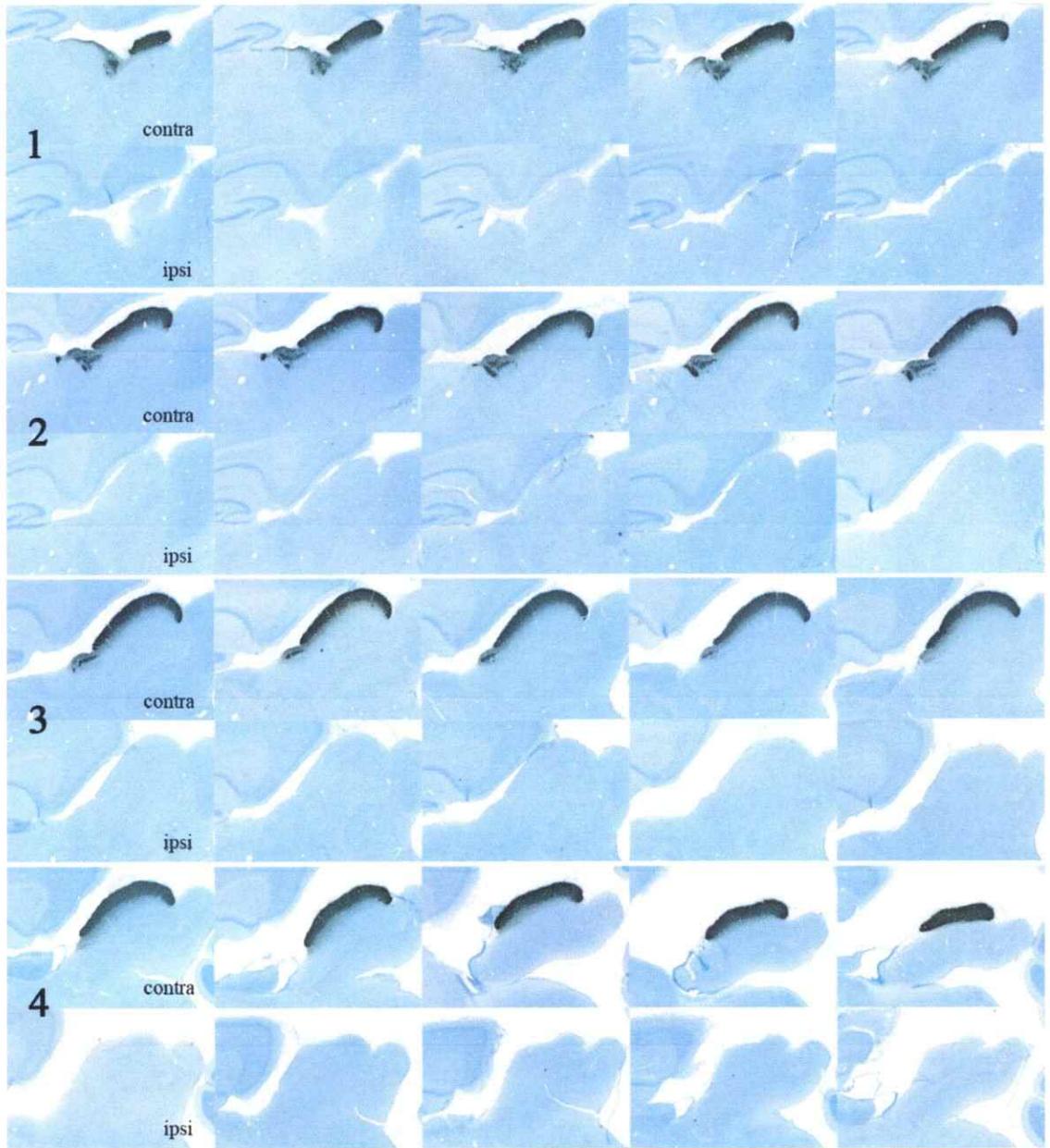


Figura 68.

Serie Sagital de cortes cerebrales ($30\ \mu\text{m}$) del CS en *C. talarum*. Corte revelados contra CTB (negro) y contrateñidos con Giemsa (azul). 1-4 representa filas en el sentido rostro-caudal. Contra e Ipsi representa filas contralaterales e ipsilaterales. Arriba de cada rectángulo es dorsal, abajo ventral, a la izquierda es rostral y a la derecha es caudal.

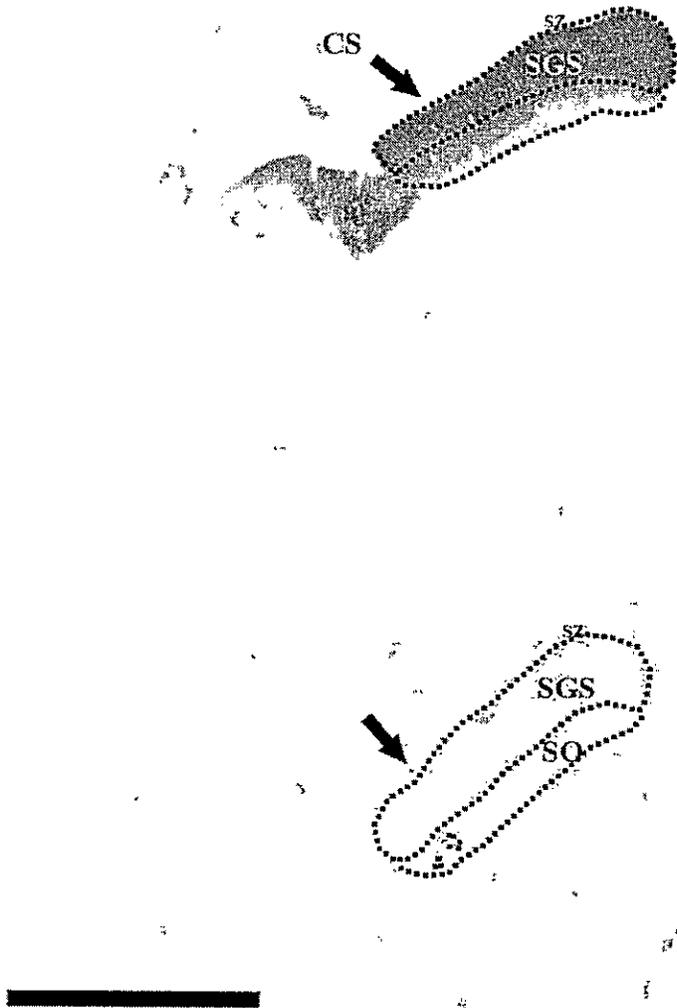


Figura 69.

CS de *C. tlarum* en un plano Sagital. Arriba se observa el CS contralateral. Abajo se observa el CS ipsilateral. Los terminales marcados con CTB se observan en negro. Arriba es dorsal; abajo es ventral; borde izquierdo es rostral y derecho es caudal. CS: Colículo Superior. SZ: Stratum Zonale. SGS: Stratum Griseum Superiale. SO: Stratum Opticum. "i" proyección ipsilateral. Barra Calibración: 1mm

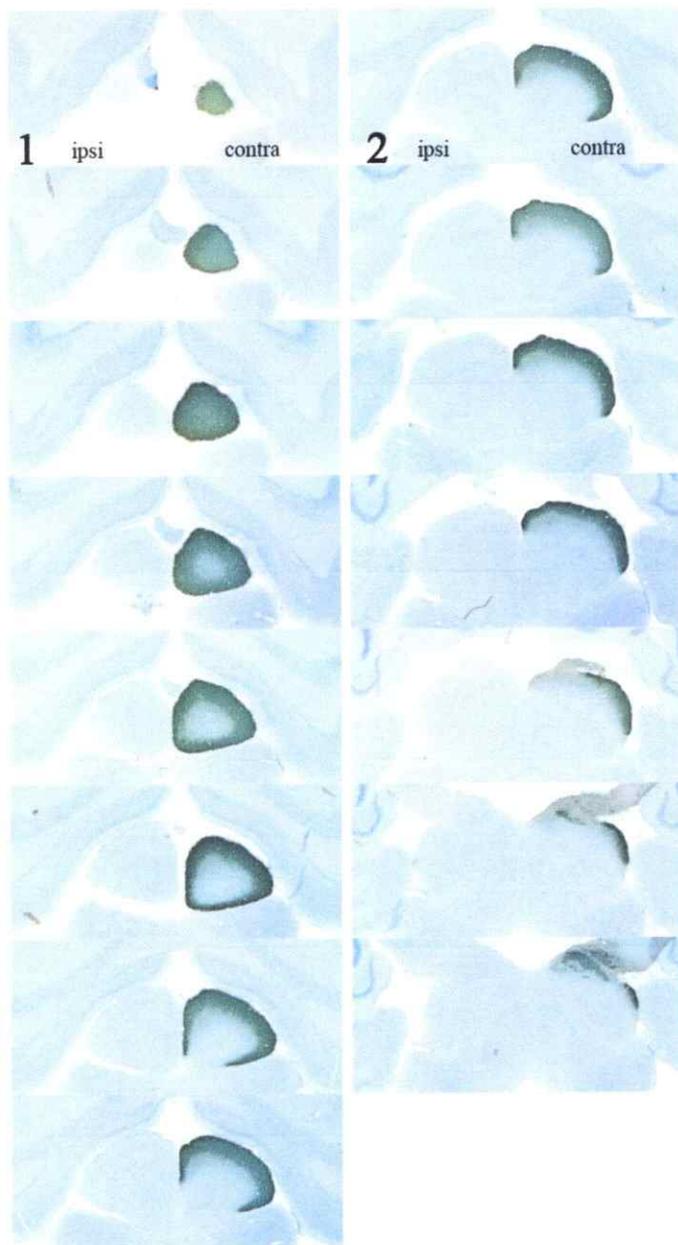


Figura 70.

Serie Horizontal de cortes cerebrales (30 μm) del CS en *C.talarum*. Corte revelados contra CTB (negro) y contrateñidos con Giemsa (azul). 1-2 representa columnas en el sentido rostro-caudal. Contra e Ipsi representa columnas contralaterales e ipsilaterales. Arriba de cada rectángulo es rostral, abajo caudal, a los costados es lateral.

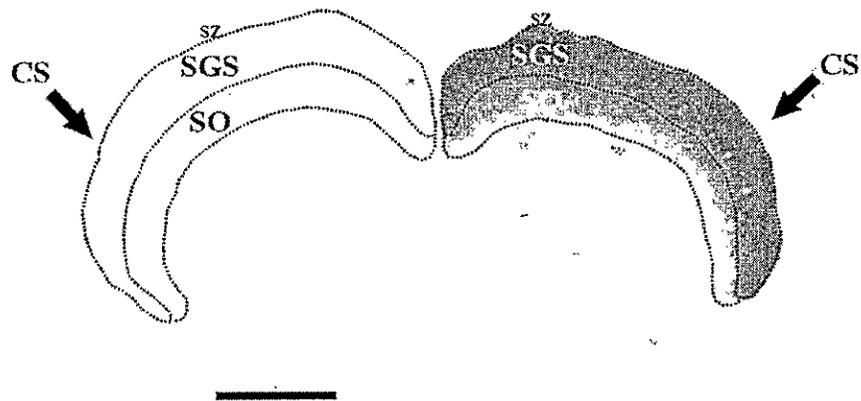


Figura 71.

CS de *C. talarum* en un plano Horizontal. Arriba se observa el CS contralateral. Abajo se observa el CS ipsilateral. Los terminales marcados con CTB se observan en negro. Arriba es rostral; abajo es caudal; borde izquierdo y derecho es lateral. CS: Coliculo Superior. SZ: Stratum Zonale. SGS: Stratum Griseum Superficiale. SO: Stratum Opticum. Barra Calibración: 1mm

4.3.3 Proyecciones a otros núcleos retino-recipientes

Con el propósito de establecer si las diferencias en las proyecciones centrales se extrapolan hacia otros núcleos retinorecipientes, decidimos medir el Núcleo Supraquiasmático –NSQ– del hipotálamo y el Núcleo Medial Terminal –NMT– del cerebro medio. Está descrito que el NSQ se encuentra involucrado en los ritmos circadianos. Por lo tanto y debido a que las especies en estudio poseen hábitos visuales marcadamente opuestos, nosotros esperamos encontrar que el tamaño del NSQ se correlacione, en alguna medida, con los hábitos visuales. El NMT es un núcleo que se encuentra relacionado con el reflejo de la estabilización de la imagen. Si los animales en estudio son “visualmente activos” debieran tener este sistema de estabilización igualmente desarrollado. Por consiguiente, no debiéramos encontrar diferencias entre los individuos: este núcleo funcionaría como un núcleo control

4.3.3.1 Núcleo supra quiasmático (NSQ)

Concordante con lo descrito en la literatura, en todas las especies estudiadas se observó una proyección contra e ipsilateral al NSQ. Esta proyección es difusa, abarca todo el núcleo y se observa una leve mayor proyección en el lado contralateral. Neuroanatómicamente no se observan claras diferencias entre los individuos (Figura 72, 73, 74 y 75).

NSQ Degus

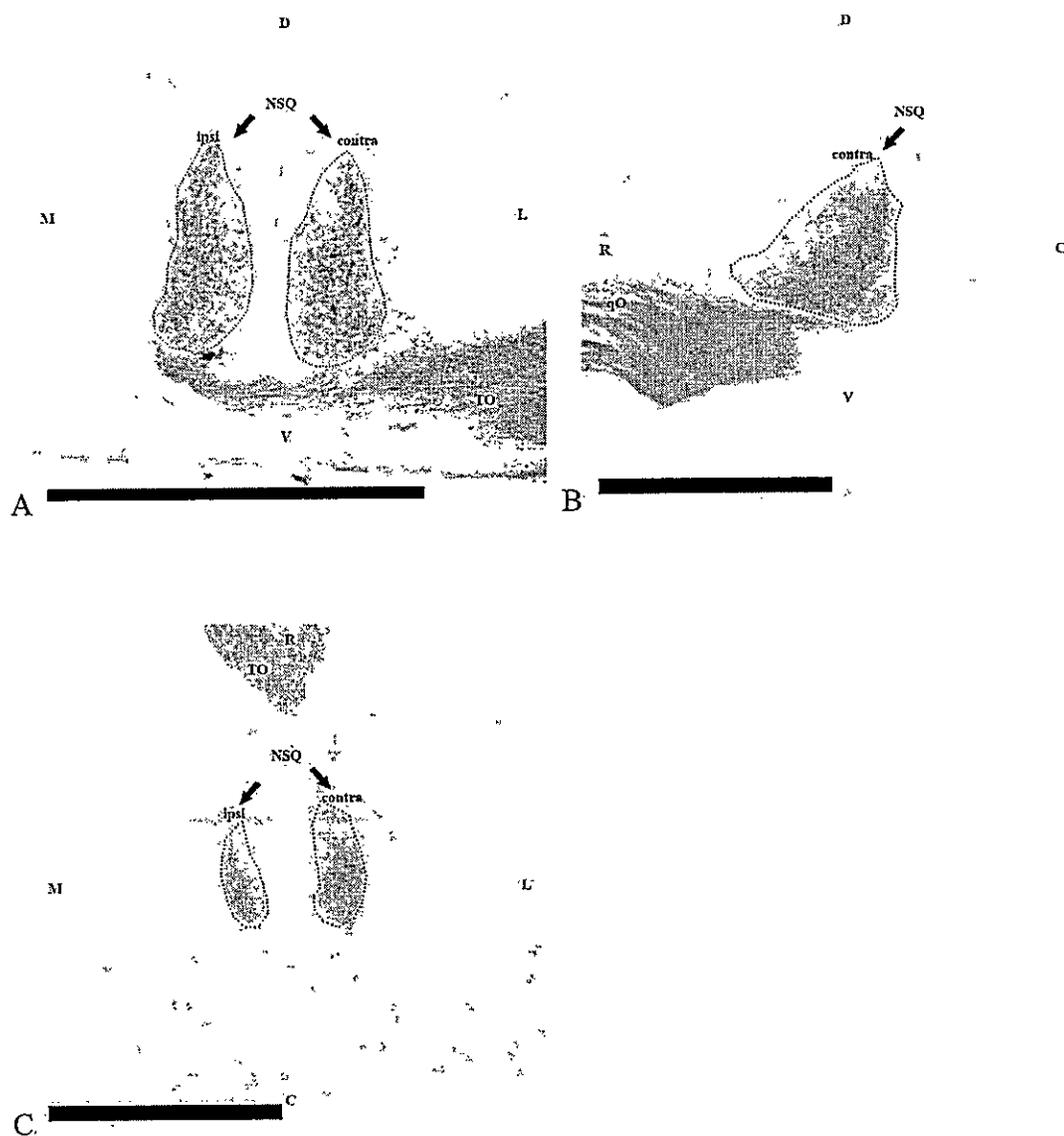


Figura 72.

NSQ de *O. degus*. A) Transversal. B) Sagital. C) Horizontal. Los terminales marcados con CTB se observan en negro. NSQ: Núcleo Supra Quiasmático. TO: Tracto Óptico. contra: contralateral. ipsi: ipsilateral. D: dorsal. V: ventral. M: medial. L: lateral. C: caudal. R: rostral.
Barra Calibración: 1mm

NSQ Lunatus

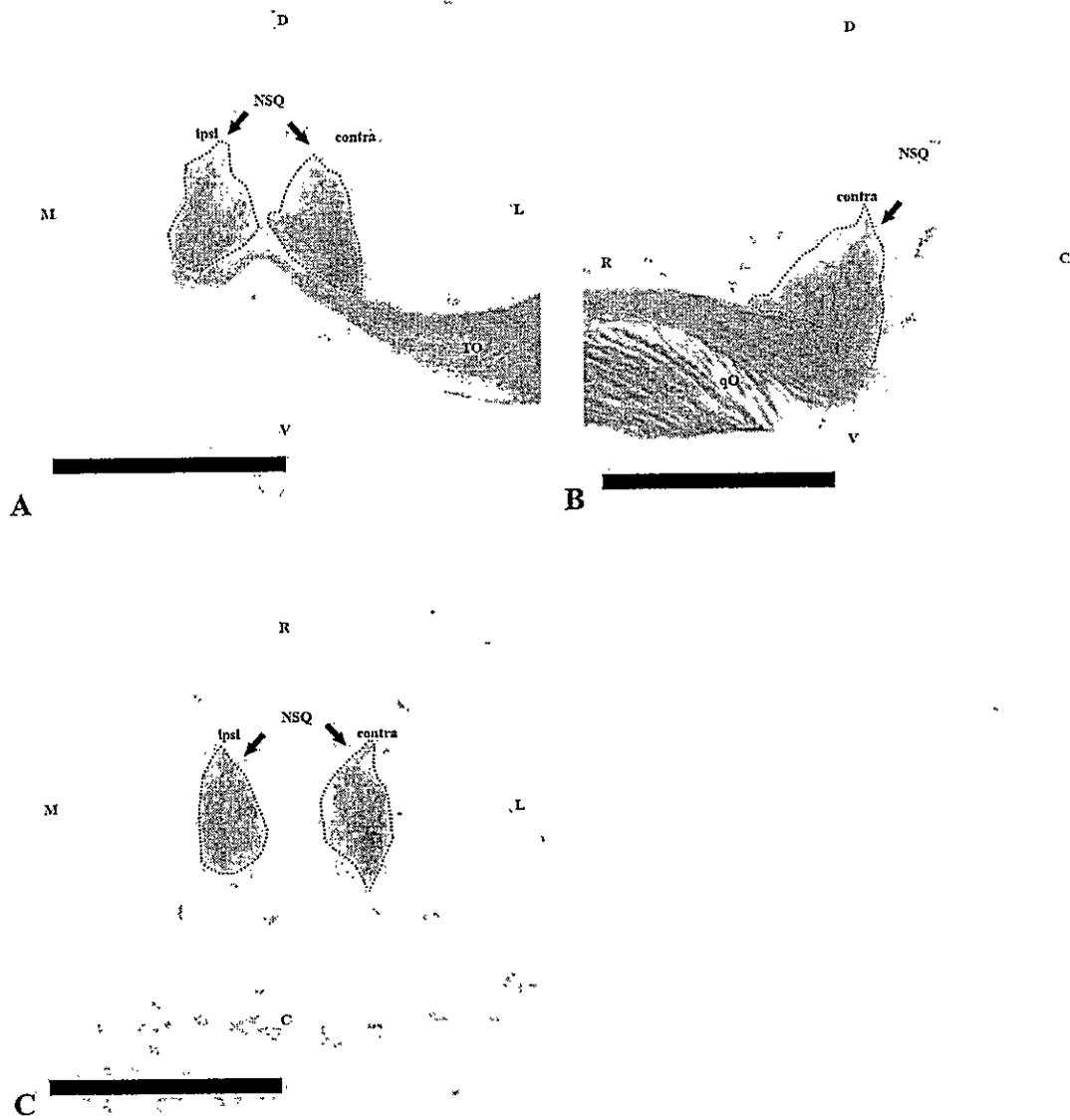


Figura 73.

NSQ de *O. lunatus*. A) Transversal. B) Sagital. C) Horizontal. Los terminales marcados con CTB se observan en negro. NSQ: Núcleo Supra Quiasmático. TO: Tracto Óptico. contra: contralateral. ipsi: ipsilateral. D: dorsal. V: ventral. M: medial. L: lateral. C: caudal. R: rostral. Barra Calibración: 1mm

NSQ Cururo

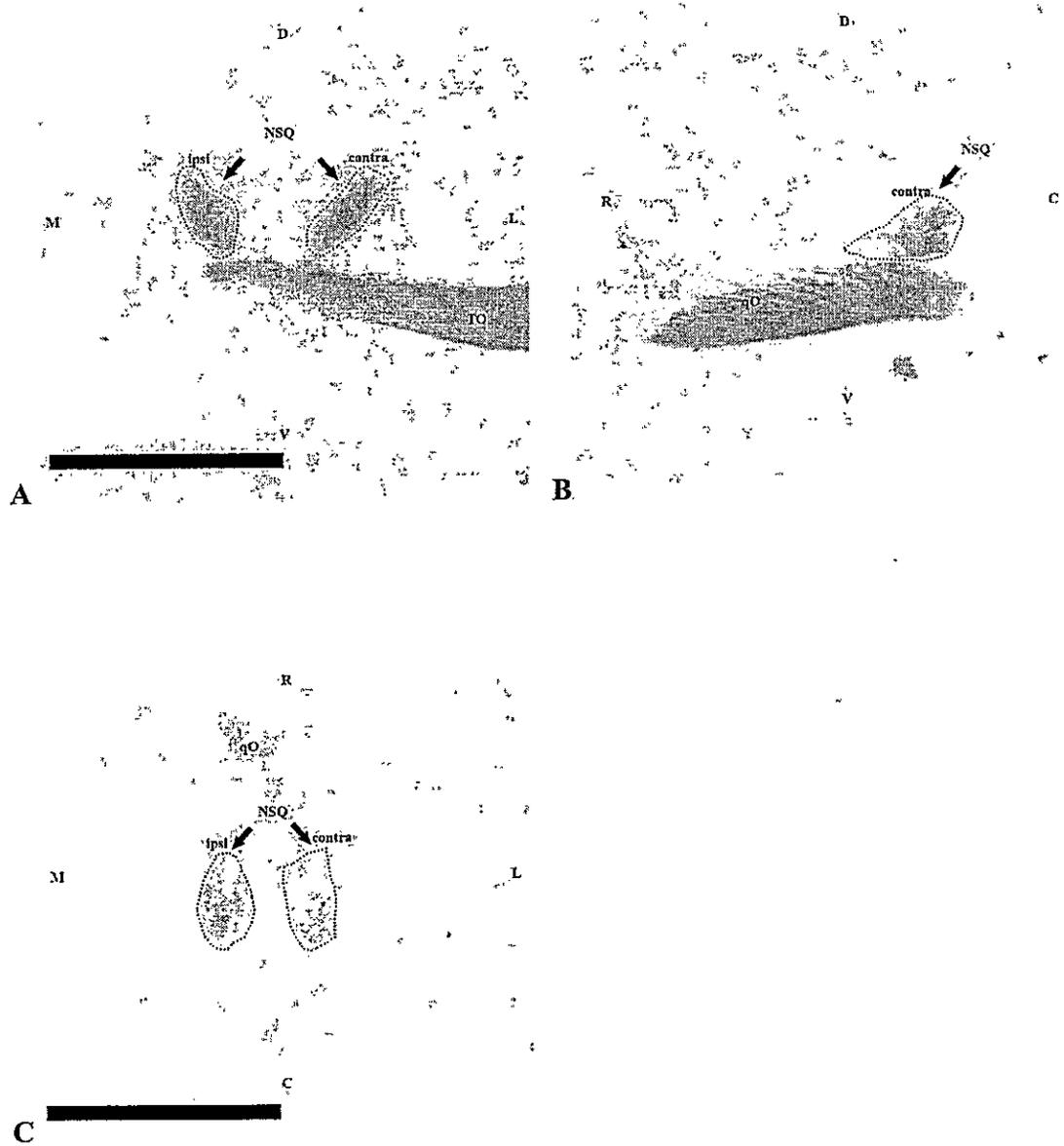


Figura 74.

NSQ de *S. cyanus*. A) Transversal. B) Sagital. C) Horizontal. Los terminales marcados con CTB se observan en negro. NSQ: Núcleo Supra Quiasmático. qO: quiasma Óptico. contra: contralateral. ipsi: ipsilateral. D: dorsal. V: ventral. M: medial. L: lateral. C: caudal. R: rostral. Barra Calibración: Imm

NSQ Tuco Tuco

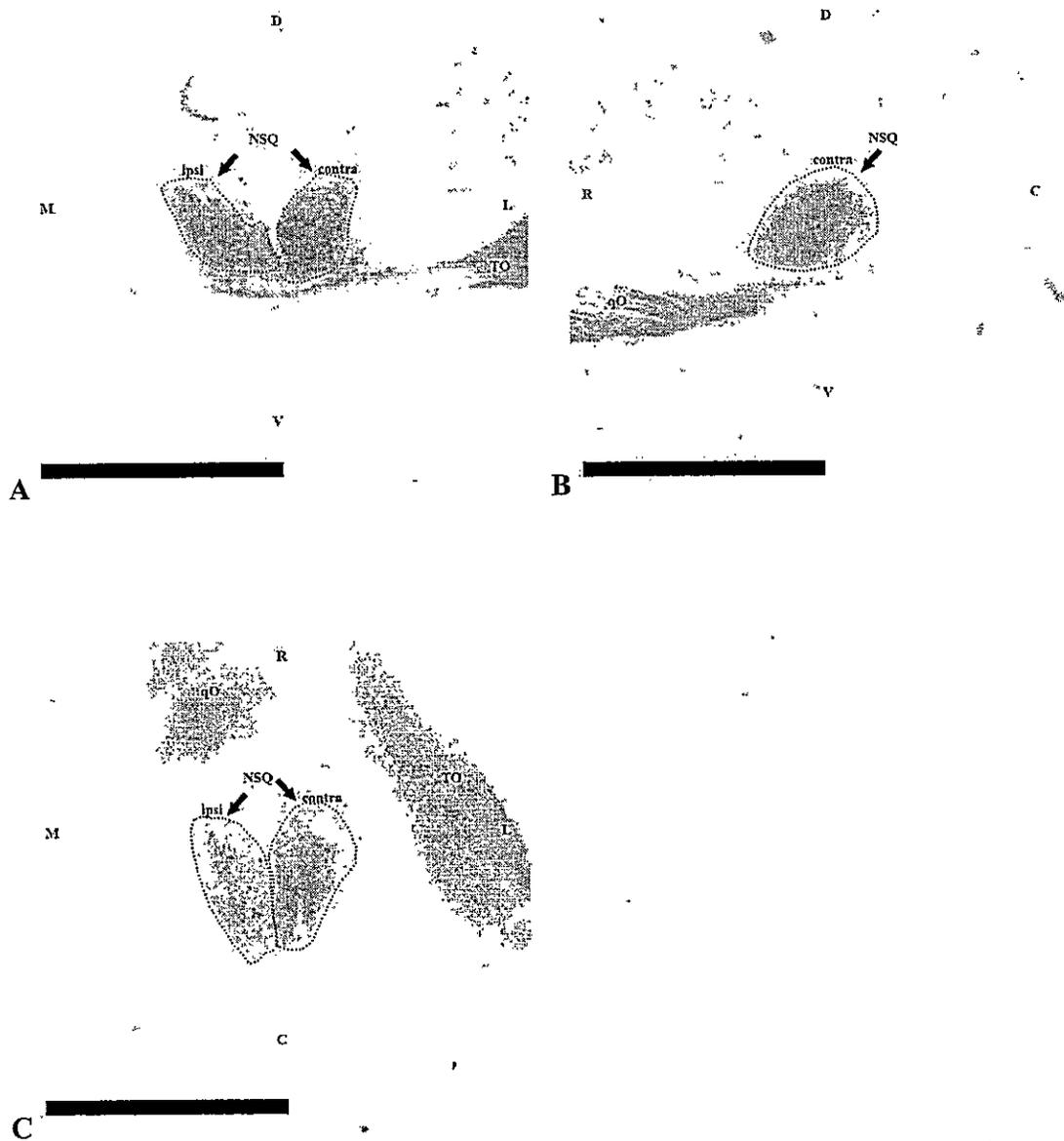


Figura 75.

NSQ de *C. talarum*. A) Transversal. B) Sagital. C) Horizontal. Los terminales marcados con CTB se observan en negro. NSQ: Núcleo Supra Quiasmático. qO: quiasma Óptico. TO: Tracto Óptico. contra: contralateral. ipsi: ipsilateral. D: dorsal. V: ventral. M: medial. L: lateral. C: caudal. R: rostral. Barra Calibración: 1mm

4.3.3.2 Núcleo medial terminal (NMT)

En todos los animales estudiados; *O. degus*, *O. lunatus*, *Scyanus* y *C. talarum*, se observó que este núcleo se encuentra normalmente desarrollado comparado con otros mamíferos. A su vez, se constató que la proyección a NMT es exclusivamente contralateral, presenta una inervación homogénea del núcleo y abarca la totalidad de éste. Neuroanatómicamente no se observan claras diferencias entre los individuos (Figura 76, 77, 78 y 79).

NMT Degus

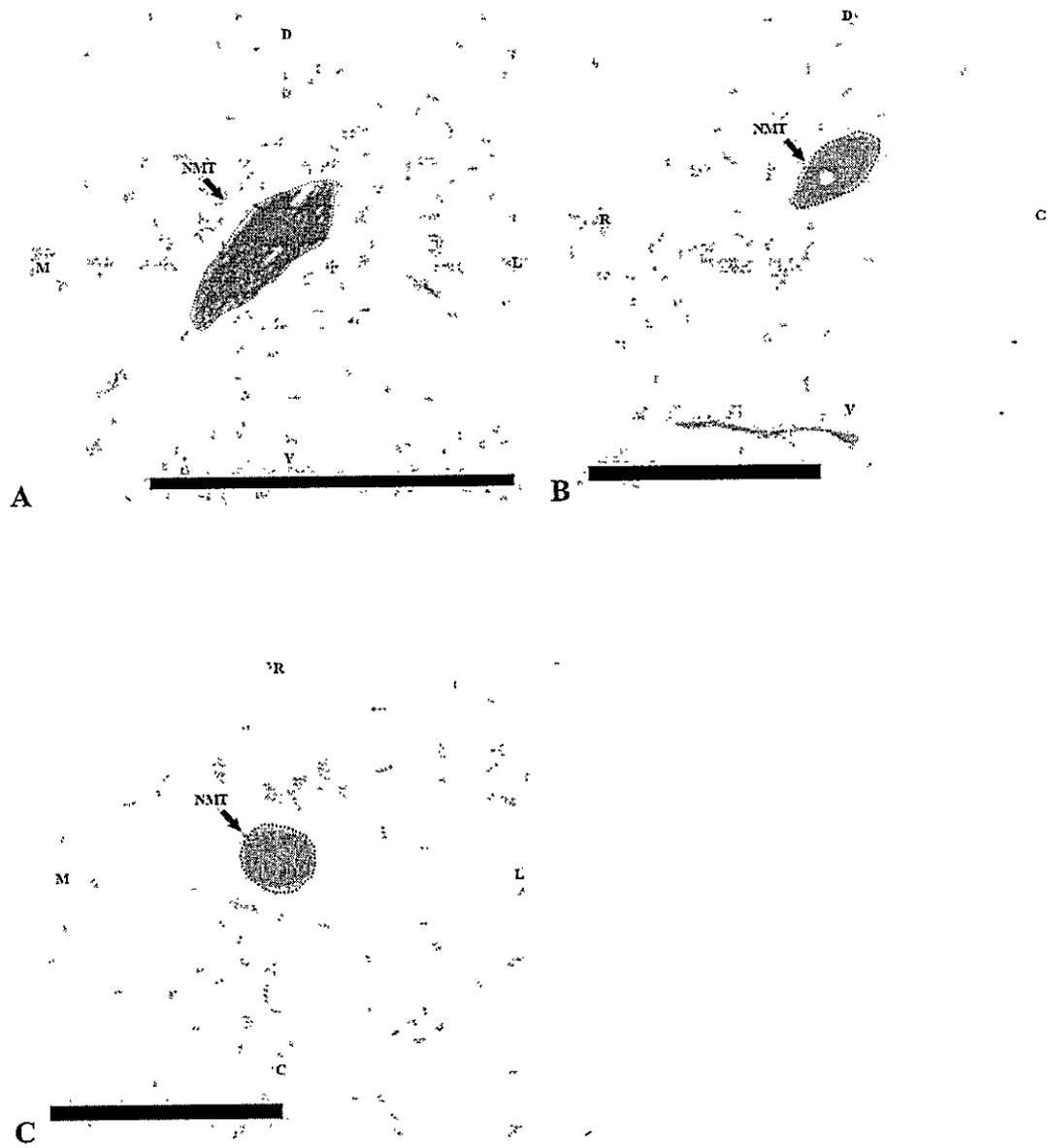


Figura 76.

NMT contralateral de *O. degus*. A) Transversal. B) Sagital. C) Horizontal. Los terminales marcados con CTB se observan en negro. NMT: Núcleo Medial Terminal. D: dorsal. V: ventral. M: medial. L: lateral. C: caudal. R: rostral. Barra Calibración: 1mm

NMT Lunatus

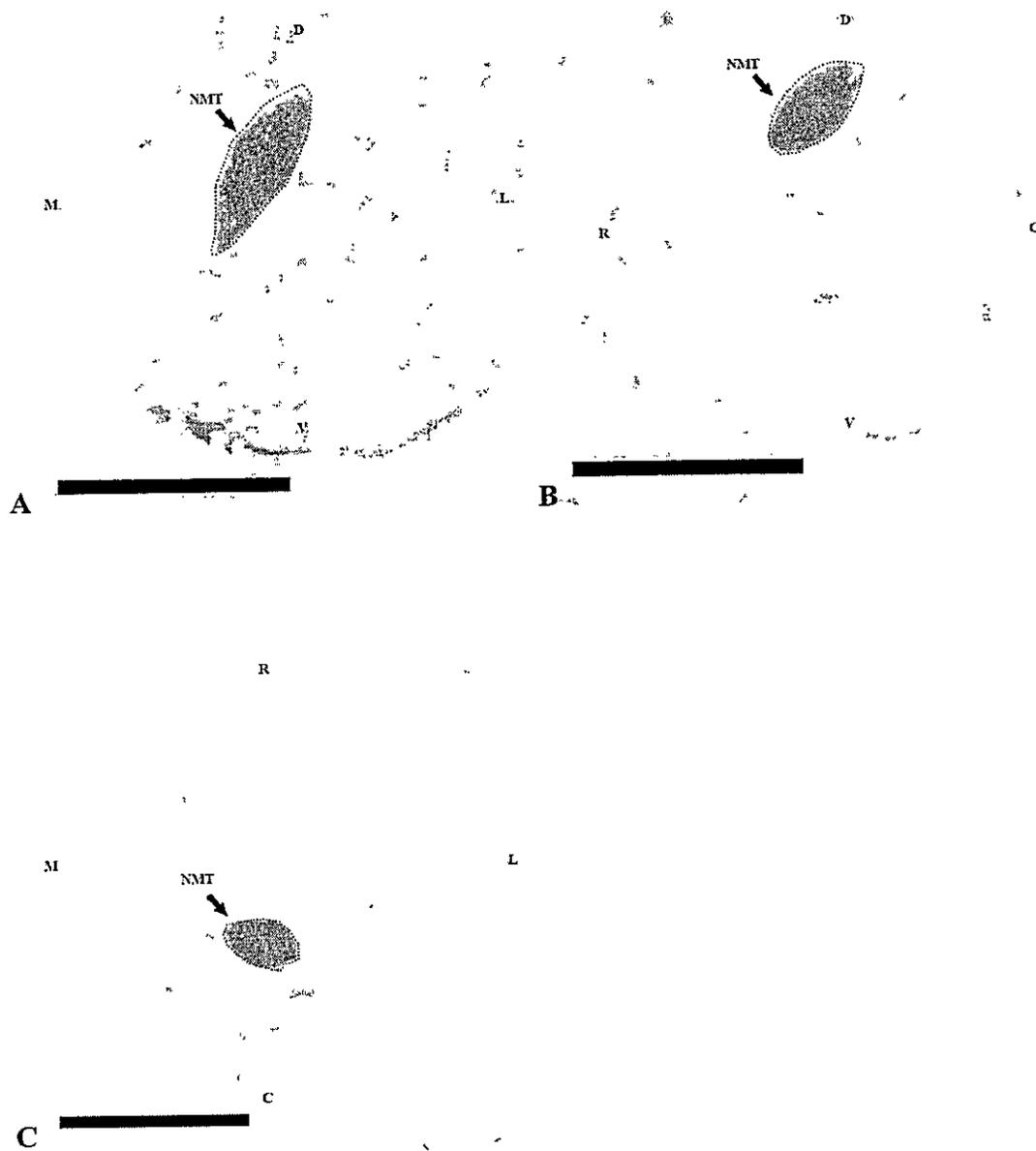


Figura 77.

NMT contralateral de *O. lunatus*. A) Transversal. B) Sagital. C) Horizontal. Los terminales marcados con CTB se observan en negro. NMT: Núcleo Medial Terminal. D: dorsal. V: ventral. M: medial. L: lateral. C: caudal. R: rostral. Barra Calibración: 1mm

NMT Cururo

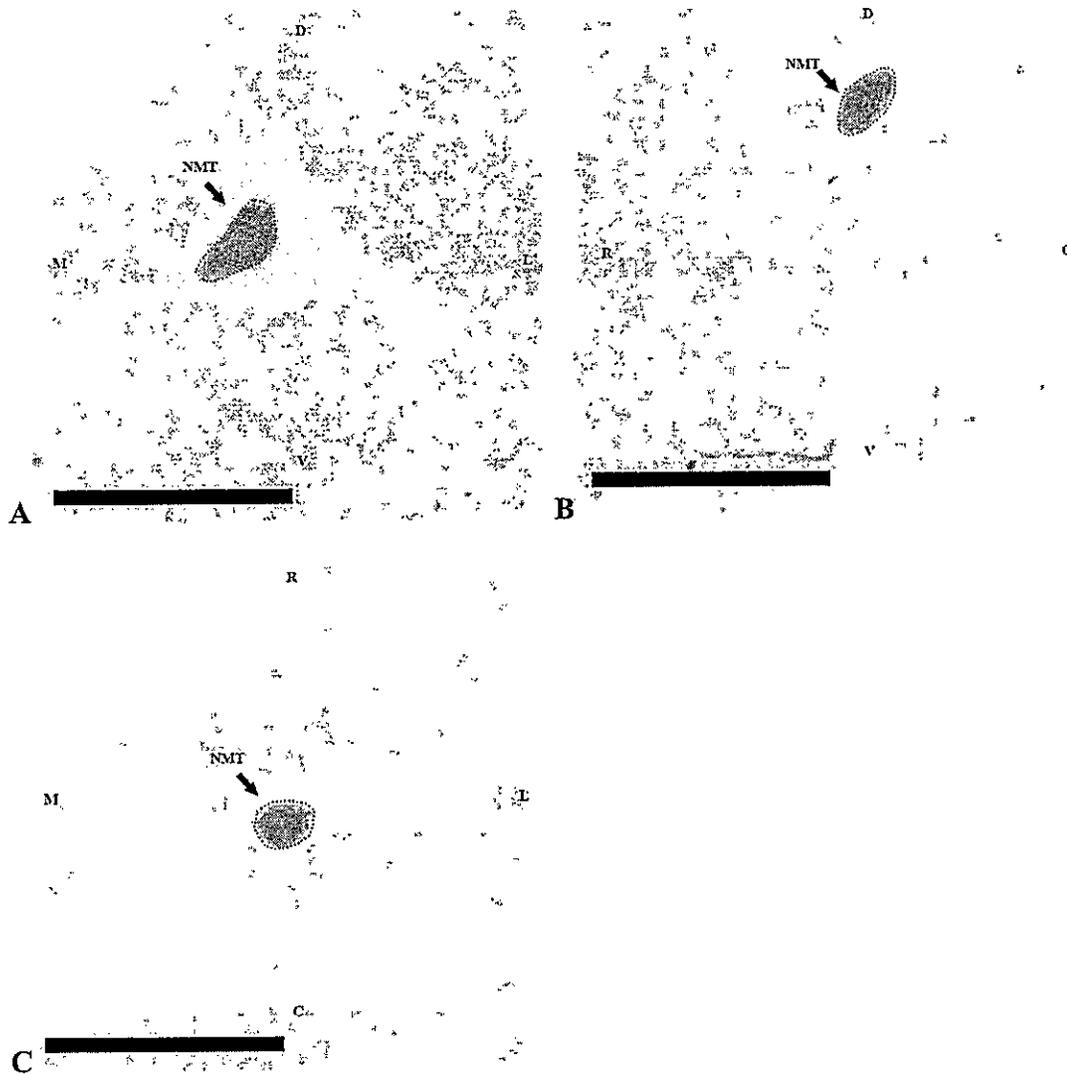


Figura 78.

NMT contralateral de *S. cyanus*. A) Transversal. B) Sagital. C) Horizontal. Los terminales marcados con CTB se observan en negro. NMT: Núcleo Medial Terminal. D: dorsal. V: ventral. M: medial. L: lateral. C: caudal. R: rostral. Barra Calibración: Imm

NMT Tuco Tuco

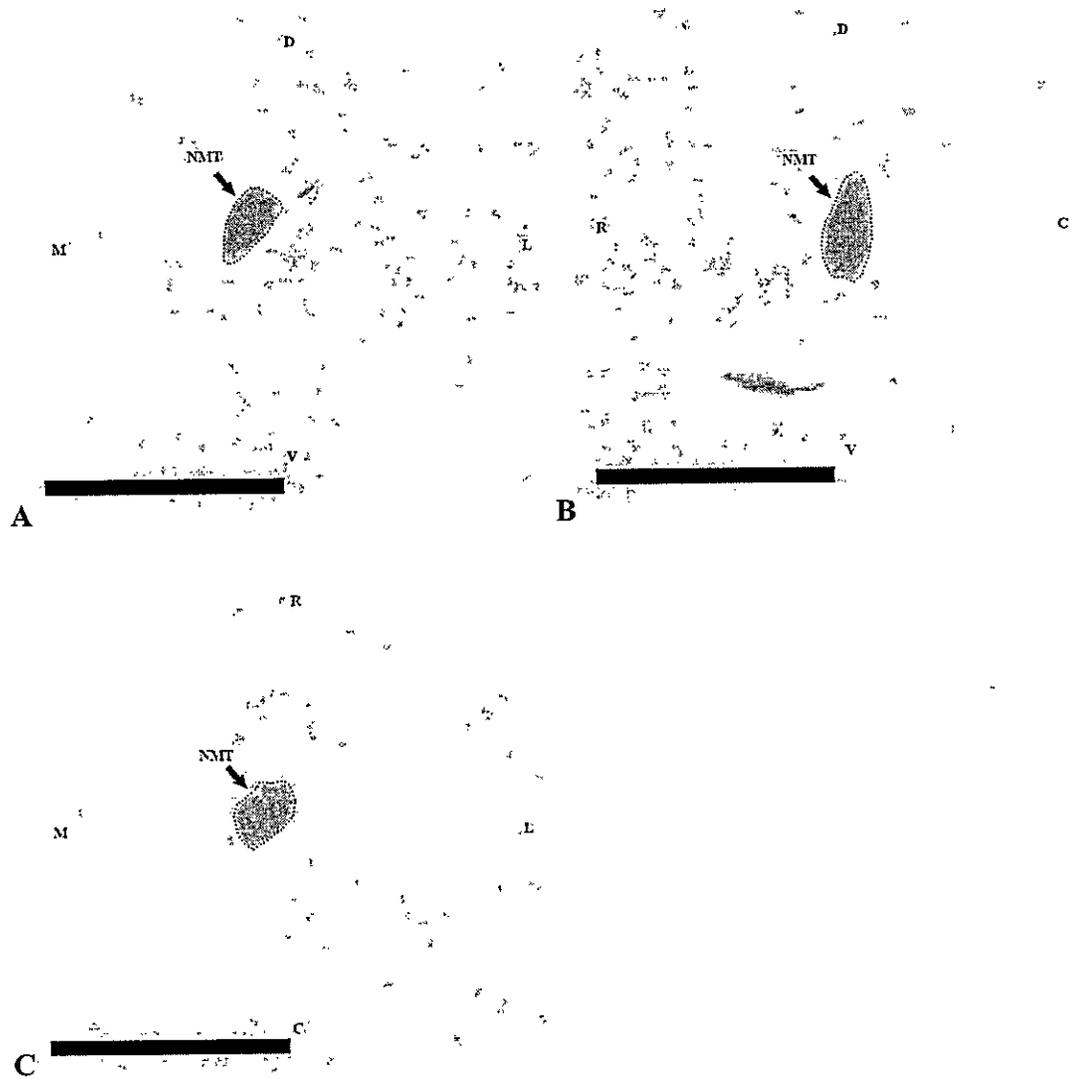


Figura 79.

NMT contralateral de *C. talarum*. Los terminales marcados con CTB se observan en negro. A) Transversal, B) Sagital, C) horizontal. NMT: Núcleo Medial Terminal. D: dorsal. V: ventral. M: medial. L: lateral. C: caudal. R: rostral. Barra Calibración: 1mm

Especies	Modo Vida	Campo Binocular máximo	Franja Visual	AC Distancia del CNO	Pic Densidad Capa de CGr	Estimación Total de CGr	Proyección Contra GLD	Proyección Contra CS	Proyección Ipsi GLd % proyec.	Proyección Ipsi CS
<i>O. degus</i>	Diurno Superficie	50°	SI	SI 2.75mm	6.384	180.000	SI	SI	SI 2.57%	SI 0.16%
<i>O. lunatus</i>	Nocturno Superficie	100°	SI	SI 0.57mm	4.352	108.000	SI	SI	SI 10.52%	SI 0.95%
<i>S. cyarvus</i>	Diurno Subterráneo.	50°	SI	SI 2.25mm	6.320	72.000	SI	SI	SI 1.76%	Traza
<i>C. tatarum</i>	Diurno Subterráneo.	60°	SI	NO	7.552	94.200	SI	SI	Traza	Traza

Tabla 3. Cuadro resumen para las 4 especies estudiadas. La distancia del área centralis (AC) a la cabeza del nervio óptico (CNO) se midió desde el centro del AC hasta el centro del CNO. El pico de células ganglionares retinales (CGr) corresponde a las células presentes en la capa de CGr, donde existe un porcentaje de amacrinas desplazadas. En la estimación total de CGr se ha restado un porcentaje equivalente al 40% del total de células, el que según la literatura correspondería a amacrinas desplazadas. En los porcentajes de la proyección ipsilateral se tomó como 100% los valores obtenidos en la proyección contralateral. CNO: cabeza del Nervio Óptico, AC: área centralis, CGr: células ganglionares retinales, GLd: geniculado lateral dorsal, CS: colículo superior, Contra: contralateral, Ipsi: ipsilateral

4.4 Análisis volumétrico

Para cuantificar las diferencias volumétricas entre las proyecciones visuales centrales de las distintas especies estudiadas, procedimos a realizar un análisis estadístico de los datos. Como se mencionó en los métodos, medimos los volúmenes (estandarizados por volumen cerebral total) que ocupan los terminales retinianos en los siguientes núcleos: GLd contra e ipsi, CS contra e ipsi, NSQ contra e ipsi, NMT contra, en las especies *O. degus*, *O. lunatus*, *S. cyanus* y *C. talarum*. En la tabla 4 se observan las mediciones del volumen de cada núcleo estandarizado por volumen cerebral total.

ESPECIES	GLd CONTRA	GLd IPSI	CS CONTRA	CS IPSI	MTN	NSQ contra	NSQ ipsi
<i>Lun_hor</i>	5,80E-007	6,74E-008	1,08E-006	1,04E-008	3,61E-008	7,81E-009	8,07E-009
<i>Lun_sag</i>	6,35E-007	6,49E-008	1,27E-006	1,26E-008	3,76E-008	8,90E-009	8,00E-009
<i>Lun_tran</i>	6,24E-007	6,12E-008	1,63E-006	1,48E-008	4,88E-008	1,48E-008	1,23E-008
<i>Prom.</i>							
<i>Degus_hor</i>	8,43E-007	2,23E-008	1,82E-006	3,27E-009	4,34E-008	7,18E-009	2,55E-009
<i>Degus_sag</i>	7,40E-007	1,91E-008	1,76E-006	2,05E-009	3,77E-008	8,68E-009	2,55E-009
<i>Degus_tran</i>	7,16E-007	1,78E-008	1,82E-006	3,27E-009	3,06E-008	9,90E-009	9,15E-009
<i>Prom.</i>							
<i>Cur_hor</i>	5,02E-007	9,00E-009	1,19E-006	0	3,29E-008	8,85E-009	3,90E-009
<i>Cur_sag</i>	4,97E-007	9,72E-009	1,24E-006	0	3,00E-008	3,45E-009	4,29E-009
<i>Cur_trans</i>	6,12E-007	9,76E-009	1,25E-006	0	3,45E-008	7,56E-009	7,48E-009
<i>Prom.</i>							
<i>Cten_hor</i>	5,51E-007	0	1,36E-006	0	3,79E-008	2,45E-008	1,86E-008
<i>Cten_sag</i>	5,94E-007	0	1,38E-006	0	4,04E-008	2,35E-008	1,76E-008
<i>Cten_trans</i>	5,67E-007	0	1,31E-006	0	3,57E-008	3,64E-008	2,80E-008
<i>Prom.</i>							

Tabla 4

Debido al bajo "n" muestral de las especies en estudio, procedimos a realizar estadística *no paramétrica*. Primero comparamos entre especies, el volumen de cada núcleo retino-recipiente por separado. Para establecer la existencia de diferencias significativas, utilizamos el test de Kruskal-Wallis para muestras independientes (ver tabla 5 y 6).

El análisis de Kruskal Wallis nos dice que (Tabla 5):

- Índice volumétrico del dLGN *ipsilateral* varía significativamente entre los grupos estudiados ($H(3) = 10.421, p < 0.001$).
- Índice volumétrico del dLGN *contralateral* varía significativamente entre los grupos estudiados ($H(3) = 8.231, p < 0.05$).
- Índice volumétrico del CS *ipsilateral* varía significativamente entre los grupos estudiados ($H(3) = 10.495, p < 0.001$).
- Índice volumétrico del CS *contralateral* varía significativamente entre los grupos estudiados ($H(3) = 8.077, p < 0.05$).
- Índice volumétrico del SQ *ipsilateral* varía significativamente entre los grupos estudiados ($H(3) = 8.128, p < 0.05$).
- Índice volumétrico del SQ *contralateral* varía significativamente entre los grupos estudiados ($H(3) = 7.513, p < 0.05$).
- Índice volumétrico del MTN.no varía entre los grupos estudiados ($H(3) = 4.744, ns$).

H (grados de libertad) = valor tabla, valor p .

Test Statistics (a,b)

	MTN	SQcon	SQipsi	CScon	CSipsi	dLGNcon	dLGNipsi
Chi-Square (H)	4.744	7.513	8.128	8.077	10.495	8.231	10.421
df	3	3	3	3	3	3	3
Asymp. Sig.	.192	.057	.043	.044	.015	.041	.015
Exact Sig.	.209	.028	.015	.016	.000	.014	.000
Point Probability	.012	.003	.001	.001	.000	.002	.000

a Kruskal Wallis Test

b Grouping Variable: Grupo,

Tabla 5 muestra los resultados significativos para $p \leq 0.05$ (naranja) y $p \leq 0.001$ (azul).

Para saber cuales grupos difieren estadísticamente, realizamos el tests Mann-Whitney ($p = 0.05$; 1 cola) todos contra todos, para los núcleos que dieron significativo en el primer test de Kruskal Wallis. Realizamos 6 comparaciones entre los grupos:

- 1) (*O. lunatus* vs. *O. degus*) designados como los grupos 1 y 2;
- 2) (*O. lunatus* vs. *C. talarum*) designados como los grupos 1 y 3;
- 3) (*O. lunatus* vs. *S. cyanus*) designados como los grupos 1 y 4;
- 4) (*O. degus* vs *C. talarum*) designados como los grupos 2 y 3;
- 5) (*O. degus* vs *S. cyanus*) designados como los grupos 2 y 4;
- 6) (*C. talarum* vs *S. cyanus*) designados como los grupos 3 y 4

A continuación veremos los resultados de los test observando los gráficos en el que se encuentran representados los valores de los volúmenes estandarizados (tabla 4). Estos datos están mostrados en cuartiles.

Geniculado lateral dorsal contralateral

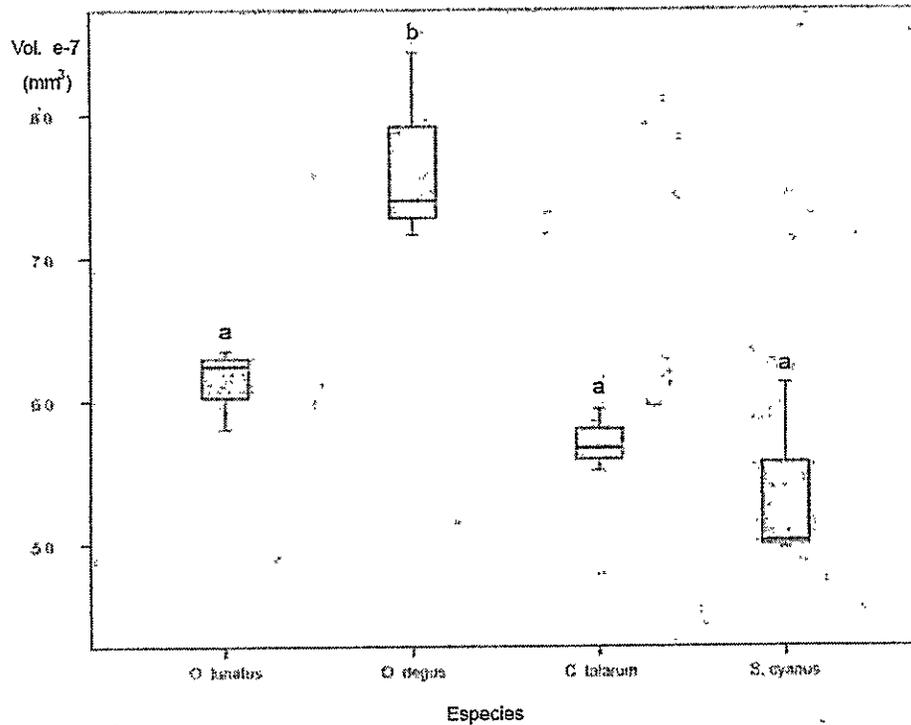


Figura 80

En el gráfico, los valores de los volúmenes estandarizados (eje "y") están representados en rectángulos con barras tipo error. La línea superior representa el 1er cuartil (25% superior). El rectángulo representa el 2do y 3er cuartiles (50% de los datos). La línea negra dentro del rectángulo corresponde a la media. Y la línea inferior representa el 4to cuartil (25% inferior). El eje "x" representa a las especies en estudio. b: diferencia estadísticamente significativa. a: sin diferencia.

Resultados Mann Whitney

- | | |
|-----------------------------------|--|
| 1) $U = 0.00$, $p = 0.05$ | 1) (<i>O. lunatus</i> vs. <i>O. degus</i>) designados como los grupos 1 y 2; |
| 2) $U = 1.00$, ns ($p = 0.1$) | 2) (<i>O. lunatus</i> vs. <i>C. talarum</i>) designados como los grupos 1 y 3; |
| 3) $U = 1.00$, ns ($p = 0.1$) | 3) (<i>O. lunatus</i> vs. <i>S. cyanus</i>) designados como los grupos 1 y 4; |
| 4) $U = 0.00$, $p = 0.05$ | * 4) (<i>O. degus</i> vs. <i>C. talarum</i>) designados como los grupos 2 y 3; |
| 5) $U = 0.00$, $p = 0.05$ | 5) (<i>O. degus</i> vs. <i>S. cyanus</i>) designados como los grupos 2 y 4; |
| 6) $U = 3.00$, ns ($p = 0.35$) | 6) (<i>C. talarum</i> vs. <i>S. cyanus</i>) designados como los grupos 3 y 4. |

El análisis muestra que el *Degus* tiene un GLd contralateral significativamente mayor.

Además se observa que entre *Lunatus*, *Ctenomys* y *Spalacopus*, no existen diferencias significativas en el volumen del GLd contralateral.

Geniculado lateral dorsal ipsilateral

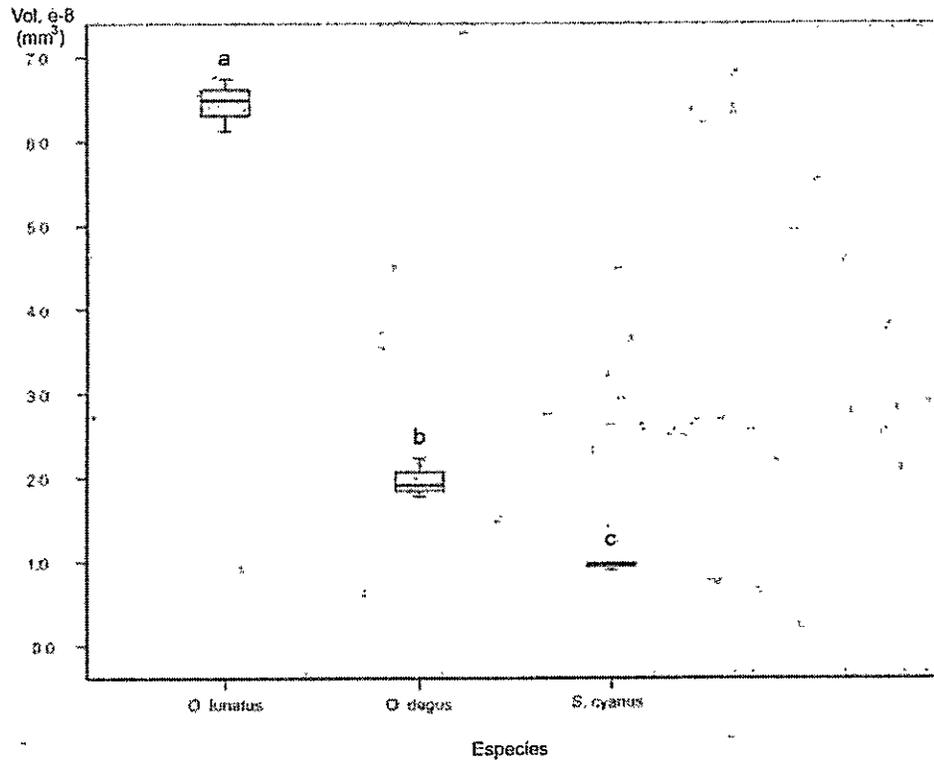


Figura 81

En el gráfico, los valores de los volúmenes estandarizados (eje "y") están representados en rectángulos con barras tipo error. La línea superior representa el 1er cuartil (25% superior). El rectángulo representa el 2do y 3er cuartiles (50% de los datos). La línea negra dentro del rectángulo corresponde a la media. Y la línea inferior representa el 4to cuartil (25% inferior). El eje "x" representa a las especies en estudio. a, b y c: diferencia significativa.

Resultados Mann Whitney

1) $U = 0.00$, $p = 0.05$

3) $U = 0.00$, $p = 0.05$

5) $U = 0.00$, $p = 0.05$

1) (*O. lunatus* vs. *O. degus*) designados como los grupos 1 y 2;

2) (*O. lunatus* vs. *C. talpares*) designados como los grupos 1 y 3;

3) (*O. lunatus* vs. *S. cyanus*) designados como los grupos 1 y 4;

4) (*O. degus* vs. *C. talpares*) designados como los grupos 2 y 3;

5) (*O. degus* vs. *S. cyanus*) designados como los grupos 2 y 4;

6) (*C. talpares* vs. *S. cyanus*) designados como los grupos 3 y 4.

Los análisis muestran que *O. lunatus* tiene una proyección ipsilateral al GLd significativamente mayor que el *Degus* y el *Cururo*. Además, se observa que el *Cururo* tiene un volumen significativamente menor que el *Degus*.

Colículo Superior contralateral

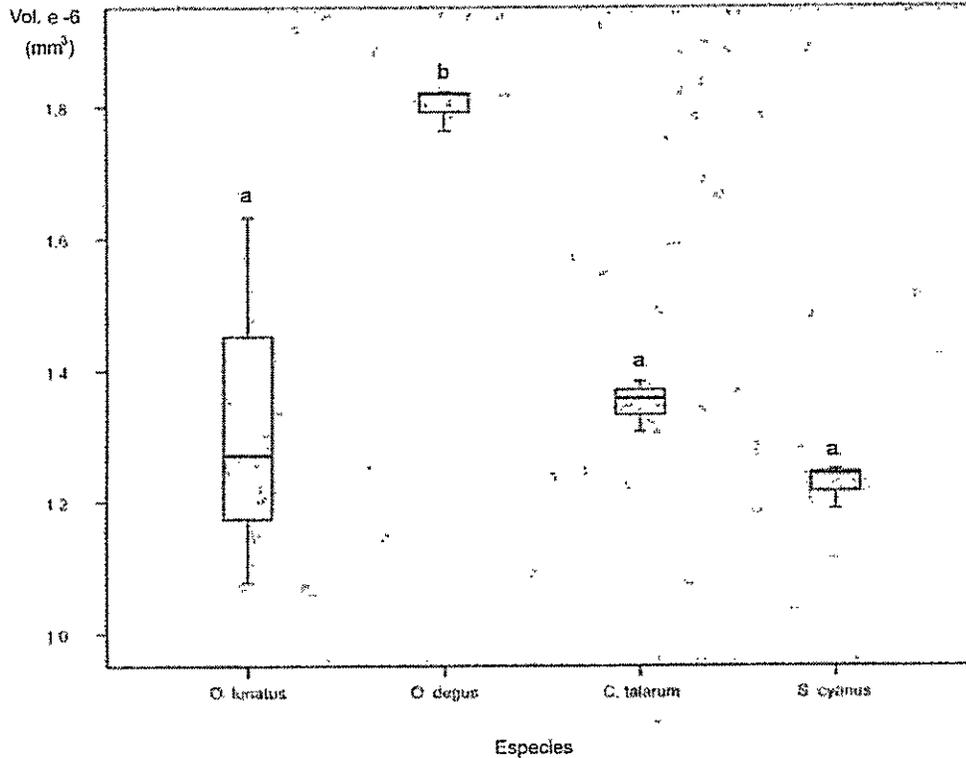


Figura 82

En el gráfico, los valores de los volúmenes estandarizados (eje "y") están representados en rectángulos con barras tipo error. La línea superior representa el 1er cuartil (25% superior). El rectángulo representa el 2do y 3er cuartiles (50% de los datos). La línea negra dentro del rectángulo corresponde a la media. Y la línea inferior representa el 4to cuartil (25% inferior). El eje "x" representa a las especies en estudio. b: diferencia significativa. a: no difieren entre si*.

Resultados Mann Whitney

- | | |
|-------------------------------------|--|
| 1) $U = 0.00$, $p = 0.05$ | 1) (<i>O. lunatus</i> vs. <i>O. degus</i>) designados como los grupos 1 y 2; |
| 2) $U = 3.00$, ns ($p = 0.35$) | 2) (<i>O. lunatus</i> vs. <i>C. talarum</i>) designados como los grupos 1 y 3; |
| 3) $U = 3.00$, ns ($p = 0.35$) | 3) (<i>O. lunatus</i> vs. <i>S. cyanus</i>) designados como los grupos 1 y 4; |
| 4) $U = 0.00$, $p = 0.05$ | 4) (<i>O. degus</i> vs. <i>C. talarum</i>) designados como los grupos 2 y 3; |
| 5) $U = 0.00$, $p = 0.05$ | 5) (<i>O. degus</i> vs. <i>S. cyanus</i>) designados como los grupos 2 y 4; |
| 6) $U = 0.00$, $p = 0.05$ | 6) (<i>C. talarum</i> vs. <i>S. cyanus</i>) designados como los grupos 3 y 4. |

Los análisis muestran que el CS contralateral del *Degus* es significativamente más grande que el CS contralateral de las otras especies en estudio. Entre *Lunatus* y *Ctenomys*, y *Lunatus* y *Cururo* no existen diferencias significativas. *Entre los subterráneos, *Cururo* presenta un CS contralateral significativamente menor que *Ctenomys*.

Colículo Superior ipsilateral

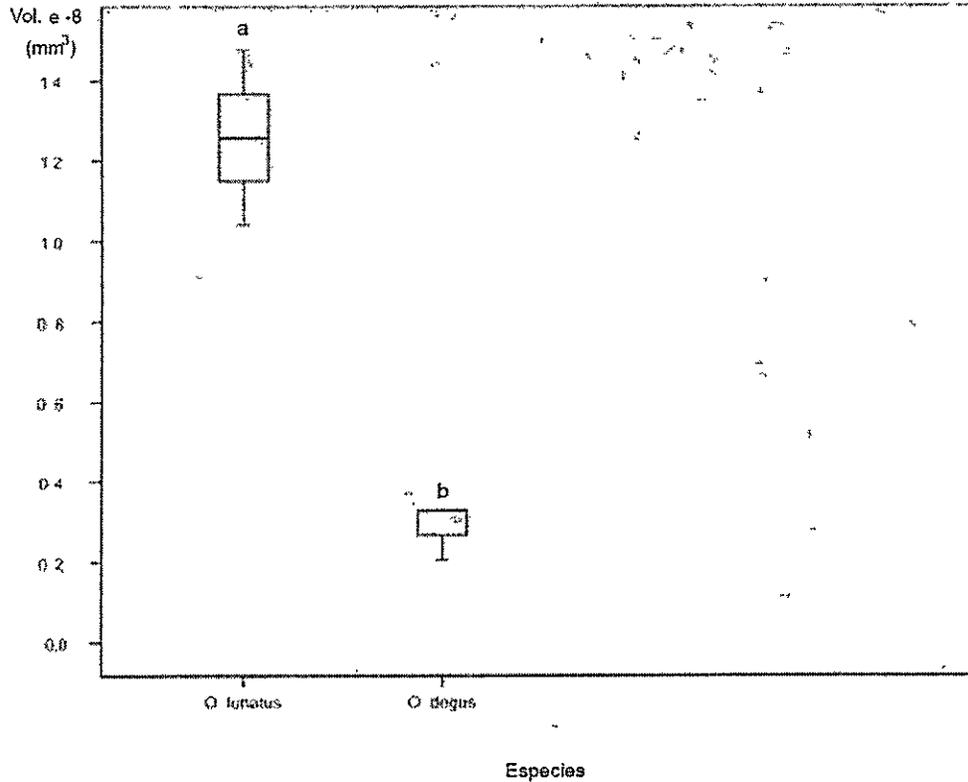


Figura 83

En el gráfico, los valores de los volúmenes estandarizados (eje "y") están representados en rectángulos con barras tipo error. La línea superior representa el 1er cuartil (25% superior). El rectángulo representa el 2do y 3er cuartiles (50% de los datos). La línea negra dentro del rectángulo corresponde a la media. Y la línea inferior representa el 4to cuartil (25% inferior). El eje "x" representa a las especies en estudio. a y b: diferencia significativa.

Resultados Mann Whitney

1) $U = 0.00$, $p = 0.05$

- 1) (*O. lunatus* vs. *O. degus*) designados como los grupos 1 y 2;
- 2) (*O. lunatus* vs. *O. darwini*) designados como los grupos 1 y 3;
- 3) (*O. lunatus* vs. *S. macrura*) designados como los grupos 1 y 4;
- 4) (*O. degus* vs. *O. darwini*) designados como los grupos 2 y 3;
- 5) (*O. degus* vs. *S. macrura*) designados como los grupos 2 y 4;
- 6) (*O. darwini* vs. *S. macrura*) designados como los grupos 3 y 4.

El análisis muestra que *O. lunatus* presenta un volumen del CS ipsilateral significativamente mayor que *O. degus*. En los representantes subterráneos las proyecciones son de tipo *traza*, y no se pudo medir su volumen.

SQ contralateral

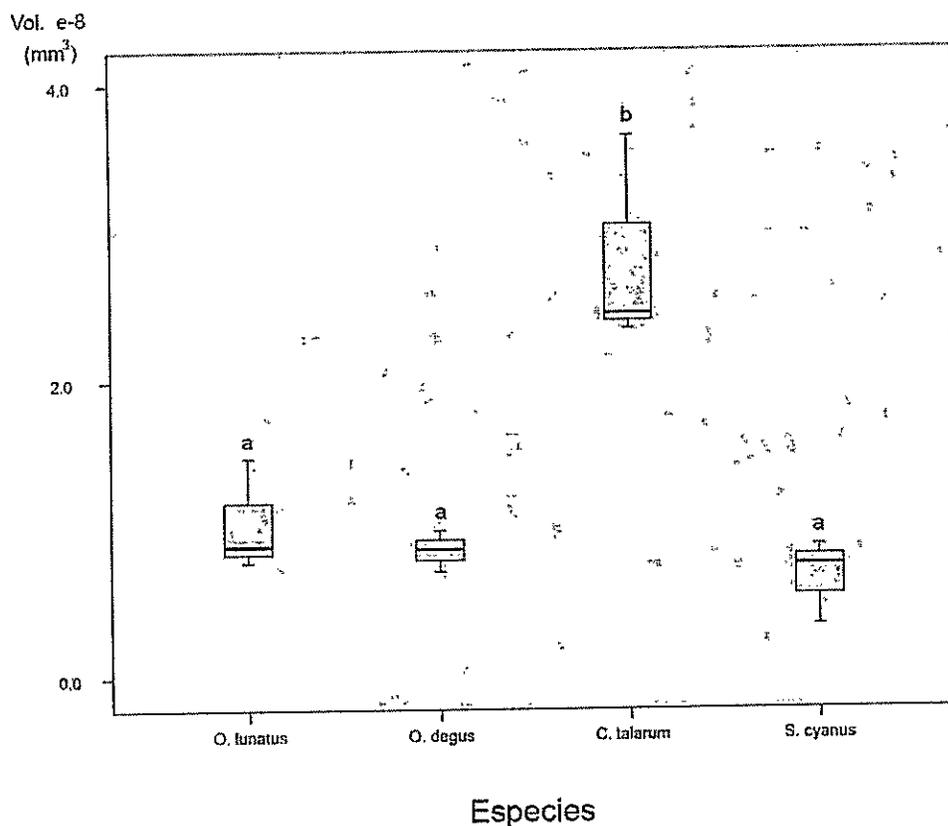


Figura 84

En el gráfico, los valores de los volúmenes estandarizados (eje "y") están representados en rectángulos con barras tipo error. La línea superior representa el 1er cuartil (25% superior). El rectángulo representa el 2do y 3er cuartiles (50% de los datos). La línea negra dentro del rectángulo corresponde a la media. Y la línea inferior representa el 4to cuartil (25% inferior). El eje "x" representa a las especies en estudio. b: diferencia significativa. a: sin diferencias significativas.

Resultados Mann Whitney

- 1) $U = 3.00$, ns ($p = .35$)
 - 2) $U = 0.00$, $p = 0.05$
 - 3) $U = 1.00$, ns ($p = .1$)
 - 4) $U = 0.00$, $p = 0.05$
 - 5) $U = 3.00$, ns ($p = .35$)
 - 6) $U = 0.00$, $p = 0.05$
- 1) (*O. lunatus* vs. *O. degus*) designados como los grupos 1 y 2;
2) (*O. lunatus* vs. *C. talarum*) designados como los grupos 1 y 3;
3) (*O. lunatus* vs. *S. cyanus*) designados como los grupos 1 y 4;
4) (*O. degus* vs. *C. talarum*) designados como los grupos 2 y 3;
5) (*O. degus* vs. *S. cyanus*) designados como los grupos 2 y 4;
6) (*C. talarum* vs. *S. cyanus*) designados como los grupos 3 y 4.

Los resultados muestran que *C. talarum* presenta un volumen del NSQ significativamente mayor que el resto de los individuos. Entre las especies restantes no existen diferencias significativas.

SQ ipsilateral

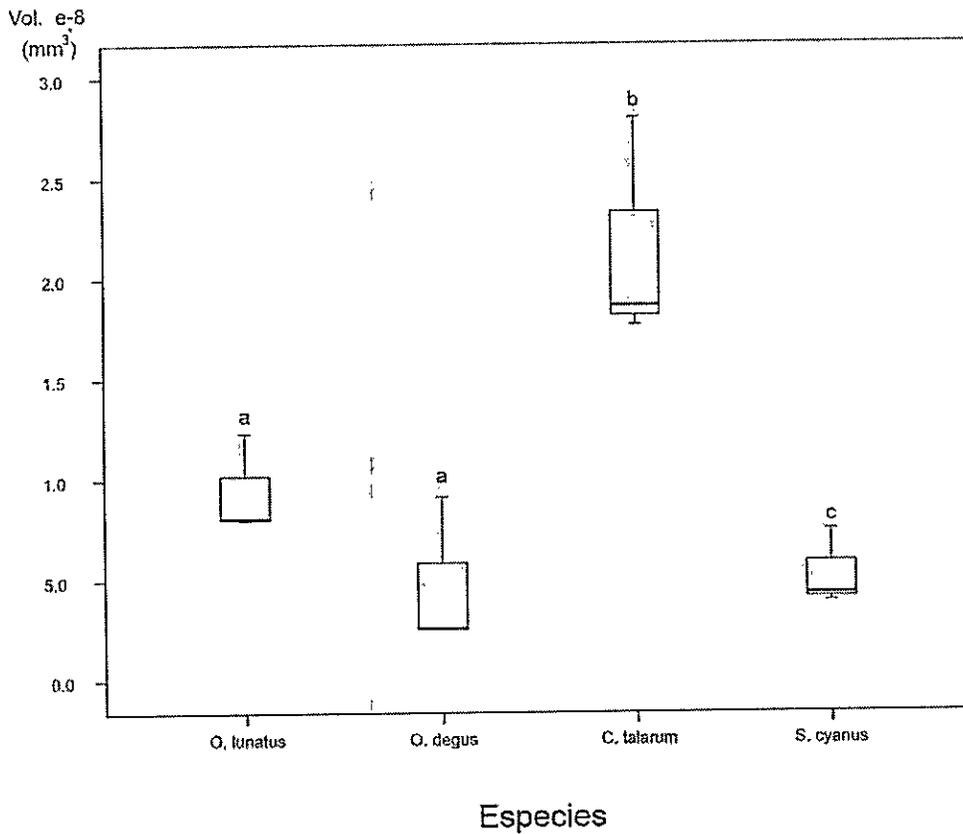


Figura 85

En el gráfico, los valores de los volúmenes estandarizados (eje "y") están representados en rectángulos con barras tipo error. La línea superior representa el 1er cuartil (25% superior). El rectángulo representa el 2do y 3er cuartiles (50% de los datos). La línea negra dentro del rectángulo corresponde a la media. Y la línea inferior representa el 4to cuartil (25% inferior). El eje "x" representa a las especies en estudio. b: diferencia significativa. c: diferencia significativa con a y b

Resultados Mann Whitney

- | | |
|----------------------------------|--|
| 1) $U = 2.00$, ns ($p = .2$) | 1) (<i>O. lunatus</i> vs. <i>O. degus</i>) designados como los grupos 1 y 2; |
| 2) $U = 0.00$, $p = 0.05$ | 2) (<i>O. lunatus</i> vs. <i>C. talarum</i>) designados como los grupos 1 y 3; |
| 3) $U = 0.00$, $p = 0.05$ | 3) (<i>O. lunatus</i> vs. <i>S. cyanus</i>) designados como los grupos 1 y 4; |
| 4) $U = 0.00$, $p = 0.05$ | 4) (<i>O. degus</i> vs. <i>C. talarum</i>) designados como los grupos 2 y 3; |
| 5) $U = 3.00$, ns ($p = .35$) | 5) (<i>O. degus</i> vs. <i>S. cyanus</i>) designados como los grupos 2 y 4; |
| 6) $U = 0.00$, $p = 0.05$ | 6) (<i>C. talarum</i> vs. <i>S. cyanus</i>) designados como los grupos 3 y 4. |

El análisis muestra que *Ctenomys* presenta un volumen del NSQ ipsilateral significativamente mayor que en el resto de los individuos. Las demás especies no presentan

diferencias entre si exceptuando la comparación de *Lunatus* vs. *Cururo*, donde *Cururo* tiene un volumen significativamente menor .

La cuantificación y posterior análisis estadístico de los volúmenes de los terminales retinianos en los núcleos retino-recipientes, muestran que el representante diurno *O.degus* presenta los mayores volúmenes de terminales retinianos *contralaterales* tanto en el GLd como en CS. Este aumento se podría deber al mayor número total de CGr presentes en esta especie. Por otro lado, a pesar de que el representante nocturno tiene un menor número total de CGr, éste presenta los mayores volúmenes de terminales retinianos *ipsilaterales* tanto en el GLd como en el CS. Este rasgo podría estar asociado probablemente al aumento de una población de CGr –presentes en al AC– responsables de la proyección ipsilateral. En tanto, en los representantes subterráneos se observa, a nivel del GLd y CS contralateral, volúmenes equivalentes similares al descrito para *lunatus*. En contraposición, en el *cururo* la proyección ipsilateral al GLd disminuye significativamente comparado con el *degus* y *lunatus*. En *tucu tucu*, la proyección ipsilateral al GLd está aún más disminuida, al punto de ser incuantificable; por esto la denominamos proyección tipo *traza*. A su vez, la proyección ipsilateral al CS es también de tipo *traza* tanto en el *cururo* como en *tucu tucu*. Este rasgo se encuentra asociado principalmente al modo de vida subterráneo, al menos en las especies estudiadas en esta tesis.

El núcleo supraquiasmático (NSQ) por su parte, posee un mayor volumen estadísticamente significativo, tanto en la proyección ipsi como contralateral, en la especie *C.talarum*. A su vez, se encontró que existe una diferencia significativa en la comparación de la proyección ipsilateral entre *lunatus* y *cururo*. En todas las demás especies no se observan diferencias significativas.

El núcleo medial terminal (NMT), como era de esperar para animales visualmente activos, no posee diferencias significativas y se observa proporcionalmente constante entre las especies estudiadas en esta tesis.

Especies	GLd contra	Gld ipsi	CS contra	CS ipsi	NSQ contra	NMT
<i>O. degus</i>	▲▲▲	▲▲	▲▲▲	▲	▲	▲
<i>O. lunatus</i>	▲	▲▲▲	▲	▲▲▲	▲	▲
<i>S. cyanus</i>	▲	▲	▲	/	▲	▲
<i>C. talarum</i>	▲	/	▲	/	▲▲▲	▲

Tabla 6

Resumen que muestra las diferencias en los volúmenes de los terminales retinianos en los núcleos retinorecipientes. ▲: representan una unidad de volumen. Mientras más triángulos, mayor el volumen. Las diferencias en número de triángulos representan diferencias significativas con un $p=0,05$.

5 DISCUSIÓN

Los resultados muestran que las diversas especies en estudio presentan tanto semejanzas como diferencias estructurales a lo largo del sistema visual. Estos rasgos se encuentran asociados en gran parte a los respectivos hábitos visuales. Notable es el caso de *O.lunatus* donde se observan rasgos estructurales correlacionados directamente con su hábito visual nocturno como el aumento del campo binocular, el corrimiento del AC hacia porciones más centrales de la retina, y el aumento del volumen en las proyecciones ipsilaterales a los núcleos GLd y CS. También se observaron ciertos rasgos asociados a los hábitos visuales subterráneos, como la ausencia del area centralis (AC) en *C.talarum*, y la disminución significativa de las proyecciones ipsilaterales en los núcleos retino-recipientes principales en *S.cyanus* y *C.talarum*.

A continuación discutiremos *primero* los resultados de manera específica, para luego pasar a un contexto general de discusión sobre las implicancias de éstos en el contexto biológico-evolutivo.

5.1 DISCUSIÓN ESPECÍFICA

5.1.1 Medición campos visuales

La medición de campos visuales se realizó mediante una técnica de paralización ocular local, lo que permitió la sobrevivencia exitosa de los animales. En un principio utilizamos metodologías de paralización sistémica, pero debido a la alta tasa de mortalidad de esta técnica decidimos innovar y desarrollar la metodología local. Las mediciones con uno y otro método dieron siempre los mismos resultados (Vega-Zúñiga

et al., 2005). Las mediciones de campo visual realizadas en este estudio corresponden al estado de relajación completa de los músculos oculomotores; esta condición se denomina estado de posición primaria o aquinética. Nótese que estos resultados no corresponden a los campos visuales en condiciones naturales del animal (sin anestesia y paralizante).

5.1.2 Campo visual monocular

Los campos visuales monoculares muestran el alcance de la visión total de cada ojo. En los resultados obtenidos se observa que degus, cururo y tuco tuco presentan campos monoculares similares (Figura 1, 3 y 4). Estos campos tienen una extensión entre 165° y 175° ; si se suman ambos ojos, se generaría una visión monocular teórica alrededor de 340° y 350° . Si se toma en cuenta la posición de los ojos, donde existe un cierto grado de traslape binocular, entonces la visión monocular --sumando ambos ojos-- corresponde a 290° (campo monocular menos campo binocular). El caso del lunatus se torna interesante debido a que la extensión monocular es mayor que en el resto de los animales estudiados, alcanzando valores aproximados de 190° . Esto le permitiría una visión monocular teórica de aproximadamente 380° para ambos ojos. Si se toma en cuenta el campo binocular, entonces la visión monocular queda en 280° , 10° menos que degus, cururo y tuco tuco.

Finalmente, el campo visual monocular nos muestra básicamente tres cosas:

- 1) a pesar de la variabilidad en las áreas retinales del degus, cururo y tuco tuco, sus campos visuales son similares; en otras palabras, los ojos están a escala, generando así un campo visual monocular similar.
- 2) Lunatus posee un campo monocular mayor que el del degus, aun cuando el área retinal no varía sustancialmente (ver tabla 1). Por lo tanto, si el área retinal no puede explicar el aumento del campo visual monocular, ya que no difieren sustancialmente, entonces una explicación posible apunta a diferencias en el punto nodal. El punto nodal se define como el punto en el ojo donde la luz que entra o sale no es desviada. Si el punto nodal se encuentra más cerca de la retina, el campo visual será mayor. Está descrito para especies nocturnas que el punto nodal se encuentra más cerca de la retina cuando se compara con especies diurnas (Ross & Kirk, 2007). Por lo tanto, nosotros predecimos que el punto nodal del lunatus se encuentra más cerca de la retina que en degus, cururo y tuco tuco, aumentando así el campo visual monocular de 170° a 190°.
- 3) Lunatus tiene una mayor frontalización ocular que el resto de los animales estudiados, esto explicaría la disminución del campo monocular observado experimentalmente.

5.1.3 Campo visual binocular

El campo visual binocular nos muestra el traslapamiento visual que existe entre los dos campos monoculares. El grado de traslapamiento binocular está relacionado con la visión estereoscópica o visión en profundidad. La visión estereoscópica se produce por medio del grado de disparidad visual que se genera con ambos ojos; es decir, un objeto es observado por ambas retinas, pero como éstas están separadas en el eje horizontal, el objeto se observa desde dos puntos distintos del espacio; esta leve disparidad es interpretada como visión en profundidad.

El máximo grado de traslapamiento binocular para el degus, cururo y tuco tuco se ubica entre 50° y 60°. Estos valores se encuentran dentro de los campos binoculares descritos para la rata *Rattus rattus* (40°-60°), la ardilla *Sciurus carolinensis* (60°), el caballo *Equus caballus* (57°), la oveja *Ovis aries / canadensis* (61.7°), la cabra *Capra hircus* (63°), el canguro Tamar Wallaby *Macropus eugenii* (60°), y la musaraña arborícola *Tupaia glis* (60°) (Heesy, 2004). *Octodon lunatus* presenta un máximo grado de visión binocular de alrededor de 100°. Este valor es considerablemente mayor que el común de los roedores en general (40-60°), incluso se encuentra por sobre el descrito para el Hamster *Mesocricetus auratus* (80°). El campo binocular del *lunatus* se ubica más bien en el rango descrito para el perro *Canis lupus* (78-116°) y el zorro volador *Pteropus poliocephalus* (108°) (Heesy, 2004).

El traslapamiento binocular del *lunatus* –nocturno– alcanza el doble del valor tanto para el degus –diurno– como para el cururo –diurno-subterráneo–, y un poco menos del doble comparado con el tuco tuco –diurno-subterráneo–.

Nosotros pensamos que el aumento del traslapamiento binocular se debe principalmente a dos cosas: a) disminución de la distancia del punto nodal: esto genera un aumento del campo visual monocular (20° en lunatus) y por extensión aumenta el traslapamiento binocular también. Esto podría explicar un aumento de a lo más 20° en el campo binocular; tomando como supuesto que la posición del eje óptico en degus, cururo, tuco tuco y lunatus son idénticos; y b) una mayor frontalización de los ojos: si lo propuesto en el punto uno es cierto, entonces del aumento de 50° en el traslape binocular del lunatus, 30° o más se explican por una mayor frontalización de los ojos en el representante nocturno.

5.2 RETINA

5.2.1 Número total de CGr

Las estimaciones del número total de la capa de CGr son de aprox. 300.000 células para *O.degus*, 180.000 células para *O.lunatus*, 120.000 células para *S.cyanus* y 157.000 células para *C.talarum* (Tabla 1). Estas estimaciones representan a las células presentes en la capa de CGr; el método de conteo utilizado no permite distinguir entre amacrinas desplazadas y poblaciones de CGr. Por lo tanto, el número y diversidad de CGr no se puede inferir directamente en este estudio. Sin embargo, la literatura muestra que el porcentaje de amacrinas desplazadas es de 35% en el canguro Tamar Wallaby, 36% en el conejo, 56% en la rata y 32% en el pollo (Wong et al., 1986; Perry, 1981; Naito & Chen, 2004). Si asumimos un valor teórico cercano al 40% para las amacrinas desplazadas en las especies en estudio, entonces los valores para las CGr serían de 180.000 *O.degus*, 108.000 *O.lunatus*, 72.000 *S.cyanus*, 94.200 *C.talarum* (Tabla 3). La disminución del número total de CGr en el cururo y el tuco tuco, se deben principalmente a que sus retinas son la mitad del tamaño de la retina del degus (ver Tabla 1). La disminución del número total CGr en el lunatus es un rasgo característico de los animales con hábitos visuales nocturnos. Por ejemplo, en la ardilla de tierra –*Spermophilus beecheyi*, diurna– el número total es de 1.2 millones, en cambio en el gato –nocturno– el número total es de 200.000; en aves como la lechuza –*Tyto alba*, nocturna– el número total es de 1.4 millones, y en la Paloma –*Columba livia*, diurna–, el número total de CGr es de 2.3 millones (Brooks et al., 1999; Wathey & Pettigrew, 1989).

Sin embargo, cuando se analizan los número totales en función del área total retinal, es decir, la densidad promedio total de cada especie, se observa que el único animal que tiene una real disminución proporcional, es *Octodon lunatus*. En todas las demás especies no existe una disminución proporcional del número total de CGr (Tabla 1)

5.2.2 Franja visual y área centralis (AC)

La franja visual es una región de mayor densidad de CGr que corre a lo largo del eje naso-temporal. Dentro de la franja visual se encuentra generalmente un AC; esta región corresponde a la máxima densidad de células ganglionares retinales. En animales con ojos laterales el AC se encontrará en regiones temporales, y a medida que la posición de los ojos se torne más frontal, el AC se va corriendo hacia regiones centrales o cercanas al eje óptico. La función del AC no tiene sólo que ver con la visión de alta resolución, sino también con el eje de la visión binocular y la discriminación estereoscópica (Rapaport & Stone, 1984), esta especialización se ubica siempre en la zona de mayor traslape binocular.

Las cuatro especies examinadas en este estudio muestran una franja visual que corre por sobre la cabeza del nervio óptico. El degus, el cururo y el tuco tuco presentan una franja visual desarrollada, la cual tiene una alta densidad de CGr en el centro del eje horizontal y un decaimiento hacia la periferia (en el eje dorso-ventral). La franja visual del *lunatus* está menos desarrollada; el decaimiento de la densidad hacia la periferia es menos pronunciado. La distribución en franja de las CGr y el decaimiento moderado en

la densidad hacia la periferia –en la familia Octodontidae–, se asemeja a la distribución de CGr descrita en los roedores amazónicos crepusculares y nocturnos –*Capibara* y *Paca* respectivamente– (Silveira et al., 1989).

Hacia la región temporal de la franja horizontal, en las especies pertenecientes a la familia Octodontidae, se encuentra el área centralis (AC). En el degus y el cururo, el AC se encuentra a 2.75 mm y 2.25 mm –respectivamente– de la cabeza del nervio óptico, con densidades del AC que se elevan por sobre las 6000 células /mm². El pico de densidad máximo, en el degus, corresponde a 6.384 células /mm² (Tabla 3) similar al descrito para el roedor amazónico agutí –diurno– (pico de 6250 células / mm²). La diferencia está en que la franja horizontal del agutí está mas desarrollada, es decir, el decaimiento es mucho más pronunciado hacia la periferia (Figura 8- introducción). La franja visual del degus y el cururo en cambio, presenta una distribución que se ubica entre la franja de capibara y paca (crepuscular y nocturno respectivamente, Figura 8). Sorprendentemente, en *lunatus* el AC se encuentra bien desarrollado a pesar de que su franja visual es menos pronunciada. El AC se ubica más cerca de la cabeza del nervio óptico (a 0.57 mm, inclinado levemente hacia la región temporal), con una densidad que alcanza valores por sobre las 4000 células / mm². El *lunatus* por su parte presenta un pico de densidad de 4.352 células /mm² (Tabla 3) y una distribución similar a *Paca*, es decir una franja horizontal con un decaimiento leve de la densidad hacia la periferia. El hecho de que el cururo presente una retina equivalente a la del degus en términos de densidad y distribución –retina diurna crepuscular– sugiere que a pesar de su condición subterránea, el cururo conserva su estructura retinal intacta. El cururo presenta un 10% de conos en su retina (Peichl et al., 2005), posee una alta densidad de CGr (6000

células/mm²) y tiene una franja horizontal desarrollada; estos datos sugieren que el sistema visual de *S.cyanus* es un sistema visual funcional que no se ha visto disminuido —en términos generales— por la conducta visual subterránea. El cururo en la naturaleza presenta una conducta sumamente activa en términos visuales —sale de las galerías frecuentemente (observaciones personales durante la captura y observaciones de Marín G). Esta conducta es concordante con los resultados obtenidos en esta tesis respecto al desarrollo del sistema visual observado (en el cururo).

Nosotros proponemos, en base a los resultados y las comparaciones con los roedores histricognatos amazónicos, que la familia Octodontidae conserva, en términos retinales, la distribución (de CGr) crepuscular del ancestro común más cercano, es decir una retina crepuscular con un desarrollo moderado de la franja horizontal; esto sería característico de la Familia Octodontidae. El énfasis de las densidades variará respecto de si la conducta visual es diurna o nocturna.

Las diferencias en la posición del AC entre *degus* / *cururo* y *lunatus*, se explican debido a la mayor frontalización de los ojos del *lunatus*. Cuando los ojos se frontalizan, el eje visual —AC— tiende a acercarse al eje óptico disminuyendo el ángulo alfa (Pettigrew, 1986); la posición del AC se correlaciona entonces con la posición de los ojos. En *tucu tucu* no se observa un AC en la región temporal. La franja de mayor densidad en *C.talarum* alcanza densidades por sobre las 7000 células /mm² (Tabla 3), extendiéndose desde la región temporal hasta regiones nasales. Esto último llama profundamente la atención, debido a que la literatura muestra la presencia de AC en diversas especies como en la rata encapuchada —*Hooded Rat*— (Fukuda, 1977), en el hamster (Tiao & Blakemore, 1976), en la ardilla de tierra *Spermophilus beecheyi* (Long

& Fisher, 1983), en la ardilla listada *Tamias sibiricus asiaticus* (Wakakuwa et al., 1985), en el ratón (Dräger & Olsen, 1981), en el gato (Hughes, 1975), en la cabra (Hughes & Whitteridge, 1973), el canguro *Dendrolagus dorianus* (Hughes, 1975a), en ungulados y en el perro (Hebel, 1976). *Ctenomys talarum* posee características retinales particulares en la distribución y posiblemente en los tipos de CG retinales; esto se ve reflejado también en las proyecciones centrales (detalle en discusión de proyecciones centrales), sugiriendo fuertemente que esta especie no posee una estereopsis funcional.

5.3.1 Proyecciones centrales

Nuestros resultados muestran que las diversas proyecciones retinales centrales estudiadas en las especies de la familia Octodontidae y del grupo externo Ctenomidae son consistentes con las proyecciones centrales de otros roedores y mamíferos en general. En particular destacamos dos diferencias significativas observadas; la primera corresponde a un significativo aumento en el énfasis de la proyección ipsilateral al GLd y al CS en el representante nocturno, y la segunda corresponde a una considerable disminución de estas proyecciones en los representantes subterráneos (cururo y tucotuco). Estas diferencias neuroanatómicas son interesantes debido a que la proyección ipsilateral se encuentra directamente relacionada con la visión binocular en los mamíferos.

5.3.2 Genuculado Lateral dorsal (GLd)

El genuculado lateral dorsal es una estructura neural que se encuentra topográficamente organizada. La característica anatómica más conspicua del GLd en Primates y en Gato,

es su estructura laminar consistente en 6 y 7 capas respectivamente; estas laminaciones se pueden distinguir por regiones interlaminares ausentes de células, y/o por características citológicas de las células individuales, como por ejemplo la división magno y parvocelular en el GLd de primates y gatos (Reese, 1987, Kaas, 1972, Nieuwenhuys, 1998, Livingstone & Hubel, 1988).

En el GLd de roedores no existe una laminación tan clara en la citoarquitectura, y el núcleo es relativamente homogéneo respecto a su distribución neuronal. Estudios detallados del GLd en la rata encapuchada basados en la conectividad, muestran que este núcleo presenta una laminación escondida; esta particular organización del geniculado mantiene las correspondencias funcionales de sus aferencias relacionadas con la visión binocular y monocular (Reese B.E. & Cowey A. 1983; Reese B.E. & Jeffery G. 1983; Reese B.E. & Cowey A. 1987). Estos trabajos muestran que el GLd de la rata consta de tres capas; una capa externa contralateral, una capa intermedia ipsilateral, y una capa interna contralateral (capas 3,2,1 respectivamente).

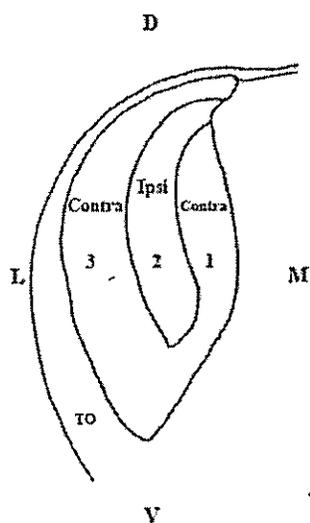


Figura 86 muestra esquema del GLd en un roedor. 1 y 3 representa capas retinorecipientes contralaterales. 2 representa la capa retinoreciciente ipsilateral. D= dorsal,

V= ventral, L= lateral, M= medial. TO= tracto óptico.

Esta descripción laminar también se encuentra en las ardillas diurnas y nocturnas (Tigges, 1970; Abplanalp, 1974), en la ardilla gris (Kaas et al., 1972), en la ardilla californiana (Major et al. 2003) y en la ardilla oriental *Tamias sibiricus asiaticus* (Fukuda, 1986).

Nuestro estudio de conectividad muestra que la organización básica del GLd en la familia Octodontidae es comparable a la descrita para la rata. Es importante mencionar que en nuestros experimentos el GLd se observa bastante claro, aunque cuando se quiere establecer el límite entre las capas contralaterales externa e interna, en las regiones rostrales y caudales, esto se tornan poco claro. Es por este motivo que en esta tesis vamos a hablar de la proyección contralateral (que no distingue entre capa 1 y 3) y la proyección ipsilateral (capa 2).

El presente trabajo establece que todas las especies de la familia Octodontidae y la especie del grupo externo Ctenomidae presentan una proyección contralateral al GLd. En tanto, las proyecciones ipsilaterales al GLd sólo se observan normalmente desarrolladas en *degus* y *lunatus*; en los representantes subterráneos este tipo de proyección está disminuida, al extremo que en *C.talarum* es de tipo *traza*.

5.3.3 Volumen total de los terminales retinales al GLd contralateral

El mayor volumen de los terminales retinales en el GLd se encuentra en *Octodon degus* ($p=0.05$, Mann Whitney); en las demás especies no existen diferencias significativas. El hecho de que *degus* posea un mayor volumen puede deberse al mayor

número de células ganglionares presentes en su retina –180.000. Si se le compara con lunatus –108.000–, cururo –72.000– y tucu tucu –94.200–, el degus dobla en número a todos menos a lunatus. El mayor número de CGr implica un mayor número de fibras inervando el núcleo, lo que conllevaría a un mayor volumen. A su vez, la misma cantidad de CGr presentes en lunatus, cururo y tucu tucu explicaría la equidad volumétrica entre estas especies.

5.3.4 Volumen total de los terminales retinales al GLd ipsilateral

Octodon lunatus

O.lunatus presenta un aumento significativo ($p=0.05$, Mann Whitney) del volumen de la proyección ipsilateral respecto de *O.degus*, *S.cyanus* y *C.talarum*. Este aumento del volumen en la proyección ipsilateral se podría deber al mayor reclutamiento del área retinal –mayor número de CGr– que proyecta ipsilateralmente. Este aumento se generaría por el aumento del traslapamiento binocular, es decir una mayor área del AC se estaría proyectando ipsilateralmente o bien la población de CGr involucradas en la estereopsis ha aumentado.

Octodon degus

Por su parte, *O. degus* tiene una proyección ipsilateral menor que la del lunatus, aunque sigue siendo significativamente mayor comparada con cururo. Este desarrollo, es comparable a lo descrito para la rata encapuchada (Reese, 1986). Los resultados sugieren que degus tiene una discriminación estereoscópica, aunque debiera ser menor que la del lunatus.

Spalacopus cyanus

Cururo presenta una proyección ipsilateral al GLd, pero existe una disminución significativa ($p=0.05$, Mann Whitney) del volumen de los terminales comparado con *O.lunatus* y *O.degus*. A pesar de tener un traslapamiento binocular similar al de *O.degus*, su proyección ipsilateral se ve reducida; esto podría deberse a su modo visual subterráneo. Dentro de las galerías la intensidad lumínica es baja, por lo cual es altamente probable que el cururo no utilice el sistema visual binocular en estas condiciones. En otras palabras, la vida subterránea generaría que la población de CGr involucradas en la visión binocular disminuya considerablemente. Los resultados sugieren fuertemente que la visión binocular sería prácticamente inutilizada en condiciones naturales. En su hábitat, es común ver al cururo salir parcialmente de las galerías durante el día (observación personal). En esta conducta, la visión monocular es determinante en la detección del movimiento de un posible depredador, y esta proyección se encuentra intacta en *S.cyanus*.

Ctenomys talarum

En este roedor subterráneo se observó la presencia de una proyección ipsilateral traza al GLd. Este rasgo es similar a lo descrito en el topo ciego *Spalax ehrenbergi* (Cooper et al., 1993) y la rata-topo africana *Cryptomys anelli* (Nemec et al., 2004), en los que la proyección ipsilateral es traza. Por otro lado, en los roedores subterráneos del género *Ellobius* (Herbin et al., 1994), la proyección ipsilateral es mayor y se asemeja a las proyecciones descritas en la rata (Reese & Cowey, 1987) y lagomorfos (Takahashi et al., 1977).

En este estudio se observó notablemente que el área del AC permanece constante, proporcionalmente hablando, en todas las especies con AC (Tabla 1). Por lo tanto, las variaciones observadas en el volumen de las proyecciones ipsilaterales en los octodóntidos sólo se podrían explicar por una variación en un tipo especial de CGr presente en el AC. A su vez, si tomamos en cuenta lo observado en tuco tuco, se podría sugerir fuertemente que la proyección ipsilateral al GLd estaría dada por la presencia de una población particular de CGr presentes en el AC, las que generarían la proyección ipsilateral; éstas células estarían en muy baja abundancia en *Ctenomys talarum* (este roedor no posee AC), y en mayor cantidad en *O. lunatus*.

5.3.5 Colículo Superior (CS)

El CS de mamíferos se caracteriza citoarquitectónicamente por ser una estructura laminar: capa I –stratum zonale–, capa II –stratum griseum superficiale–, capa III –stratum opticum, fibras orientadas rostro-caudalmente–, capa IV –stratum griseum intermedium–, capa V –stratum album intermedium, fibras orientadas transversalmente–, capa VI –stratum griseum profundum–, capa VII –stratum album profundum– (Nieuwenhuys et al., 1998), como se observa en la figura 87.

El Colículo Superior está retino-tópicamente organizado; presenta una gran proyección contralateral que abarca la totalidad del núcleo, tanto en el eje rostro-caudal como medio-lateral. Los terminales de estas proyecciones se ubican en las capas superficiales del CS; Stratum Griseum Superficiale (SGS, capa II) y Stratum Opticum (SO, capa III). El CS contralateral además funciona como un marcador de inyecciones

intraoculares “exitosas”, ya que se encuentra representada toda la extensión de la retina (Repérant & Cooper, 1994). En doce de los trece casos estudiados, el CS presenta una distribución homogénea en su proyección contralateral, indicando, que las inyecciones intraoculares en la retina fueron absorbidas homogéneamente por la CGr. Es preciso hacer notar que en un caso, en *S.cyanus* “horizontal”, se observa un pequeño espacio donde no se encuentran terminales retinianos, indicando que esa inyección intraocular no fue completamente homogénea.

El CS además presenta una pequeña proyección ipsilateral (traslapada) proveniente de la retina temporal ipsilateral (Huerta & Härting, 1984). Esta proyección presenta terminales distribuidos de forma irregular o en parches que abarcan sólo regiones rostrales y superficiales del CS; específicamente estos terminales se ubican exclusivamente en la capa III o stratum opticum –SO.

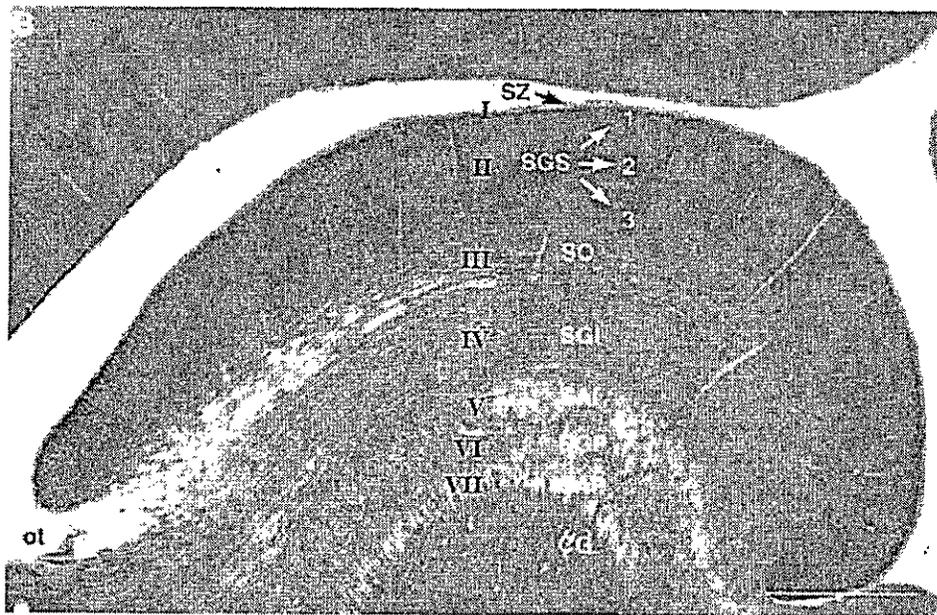


Figura 87 muestra un corte parasagital del CS de la ardilla *Spermophilus beecheyi*. ot= tracto óptico. Barra calibración 1mm. (Adaptado de Major et. al.)

EL CS de las especies estudiadas en estas tesis muestra que su laminación y distribución de terminales, se asemeja a los descrito para otros roedores y mamíferos en general (Huerta & Härting, 1984; Illing, 1996).

5.3.6 Volumen total de los terminales retinianos contralaterales al CS

El mayor volumen en los terminales contralaterales del CS en las especies investigadas, se encuentra en *Octodon degus* ($p=0.05$, Mann Whitney); entre todas las demás especies no existen diferencias significativas. El hecho que el degus posea un mayor volumen puede deberse al mayor número de células ganglionares presentes en su retina -180.000. Comparado con *lunatus* -108.000-, *cururo* -72.000- y *tuco tuco* -94.200-, *degus* dobla en número a todos menos a *lunatus*. Este mayor número de CGr implica un mayor número de fibras inervando el núcleo, lo cual conllevaría a un mayor volumen del núcleo. La igualdad en el número total de CGr explica también la equidad volumétrica entre *lunatus*, *cururo* y *tuco tuco*.

Las proyecciones al CS contralateral del *degus*, *lunatus*, *cururo* y *tuco tuco* son bastante similares y se asemeja a lo descrito para otros mamíferos como el gato, el conejo, el cerdo, el gerbo y el visón (Huerta & Karting, 1984). Los terminales retinianos se encuentran ubicados preferentemente en Stratum Griseum Superficiale 1, 2 y 3 (SGS) y Stratum Opticum (SO).

5.3.7 Volumen total de los terminales retinianos ipsilaterales al CS

Las especies estudiadas muestran una pequeña proyección ipsilateral al CS ubicada sólo en regiones rostrales del CS. *O.lunatus* presenta un mayor volumen de terminales provenientes de la proyección ipsilateral ($p=0.05$, Mann Whitney) comparado con *O.degus*. En ambas especies la proyección ipsilateral presenta terminales en forma de *parche* en la capa III o stratum opticum –SO. Este tipo de proyección ipsilateral ha sido descrita para varias especies, asemejándose considerablemente a la descrita para la rata pigmentada (Fleming et al., 2006). En contraste, *S.cyanus* y *C.talarum* poseen una proyección ipsilateral de tipo *traza*; esta proyección, a diferencia de la proyección ipsilateral presente en *lunatus* y *degus*, presenta terminales dispersos en la capa stratum zonale (SZ) y en SGS. Éstos no poseen la irregularidad de tipo *parche* observada en *degus* y *lunatus*. Si se compara detalladamente (de manera óptica, ya que su cuantificación es inviable) la proyección *traza* en cururo y tuco tuco, se encuentran pequeñas diferencias. Los terminales *traza* marcados en el cururo son levemente mayores comparados con los del tuco tuco. Nosotros pensamos que esta leve diferencia en el énfasis se debe a que *C.talarum* posee un menor número de CGr ipsilaterales, probablemente debido a que tuco tuco lleva más tiempo en el modo de vida subterráneo. Estos resultados junto con los de *degus* y *lunatus*, sugieren que las supuestas poblaciones de CGr que proyectan al GLd ipsi y al CS ipsi podrían ser la misma, siendo la proyección al CS ipsi una colateral de la proyección ipsi al GLd. Esta conjetura se sustenta en que el aumento y la disminución de la proyección ipsilateral co-varía en el GLd y en el CS en todas las especies estudiadas.

5.3.8 Otros Núcleos Retinorecipientes

Con el propósito de establecer si las diferencias en las proyecciones centrales se extrapolan hacia otros núcleos retinorecipientes, decidimos medir el Núcleo Supraquiasmático (NSQ) del hipotálamo y el Núcleo Medial Terminal (NMT) del cerebro medio.

5.3.8.1 Núcleo Supraquiasmático (NSQ)

El NSQ está caracterizado por estar relacionado con la actividad circadiana (Moore & Eichler, 1972; Rusak & Zucker, 1979). Este núcleo se encuentra en el hipotálamo por sobre el quiasma óptico; es una estructura retinoreciente, y las CGr que proyectan a este núcleo lo hacen bilateralmente formando el tracto retino-hipotalámico. Estas células se caracterizan por ser sensibles a las variaciones circadianas de luz, ya que contienen Melanopsina –fotopigmento– (Gooley et al., 2001).

El NSQ recibe aferencias retinales contra e ipsilaterales en todas las especies estudiadas. Cuando se comparan las especies pertenecientes a la familia Octodontidae, el volumen total del núcleo es igual para todos; no existen diferencias significativas. El caso interesante se presenta cuando se establece la comparación entre la familia Octodontidae y *Ctenomys talarum*, perteneciente a la familia Ctenomidae; este último presenta un volumen del NSQ significativamente mayor que todas las especies estudiadas ($p=0.05$, Mann Whitney). Esto podría deberse a que las CGr que proyectan al

NSQ en *C. talarum* están en mayor número que las CGr dirigidas al NSQ de las especies de la familia Octodontidae. Está descrito que en roedores subterráneos estrictos las proyecciones visuales degeneran, excepto la proyección al NSQ (Cooper et. al, 1993). Los resultados, en conjunto con datos de la literatura, sugieren que un NSQ desarrollado podría ser una rasgo de la subterranidad sostenida en el tiempo.

5.3.8.2 Núcleo medial Terminal (NMT)

En vertebrados, el Núcleo Medial Terminal (NMT) junto al Núcleo Dorsal Terminal (NDT) y el Núcleo Lateral Terminal (NLT) dan origen al Sistema Óptico Accesorio (SOA). El SOA es por tanto, un conjunto de núcleos retino-recipientes ubicados en el cerebro medio, que carecen de una clara organización topográfica. Las CGr que proyectan contralateralmente a estos tres núcleos dan origen a dos conjuntos de fibras, el fascículo óptico accesorio inferior y superior. Se ha establecido que el SOA contribuye fundamentalmente a la estabilización refleja de la imagen en la retina (Simpson, 1984) y a la detección de movimientos amplios (Cooper & Magnin, 1986).

En esta tesis medimos el Núcleo Medial Terminal por ser el núcleo más conspicuo del SOA. Los resultados muestran que todos los NMT poseen el mismo tamaño relativo (no hay diferencias significativas), independiente de la especie en cuestión. Esta equivalencia en los tamaños se podría deber a que todas las especies estudiadas presentan el mismo número ó aproximadamente el mismo número relativo de CGr que proyectan al NMT. Esto sugiere dos cosas: 1) los modos de vida nocturno, diurno y/o diurno-subterráneo no afectan el número de CGr de este núcleo, lo que indica

que el NMT es una estructura conservada al menos dentro de las especies estudiadas, y 2) el desarrollo de este núcleo y de las proyecciones visuales principales sugieren consistentemente que todas las especies estudiadas tienen los componentes estructurales que permiten una visión funcional.

5.3.9 Análisis estadístico del método comparado: la influencia filogenética en los volúmenes de los núcleos retino recipientes

El método comparado moderno permite incorporar estadísticamente la información filogenética mediante diversos métodos como por ejemplo los contrastes filogenéticamente independientes (Rezende & Garland, 2002), y el análisis de varianza anidado (Sabat, 2004) entre otros. La estructura de nuestros resultados, que se basan en un bajo número de especies e individuos, no presentan óptimas condiciones para una correcta aplicación estadística de estos métodos comparados. Por este motivo decidimos no incluir esos análisis como parte de los resultados formales. No obstante, procedimos a realizar los análisis (a pesar del sesgo anteriormente mencionado) y lo reportamos en esta sección como discusión.

En esta tesis utilizamos el método de **anova anidada** (mínimos cuadrados -datos ranqueados-; JMP 5.0.1), para descontar estadísticamente la influencia de la filogenia en los volúmenes cerebrales estudiados. En estos análisis son considerados estadísticamente significativos los valores de $p \leq 0,05$.

Los resultados obtenidos muestran que el aumento significativo del volumen del núcleo supraquiasmático contralateral en la especie *C.talarum*, se debe a una influencia de la familia Ctenomidae ($p= 0,003$; $F= 16,3333$), no encontrándose diferencias entre los géneros anidados en sus respectivas familias ($p= 0,1659$; $F= 2,2727$).

El volumen del geniculado lateral dorsal contralateral muestra que no existen diferencias significativas entre las familias ($p= 0,2864$; $F= 1,2843$), pero sí muestra diferencias significativas entre los miembros de cada familia ($p= 0,0092$; $F= 10,9050$). Para ver (en este caso) si las diferencias que se observan se correlacionan con las especies, procedimos a anidar las especies en género. El resultado del análisis muestra que no se observan diferencias ($p= 0,0671$; $F= 4,4815$), indicando que éstas no se deben a la especie o indirectamente al hábito visual de cada especie.

El volumen de las proyecciones ipsilaterales al geniculado lateral dorsal muestra que existen diferencias entre las familias ($P= 0,0007$; $F= 25,1734$), y entre los miembros de las misma familia ($p= 0,0026$; $F= 16,9535$). A su vez cuando se anida especie en género, se observan diferencias significativas ($p= 0,0063$; $F= 13,5000$), indicando que el la especie influye sobre este rasgo.

Por su parte las proyecciones contralaterales al colículo superior muestran que no existen influencia de la familia sobre este rasgo ($p = 0,5058$; $F = 0,4802$), y tampoco se observan diferencias entre los miembros de cada familia ($p = 0,0543$; $F = 4,8913$).

Las proyecciones ipsilaterales al colículo superior no muestran diferencias entre las familias ($p = 0,4917$; $F = 0,5137$), pero sí entre los géneros anidados en su respectiva familia ($p < 0,0001$; $F = 47,0930$). Cuando anidamos especie en género se observaron

diferencias significativas ($p= 0,0063$; $F= 13,5000$), indicando que la especie influye sobre el volumen de esta proyección.

Las proyecciones al núcleo medial terminal (NMT) no muestran diferencias significativas a nivel de familia ($p= 0,2039$; $F= 1,8766$), pero sí cuando el género se encuentra anidado en familia ($p= 0,0459$; $F= 5,3571$). El análisis de especie anidada en género muestra que no existen diferencias significativas ($p= 0,6224$; $F= 0,2623$), indicando finalmente que estos volúmenes no se asocian con la especie.

Los resultados sugieren fuertemente que la filogenia se asocia con ciertos rasgos estudiados: por ejemplo el aumento del volumen en la proyección al núcleo supraquiasmático, se explica por la influencia filogenética de la familia Ctenomidae. Por otro lado, se observa indirectamente la influencia de los hábitos visuales en las proyecciones ipsilaterales tanto al geniculado lateral dorsal como al colículo superior; las diferencias observadas no se deben a la influencia de la filogenia sino a la especie en cuestión.

Los resultados estadísticos obtenidos son bastante consistentes con las interpretaciones cualitativas directas que hemos hecho de nuestros resultados. Es de esperar que si el número de especies e individuos por especie fuera mayor, la fuerza estadística de estos resultados debiera aumentar, dejando claramente establecida (estadísticamente hablando) las influencias de la filogenia y de los hábitos visuales.

5.4 DISCUSIÓN GENERAL

En esta tesis se utilizó el método **neuroanatómico comparado** para estudiar el sistema visual de roedores octodóntidos y ctenómidos. A su vez, cuando la filogenia de las especies a comparar está definida como en las familias anteriormente mencionadas, preguntas como cuánto influye la historia y cuánto el modo de vida, en los rasgos estructurales del sistema visual, se convierten en preguntas con respuestas posibles. El análisis de los campos visuales, las CGr y las proyecciones centrales, generaron importantes resultados y especulaciones que discutimos en detalle en el capítulo anterior. En esta discusión general, situaremos los resultados en un contexto filético, tomando en cuenta especialmente las implicancias evolutivas de éstos en relación a la visión binocular de mamíferos.

5.4.1 Conservación y Plasticidad en la Filogenia.

Phylogeny is the evolutionary history of a lineage, conventionally (though not ideally) depicted as a sequence of successive adult stages (Gould, 1977).

La filogenia es una sucesión de formas orgánicas emparentadas secuencialmente por relaciones reproductivas. Los cambios experimentados a lo largo de la filogenia constituyen el cambio filogenético o evolutivo (Maturana & Varela, 1984).

Los linajes presentan rasgos fenotípicos conservados transgeneracionalmente que los caracterizan como grupos determinados. La clasificación vertebrados por ejemplo, se debe a que ciertos grupos de animales conservan rasgos similares tales como un tubo

nervioso hueco, un cráneo, crestas neurales y placodas; esta clasificación reúne a taxas tan diversos como peces, reptiles, anfibios, mamíferos y aves. Al respecto Romer A.S. (1971, capítulo 1) dice: *—el hombre es un miembro más del grupo de los vertebrados; un grupo que no sólo incluye a las criaturas de sangre caliente, con los que el hombre está estrechamente relacionado, sino que también estamos relacionados con los pájaros, reptiles, anfibios y peces. La historia de esas criaturas es nuestra historia, es decir, la historia del hombre es la historia del los vertebrados. No se puede entender correctamente al hombre, su cuerpo, su mente o sus actividades, a menos que comprendamos su “ascendencia vertebrado”*. En otras palabras, para comprender el presente estructural de un ser vivo particular, es inescapable tener en cuenta que ese organismo pertenece a una historia filética común con otros organismos, la que se revela en la conservación de ciertos rasgos estructurales compartidos entre ellos. Ésto, sólo puede observarse comparando a los organismos entre si. Sin embargo, estas mismas comparaciones muestran que aunque la presencia o ausencia de ciertas estructuras en un organismo puedan asociarse a su historia filogenética, el estado que esos caracteres manifiestan en los distintos organismos depende no solamente de la filogenia, sino que se asocia estrechamente a las particularidades del modo de vida de cada especie. Los mamíferos por ejemplo, comparten ciertos rasgos estructurales tales como las mamas y el pelo; todos los mamíferos poseen pelos, al menos en alguna etapa de su ontogenia, sin embargo, cuán largo, cuán grueso, cuan densa es su distribución corporal, o durante cuánto tiempo ese pelo esta presente, no depende ya solamente de la condición mamífero, sino más bien del modo de vida particular de cada mamífero o grupo de mamíferos. Observamos entonces, al mirar la historia filogenética, una “dialéctica

inherente” entre cambio y conservación en los rasgos estructurales de los organismos. Esta constatación hace surgir algunas preguntas básicas tales como ¿Cuán flexible y cuán rígida es la historia filogenética en relación a los distintos rasgos? ¿De qué depende el carácter plástico o rígido de un rasgo determinado? ¿Es este carácter homogéneo en todo el árbol filético?

Al respecto, los resultados obtenidos en esta tesis muestran, para el linaje de los roedores octodóntidos, que ciertos rasgos principales de su sistema visual son comunes entre las distintas especies independientemente del hábito visual que ellas exhiben, y que otros rasgos varían de un modo correlacionado con estos distintos hábitos visuales. En esta tesis, a las similitudes estructurales atribuibles a la pertenencia a un mismo linaje las llamamos **conservaciones filogenéticas**, y la variabilidad estructural asociable al modo de vida que se distingue dentro de esa conservación la denominamos **plasticidad filogenética**. Dicho de un modo más estricto, un rasgo es filogenéticamente conservado cuando se encuentra en un mismo estado en las distintas especies de un clado, donde las especies tienen diversos modos de vida entre sí. Complementariamente, diremos que un rasgo es filogenéticamente plástico cuando se encuentra en distintos estados en las distintas especies de un clado, de modo tal que pueda asociarse a los distintos modos de vida de las especies de ese clado.

Aplicando estas definiciones a nuestros resultados podemos distinguir las siguientes situaciones:

1) Rasgos conservados.

En todas las especies estudiadas –en esta tesis– se observaron las seis proyecciones visuales descritas para el subfilum vertebrados; a saber, proyección al: 1) núcleo supraquiasmático (NSQ), 2) núcleo medial terminal (NMT) del sistema óptico accesorio (SOA), 3) pretectum (PRT), 4) geniculado lateral ventral (GLv), 5) geniculado lateral dorsal (GLd) y 6) colículo superior (CS). A su vez, la organización laminar del GLd es conservada al menos en todos los mamíferos: desde la conspicua laminación en gatos y primates, hasta la laminación escondida presente en todos los roedores. Por su parte, el CS también conserva una estructura laminar la que se encuentra presente en todos los vertebrados. Otro rasgo filogenético observado en las especies de la familia Octodontidae y Ctenomidae, que ha sido descrito en variados representantes del orden rodentia, es la distribución en franja horizontal de las células ganglionares retinales. El último rasgo conservado filogenético, encontrado en las especies en estudio, corresponde al volumen estandarizado del núcleo medial terminal (NMT); éste no varía significativamente en ninguno de los individuos, lo que sugiere posiblemente que esto sea así para todos los roedores.

2) Rasgos plásticos.

Los resultados obtenidos muestran que el tamaño y posición del ojo, el número total de células ganglionares y su distribución retiniana, la existencia y posición en la retina del área centralis, y el tamaño relativo de las proyecciones ipsilaterales son rasgos que presentan, a este nivel de comparación, plasticidad filogenética. En efecto, Peichl (2008, comunicación personal) observó que el tamaño del ojo aumenta en el representante nocturno *O. lunatus* (degus: AL= 7.2 mm, ED= 7.7 mm v/s lunatus: AL=

8.5 mm, ED= 8.7 mm). A su vez, encontramos que el AC se desplaza hacia porciones centrales de la retina en el nocturno, y que en el ctenómido subterráneo esta estructura se encuentra ausente. Por otra parte, observamos un significativo aumento en la proyección ipsilateral al GLd y al CS en el roedor nocturno *O. lunatus*, y una significativa disminución de éstas en los representantes subterráneos, tanto de los octodóntidos como del ctenómidos.

5.4.2 Conservación: ¿activa o pasiva?

La identificación que hemos hecho de ciertos rasgos del sistema visual que son, en nuestro grupo de estudio, filogenéticamente plásticos, nos lleva a preguntarnos sobre cuán extendida es la plasticidad de estos rasgos en el conjunto de los vertebrados, y cuán asociada está con los distintos hábitos visuales. Al respecto, es fácil notar que los rasgos aquí caracterizados como plásticos varían convergentemente (esto es, presentan estados similares) en muchas especies distintas y filogenéticamente lejanas entre sí, que presentan hábitos visuales similares. Casos como el aumento del tamaño y la frontalización ocular en la gaviota nocturna *Larus furcatus* (Galápagos); el aumento del tamaño y el grado de frontalización ocular en las lechuzas y buhos (strigiformes), que además va acompañado de una disminución del número de células ganglionares y un desplazamiento de las foveas laterales hacia porciones centrales de la retina; y el gran tamaño ocular y frontalización de los ojos en los macro-quirópteros (Pettigrew, 1997), son ejemplos claros de esta asociación.

Por otra parte, si los rasgos filogenéticamente conservados encontrados en esta tesis, se examinan en un contexto filético más amplio, se encuentra que éstos también presentan, en nuestro sentido estricto, plasticidad filogenética. Por ejemplo, las seis proyecciones visuales descritas para todos los vertebrados, evidencian cierto grado de plasticidad en los modos de vida subterráneos. En el topo *Spalax ehrenbergui*, todas las proyecciones visuales degeneran exceptuando, interesantemente, la proyección al núcleo supraquiasmático, lo que parece indicar que esta proyección visual sigue siendo significativa en el modo de vida subterráneo. Por otro lado, se observa que la distribución en franja de las CGr varía dependiendo del linaje en estudio; en los roedores este es un rasgo bien conservado, en cambio en grupos como los primates, éstas se ordenan de un modo concéntrico.

Ahora bien, si ampliamos el espectro de observaciones comparadas hacia otras modalidades sensoriales, como por ejemplo las inervaciones somato-sensoriales del rostro, mediadas por el V par craneal (trigémino), nos encontramos que en la mayoría de los vertebrados, éstas se encuentran asociadas a receptores de la somatosensorialidad general, tales como nociceptores, receptores táctiles, de presión y temperatura. Sin embargo, existen casos donde esta inervación trigeminal da lugar a especializaciones sensoriales únicas, asociada a receptores somáticos modificados, que conllevan reordenamientos anatómicos y fisiológicos de aspectos muy conservados del sistema nervioso central. Por ejemplo, los monotremas, únicos amniotes capaces de detectar campos electromagnéticos (Scheich et al., 1986), lo hacen por medio de mecanoreceptores somatosensoriales modificados ubicados en la piel del pico, los que a su vez son inervados por terminales trigeminales. Esto último llama la atención, debido a que la

literatura muestra que los peces eléctricos y los tiburones realizan electrorecepción a través de mecanorreceptores ciliados modificados, asociados al octavo par craneal (Pettigrew, 1999). Otro ejemplo interesante de especializaciones sofisticadas asociadas al V par, es el caso del “star nosed mole” (*Condylura cristata*). Este roedor subterráneo presenta, alrededor de su nariz, un arreglo de pedúnculos táctiles en forma de estrella (Catania, 1995). Esta estructura que *parece una mano y actúa como un ojo* (Catania, 1999) contiene estructuras mecano-sensoriales epidermales complejas llamadas *órganos de Eimer* (Catania & Kaas, 1997), las que permiten que este roedor “vea” subterráneamente. En este caso se verifica una proyección trigeminal al colículo superior, única en los mamíferos, y además una magnificación de las aferencias derivadas del trigémino en la corteza somatosensorial, similar a la descrita para el caso de la representación cortical de la fovea visual en primates (Catania & Kass, 1997). Finalmente, mencionaremos el caso de las serpientes crotalinas (Viperidae) y boidos (Boidae), las que son capaces de “ver” pequeñas variaciones de la radiación infraroja a través del “pit organ”. Esta estructura está compuesta por terminales trigeminales libres que proyectan vía un núcleo sensorial tegmental derivado del v par craneal (*nucleus reticularis caloris* en crotalinas, y *nucleus descendens laterales n. trigemini* en boas) al tectum óptico (Nieuwenhuys et al., 1998), donde dan lugar a un “espacio termo-visuomotor” único entre los amniotas.

Después del examen anterior, podemos decir que el carácter filogenéticamente conservado o plástico de un rasgo estructural depende del nodo o nivel filogenético dentro del cual se plantea la pregunta. En efecto, cuando se aumenta la escala temporal filética, es decir, se comparan grupos alejados en la filogenia, se evidencia, al menos en

el contexto de las estructuras sensoriales del sistema nervioso, que muchos de los rasgos que aparecen como filogenéticamente conservados son, en mayor o menor medida, filogenéticamente plásticos.

Es interesante notar que la opinión dominante en la literatura actual centra su atención principalmente en los procesos que explican el cambio evolutivo, pues se considera que la conservación filética es una consecuencia esperable de un supuesto arrastre filogenético o “phylogenetic inertia” (para una revisión histórica del concepto ver Blomberg & Garland, 2002). Sin embargo, hemos visto que incluso aquellos rasgos que parecen extremadamente conservados resultan ser plásticos cuando se estudian en un sentido filético amplio. Por lo tanto, es válido cuestionarse si es que la conservación de los caracteres ocurre sólo o principalmente como consecuencia de un proceso de arrastre filético. En efecto, si hasta aquellos rasgos que parecen más conservados resultan ser filogenéticamente plásticos, entonces el que esos rasgos se conserven invariables dentro de determinados clados supone un proceso de conservación activa. Por tanto, puede pensarse que no es sólo el cambio filético el que requiere ser explicado sino también la conservación. Al respecto, hemos visto que la variación tanto de los rasgos plásticos como de los conservados ocurre en estrecha asociación con el modo de vida de los organismos. Esto parece apuntar a la dinámica ontogénica y filogénica de la relación organismo/medio (en el sentido de Maturana & Mpodozis, 2000) como un factor central para explicar no sólo el cambio sino también la conservación de los rasgos estructurales a través de la filogenia.

5.4.3 Hábito visual nocturno y evolución de la visión binocular

En los vertebrados, la visión binocular o visión en profundidad ha sido descrita preferentemente en mamíferos y aves, aunque también se ha caracterizado en algunos peces teleósteos y anuros (Pettigrew, 1986). Estos estudios muestran que la visión binocular funcional requiere de ciertas características estructurales fundamentales tales como: a) un cierto grado de traslapamiento binocular, aunque el grado de traslapamiento no tiene por qué ser constante. Está el caso de algunas especies que son capaces de cambiar desde una visión binocular a una visión panorámica. El ejemplo más notable se observa en aves: el Podargo (*Podargus strigoides*, frogmouth) en posturas de camuflaje elimina completamente la visión binocular para maximizar su visión panorámica; sin embargo, cuando está en conductas de caza, su visión binocular funcional alcanza valores cercanos a los de la lechuza (Wallman, Pettigrew, 1985). b) tener una especialización retinal como una fovea o área centralis en la región de traslapamiento binocular. c) tener proyecciones centrales retinotópicamente traslapadas, que permitan una representación binocular del espacio visual. En mamíferos, las proyecciones visuales principales con representación binocular se encuentran a nivel del GLd y la corteza visual. La proyección binocular al GLd es contra e ipsilateral. La proyección desde el geniculado a la corteza en cambio, es ipsilateral. Tanto en la corteza visual primaria como secundaria se encuentran neuronas que responden binocularmente (Blakemore, 1969; Poggio & Poggio, 1984; Parker, 2007). En aves, las proyecciones visuales principales involucradas en la visión binocular, se dirigen primero al núcleo óptico principal del tálamo (OPT) contralateralmente. Posteriormente éste proyecta

bilateralmente al Wulst visual, donde se traslapan las proyecciones visuales provenientes de ambos OPT generando la disparidad necesaria para que surja la visión binocular (Pettigrew, 1986).

Los resultados encontrados en esta tesis muestran que los hábitos visuales nocturnos generan cambios en los tres niveles relevantes de la visión binocular funcional, es decir:

1) Aumento del traslapamiento binocular, 2) Corrimiento del AC hacia regiones centrales de la retina y 3) un aumento significativo de la proyección ipsilateral al GLd y al CS. Estos resultados son notables, porque muestran que tres características estructurales diferentes cambian coherentemente en un tiempo evolutivo relativamente corto (2 millones de años, Gallardo et al., 2001). ¿Cómo explicar estos tres cambios observados?

Al respecto, es interesante notar que, debido a la baja intensidad de luz, la nocturnidad constituye una condición límite para la operación del sistema visual. Por lo tanto, en un animal que vuelque su hábito visual hacia la noche es esperable encontrar un reordenamiento de su sistema visual después de un aumento en la sensibilidad lumínica y discriminación de contrastes. El aumento del tamaño ocular, característico de los animales nocturnos permite: 1) acercar el punto nodal hacia la retina, aumentando así la intensidad luminosa efectiva en la cámara óptica (Ross et al. 2007); y 2) elevar el número de fotorreceptores; en esta situación particular, se espera un aumento en el número de bastones (fotorreceptores con una alta sensibilidad lumínica) y una disminución del número de conos (fotorreceptores con una baja sensibilidad lumínica). Es importante notar que el aumento de fotorreceptores en los animales nocturnos va

acompañado de una disminución del número total de células ganglionares retinales. Esto genera una alta razón de convergencia fotorreceptor-CGr en regiones retinales del eje visual, permitiendo agrandar el campo receptivo de las CGr, lo que favorece la sumación espacial de estímulos lumínicos subumbrales, con lo que aumenta la probabilidad de percibir un estímulo visual en condiciones de baja intensidad lumínica.

El aumento del tamaño ocular acrecienta las aberraciones esféricas (de alto orden) en las regiones periféricas de la retina, donde el eje visual de los animales diurnos se sitúa. Este problema se corrige, en los animales nocturnos, frontalizando los ojos (lo que aumenta el campo visual binocular), generando que la fovea central o área centralis se ubique en porciones centrales de la retina (donde no existen estas aberraciones de alto orden). A su vez, este corrimiento del eje óptico conlleva a que una mayor área retinal proyecte ipsilateralmente, debido al corrimiento del meridiano vertical hacia regiones centrales de la retina, aumentando así el número de estas CGr, las que contribuyen en parte a generar un mayor volumen relativo de las proyecciones ipsilaterales.

Hasta aquí se ve cómo es que la nocturnidad restringe o condiciona a estos cambios coligados, pero, ¿cómo es el proceso que los produce? Al respecto, es interesante notar que algunos de los rasgos filogenéticamente plásticos también lo son en la ontogenia. Este es el caso de 1) el tamaño ocular y 2) las proyecciones visuales principales centrales. A continuación discutiremos estos dos puntos con mayor detalle:

1) El tamaño ocular, en los vertebrados está afecto al fenómeno de “homeostasis del crecimiento ocular” (HCO, Wallman & Winawer, 2004). Esto consiste en que el ojo de vertebrados responde localmente y momento a momento (aumentando o disminuyendo de tamaño) a la hipermetropía o miopía, es decir, a la formación de la

imagen por detrás o por delante de la retina. Esto se ha observado en experimentos realizados en pollo, a los que se les han colocado tanto lentes positivos como negativos en el ojo. La intención de usar uno u otro lente es la de cambiar la distancia focal de la imagen, ya sea situándola por delante de la retina –lentes positivos, miopía– o por detrás de la retina –lentes negativos, hipermetropía. El ojo compensa para un lente positivo disminuyendo su tasa de elongación y engrosando la coroides, con esto se desplaza la retina hacia la distancia focal de la imagen. La compensación para los lentes negativos se evidencia en el aumento de la tasa de elongación y disminución del grosor de la coroides, haciendo retroceder la retina en dirección a la distancia del foco hipermetrope. Lo interesante es que esta respuesta es local, ya que si se expone el ojo parcialmente a las condiciones descritas, sólo ocurren los cambios en aquellas zonas perturbadas ópticamente (Wallman & Winawer, 2004). Por otro lado, si en vez de usar lentes positivos o negativos, se oscurece la retina por medio de difusores o por sutura, el ojo comienza un proceso de elongación que dura en tanto la retina esté oscurecida. En estos experimentos, la cámara óptica aumentó su volumen en un 25% (Wallman & Adams, 1987).

Para los animales de hábitos nocturnos, la nocturnidad no representa la privación total de luz, por lo tanto, no se puede explicar el aumento del tamaño ocular debido al fenómeno de privación. La nocturnidad, según nuestro parecer, representa una condición de baja intensidad lumínica, en donde el animal nocturno tiene opciones de activación de su sistema visual. Esta baja condición lumínica restringe su experiencia visual al mundo de las cosas cercanas, debido a que en bajas condiciones de luminosidad una visión a gran distancia se torna inviable (Hughes, 1977). Si la experiencia visual del

animal nocturno es la de los objetos cercanos, entonces, esta condición se asemeja al fenómeno descrito para el caso de los lentes negativos, es decir, la imagen se estaría formando detrás de la retina; como consecuencia de aquello, se gatillaría el fenómeno de acomodación, elongación ocular y disminución del grosor de la coroides. Ya que el ojo de los roedores prácticamente no puede acomodar (Schachar et al., 2007); los únicos mecanismos posibles son la elongación y la disminución en el grosor de la coroides. Si este fuera el caso, entonces la coroides del lunatus debiera ser ligeramente más delgada que la coroides del degus.

2) Las proyecciones visuales presentan una considerable plasticidad tanto en la ontogenia temprana como en la adulta. La literatura muestra que en estadios tempranos del desarrollo postnatal, las suturas de los párpados tanto en lechuzas como en gatos afecta el alineamiento interocular, desencadenando diversos problemas de fusión binocular como el estrabismo en sus diversas formas (Knudsen, 1988, Shermann, 1972). A su vez, experimentos en animales adultos muestran un reordenamiento de los mapas visuales luego de la eliminación del input normal de la corteza visual primaria (Buonomano & Merzenich, 1998). En este tipo de experimentos se ha observado (en gatos) que es necesario lesionar ambas retinas para lograr privar a las neuronas binoculares de la corteza visual primaria (Kaas et al., 1990). Interesantemente, la plasticidad cortical (reordenamiento de los mapas corticales en el adulto) también se ha observado en las cortezas somatosensoriales y auditivas (Buonomano & Merzenich, 1998; Merzenich et al., 1978; Robertson & Irvine, 1989;)

5.4.4 Visión binocular en primates

A primera vista, los primates parecen ser un contraejemplo a lo propuesto en esta tesis (aumento de la binocularidad ligado a la nocturnidad). Esto porque la gran mayoría de ellos (Platyrrhini y Catarrhini) tienen hábitos visuales diurnos, y al mismo tiempo exhiben muchos de los atributos asociados a la nocturnidad, tales como orbitas muy frontales, gran traslape binocular, foveas centrales, gran desarrollo de las proyecciones ipsilaterales al GLd y marcada estereopsis. Sin embargo, una segunda mirada nos muestra que en los grupos basales en este clado, tales como los Tarsii y Strepsirrhini, predominan los representantes nocturnos, de ojos grandes y muy frontalizados. La figura 23 muestra un paulatino aumento de la convergencia orbital / visión binocular en el linaje de los primates, desde el lemur (Strepsirrhini; izquierda) hasta el humano (Catarrhini; derecha). ¿Cómo ocurre o qué podría causar la frontalización de los ojos en la evolución de los primates?

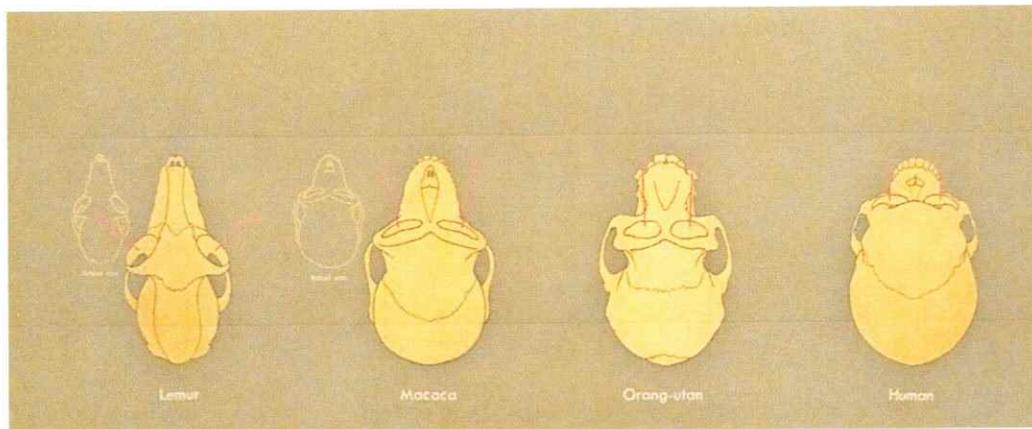


Figura 88. Museo de Historia Natural, NYC

Pettigrew (1986) propuso que la frontalización ocular, en el origen de los primates, estaría asociada a una conducta visual nocturna predatoria. Heesy (2008),

mediante análisis ecomorfológicos, sugiere que esta hipótesis sería la que mejor se correlaciona con el aumento de la frontalidad ocular en los primates, dado que el grado de traslapamiento binocular es mayor en las especies que presentan una conducta predatoria nocturna. Usando datos paleontológicos, Ross et al. (2007) también propone que el ancestro del linaje primates sería un organismo de conductas visuales nocturnas; según estos autores, el registro fósil muestra que los primates ancestrales tenían un mayor tamaño ocular, una menor distancia focal y un cristalino de mayor diámetro (comparado con primates diurnos). Recordemos que un aumento del tamaño del ojo sólo posibilita un posible aumento en el número total de fotorreceptores, pero no genera por sí solo un aumento en la intensidad de la luz incidente en la cámara óptica. En cambio, un incremento en el tamaño del cristalino y una disminución de la distancia del punto nodal sí producen aumentos de la intensidad lumínica (Roos & Kirk, 2007).

Si lo expuesto es cierto, ¿cómo explicar la conservación de atributos visuales “nocturnos” en el paso desde la nocturnidad a la diurnidad en el linaje de los primates? En nuestro contexto, el problema es de interés, dado que la condición fotópica impone restricciones a la operación del sistema visual muy distintas a las que impone la condición escotópica. Por esto, cuando los linajes pasan de modos de vida escotópicos a modos de vida fotópicos, transición de signo inverso al que presenta nuestro caso de estudio, es esperable que los rasgos filogenéticamente plásticos cambien en función de las características del nuevo “nicho visual”. De hecho, en comparación a los nocturnos los primates diurnos presentan una disminución tanto del diámetro corneal como del tamaño del cristalino; estos rasgos permiten aumentar la resolución de la imagen proyectada en la retina a expensas de la luminosidad (Roos & Kirk, 2007). Además,

estos cambios se acompañan de un aumento significativo tanto en el número como en la variedad de receptores fotónicos, así como de un aumento en el número de células ganglionares (Finlay et al., 2008; Wikler & Rakic, 1990).

Entonces, la conservación de rasgos evolucionados en relación al hábito nocturno en los derivados diurnos amerita una explicación más sustancial que la mera mención a la “inercia filogenética”. Al respecto, hemos visto en esta tesis cómo el hábito visual nocturno condiciona una frontalización ocular, la que a su vez posibilita un aumento en el énfasis y desarrollo de la estereopsis. Y la estereopsis, como lo demuestra el caso humano, es una operación visual que es “funcional” tanto en la noche como en el día. Pensamos entonces que aunque la estereopsis se origine ancestralmente en condiciones de nocturnidad, puede conservarse, juntamente con todas las características estructurales que la hacen posible, como parte del modo de vida de los derivados, con independencia del hábito visual diurno o nocturno que ellos tengan.

Interesantemente, esta situación es análoga a la propuesta para la relación entre las plumas y el vuelo en las aves: la evidencia paleontológica muestra que las plumas se originaron en el linaje de los terópodos (Prum, 2002; Sereno, 1999; Chen et al., 1998; Ji et al., 1998; Xu et al., 2000), en contextos evolutivos diferentes al del vuelo; sin embargo, la presencia de plumas hizo posible el vuelo en algún linaje derivado de “saurópodos plumados”. Y es en este linaje, el de las aves modernas, donde las plumas se conservan y especializan en relación con el vuelo. Siguiendo a Gould (1982), situaciones evolutivas de esta clase son tratadas en la literatura como “exaptaciones”, es decir situaciones en las cuales una cierta estructura que se origina en un ancestro en un determinado contexto evolutivo, posibilita el surgimiento de un modo de vida derivado

en el cual esa estructura toma un distinto rol, y es conservada y especializada en el nuevo linaje en coherencia con este nuevo rol. De acuerdo a esto, en el linaje de los primates diurnos la visión binocular funcional sería una exaptación, lo mismo que las plumas en el linaje de las aves. Notemos que la exaptación, vista como un proceso evolutivo, permite, al menos en estos dos casos, explicar de un modo no trivial la conservación de rasgos estructurales ancestrales en los derivados. Desde aquí, podemos preguntarnos en que medida esta explicación “exaptativa” de la conservación filética pueda generalizarse para todos los casos de conservación. Al respecto, nos parece que una generalización como esa requería invocar un proceso histórico de “exaptación recursiva” esto es, “exaptación de la exaptación”.

Finalmente, respecto de la evolución de la visión binocular, nosotros pensamos, tomando en cuenta los resultados del *degus* y *lunatus*, que el aumento de la frontalización en los primates se debe principalmente a un modo de vida nocturno visualmente activo. No se requiere necesariamente una condición predatoria como lo propone Pettigrew (1986) y Heesy (2008). Es natural preguntarse si esta afirmación puede generalizarse a todos los grupos de amniotes, cuestión que reclama estudios comparativos más amplios y detallados que los emprendidos en esta tesis.

6 Conclusiones

En base a los resultados obtenidos en este trabajo, nosotros concluimos que:

- los diversos modos de vida afectan la estructura del sistema visual, en tanto el animal en cuestión sea un animal visualmente activo.
- La *nocturnidad* se asocia directamente con el aumento de las estructuras asociadas a la visión binocular al menos en los roedores estudiados. Tomando en cuenta la literatura, esto se podría extender a otros mamíferos como los primates. Queda abierta la pregunta si es que esta asociación se puede generalizar a todos los amniotas.
- La *subterranidad* se asocia con la pérdida de las estructuras asociadas a la visión binocular.

7 BIBLIOGRAFÍA

- Abplanalp P. (1974). Topography of retinal efferent connections in sciurids. *Brain Behav Evol.* 9: 333-375
- Begall S., Gallardo M.H. (2000). *Spalacopus cyanus* (Rodentia: Octodontidae): an extremist in tunnel constructing and food storing among subterranean mammals. *The Zoological Society of London.* 251:53-60
- Bishop P.O., Pettigrew J.D. (1986). Neural mechanisms of binocular vision. *Vision Research* 26: (9) 1587-1600
- Blakemore C. (1969) Binocular depth discrimination and the nasotemporal division. *Journal of Physiology.* 205: 471-497
- Blomberg S.P., Garland T. (2002) Tempo and mode in evolution: phylogenetic inertia, adaptation and comparative methods. *Journal of Evolutionary Biology.* 15: 899-910
- Brooks D.E., Komáromy A.M., Källberg M.E. (1999). Comparative retinal ganglion cell and optic nerve morphology. *Veterinary Ophthalmology.* 2: 3-11.
- Buonomano D.V., Merzenich M.M. (1998). *Annual Review Neuroscience.* 21: 149-186
- Calderone J.B., Reese B.E., Jacobs G.H. (2003). Topography of Photoreceptors and Retinal Ganglion Cells in the Spotted Hyena. (*Crocuta crocuta*). *Brain Behavior and Evolution.* 62: 182-192.
- Catania K.C. (1995) Structure and Innervation of the Sensory Organs on the Snout of the Star-Nosed Mole. *Journal of Comparative Neurology.* 351: 536-548

- Catania K.C., Kass J.H. (1997) Somatosensory Fovea in the Star-Nosed Mole: Behavioral Use of the Star in Relation to the Innervation Patterns and Cortical Representation. *Journal of Comparative Neurology*. 387: 215-233
- Catania K.C. (1999) A nose that looks like a hand and acts like an eye: the unusual mechanosensory system of the star-nosed mole. *Journal of Comparative Physiology*. 185: 367-372
- Cooper H.M., Herbin M., Nevo E. (1993). Ocular regression conceals adaptive progression of the visual system in a blind subterranean mammal. *Nature*. 361: 156-159.
- Cooper H.M., Herbin M., Nevo E. (1993) Visual system of a naturally Microphthalmic Mammal: The Blind Mole Rat, *Spalax ehrenbergi*. *Journal of Comparative Neurology*. 328: 313-350
- Cooper H.M., Magnin M. (1986) A common mammalian plan of accessory optic system organization revealed in all primates. *Nature*. 324: 457-459
- Chávez A.E., Bozinovic F., Peichl L., Palacios A.G. (2003). Retinal Spectral Sensitivity, Fur Coloration, and Urine Reflectance in the Genus *Octodon* (Rodentia): Implications for Visual Ecology. *Investigative Ophthalmology & Visual Science*. 44 (5): 2290-2296
- Chen P.J., Dong Z.M., Zhen S.N. (1998). An exceptionally well-preserved theropod dinosaur from the Yixian Formation of China. *Nature*. 391:147-152
- Dräger U.C., Olsen J.F. (1981) Ganglion cell distribution in the retina of the mouse. *Investigative Ophthalmology and Visual Science*. 20: 285-293

- Ebrey T., Koutalos Y. (2001) Vertebrate Photoreceptors. *Progress in Retinal and Eye Research*. 20: 49-94
- Field G.D., Chichilnisky E.J. (2007). Information Processing in the Primate Retina: Circuitry and Coding. *Annu. Rev. Neurosci.* 30: 1-30
- Finlay B.L., Franco E.C.S., Yamada E.S., Crowley J.C., Parsons M., Muniz J.A.P.C., Silveira L.C.L. (2008) Number and topography of cones, rods and optic nerve axons in New and Old World primates. *Visual Neuroscience*. 25: 289-299
- Fleming M.D., Benca R.M., Behan M. (2006) Retinal projections to the subcortical visual system in congenic albino and pigmented rats. *Neuroscience*. 143: 895-904
- Fukuda Y., Stone J. (1974) Retinal distribution and central projections of Y-, X-, and W-cells of the cats retina. *Journal of Neurophysiology*. 37: 749-772
- Fukuda Y. (1977) A Three-Group Classification of Rat Retinal Ganglion Cells: Histological and Physiological Studies. *Brain Research*. 119: 327-344
- Fukuda Y., Takatsuji K., Wakakuwa K., Watanabe M., Mitani-Yamanishi Y. (1986) Ipsilateral retinal projections and laminations of the dorsal lateral geniculate nucleus in the eastern chipmunk (*Tamias sibiricus asiaticus*). *Brain Research*. 384 (2): 373-378
- Gallardo M.H., Kirsh A.W. (2001). Molecular Relationships Among Octodontidae (Mammalia: Rodentia: Caviomorpha). *Journal of Mammalian Evolution*. 8(1): 73-89
- Gooley J.J., Lu J., Chou T.C., Scammell T.E., Saper C. (2001) Melanopsin in cells of origin of the retinohypothalamic tract. *Nature Neuroscience*. 4: 1165

- Gould S.J. (1977) *Ontogeny and Phylogeny*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. London, England. 484
- Gould S.J., Vrba E.S. (1982). Exaptation –a missing term in the science of form. *Paleobiology*. 8(1): 4-15
- Hebel R. (1976) Distribution of retinal ganglion cells in five mammalian species (pig, sheep, ox, horse and dog). *Anatomy and Embryology*. 150:45-51
- Heesy C.P. (2008). Ecomorphology of orbit orientation and the adaptive significance of binocular vision in Primates and other mammals. *Brain Behav and Evol*; 71: 54-67
- Heesy C.P. (2004). On the relationship Between Orbit Orientation and Binocular Visual Field Overlap in Mammals. *The Anatomical Record Part A* 281A: 1104-1110
- Herbin M., Repérant J., Cooper H.M. (1994) Visual System of the Fossorial Mole-Lemmings, *Ellobius talpinus* and *Ellobius lutescens*. *Journal of Comparative Neurology*. 346: 253-275
- Hilbig H., Merbach M., Krause J., Gärtner U., Stubbe A. (2000). Dendritic organization of neurons of the superior colliculus in animals with different visual capability. *Brain Research Bulletin*. 51(3): 255-265
- Honeycutt R.L., Rowe D.L., Gallardo M.H. (2003) Molecular systematics of the South American caviomorph rodents: relationships among species and genera in the family Octodontidae. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 26: 476-489

- Huerta MF, Harting JK (1984) The Mammalian superior colliculus: Studies of its morphology and connections. In: Comparative Neurology of the optic tectum (Vanegas H, ed), pp 687-773. New York: Plenum
- Hughes A.(1977) The topography of vision in mammals of contrasting life styles; comparative optics and retinal organization. In Handbook of Sensory Physiology. Vol. VII/5. The Visual System in Vertebrates, ed Crescitelli, F., 613-756. Berlin: Springer-Verlag.
- Hughes A.(1975a) A Comparison of retinal ganglion cell topography in the plains and tree kangaroo. Journal of Physiology (London) 244: 61P-63P.
- Hughes A. (1975) A quantitative análisis of the cat retinal ganglion cell topography. Journal of Comparative Neurology. 163:107-128
- Hughes A., Whitteridge D. (1973) The receptive fields and topographical organization of goat retinal ganglion cells. Vision Research. 13: 1101-1114
- Illing R.B. (1996) The mosaic architecture of the superior colliculus. Porgress in Brain Research. 112: 17-34
- Iwaniuk N., Wylie D.R.W. (2007) Neural Specialization for Hovering in Hummingbirds: Hypertrophy of the Pretectal Nucleus Lentiformis Mesencephali. The Journal of Comaparative Neurology. 500:211-221
- Jacobs G.H., Calderone J.B., Fenwick J.A., Krogh K., Williams G.A. (2003). Visual adaptaptions in a diurnal rodent, *Octodon degus*. Journal of Comparative Physiology. 189: 347-361.

- Ji Q., Currie J.P., Norrel M.A., Ji S.A. (1998). Two feathered dinosaurs from northeastern China. *Nature*. 393:753-761
- Kaas J.H., Guillery R.W., Allman J.M. (1972). Some principles of Organization in the Dorsal Lateral Geniculate Nucleus. *Brain Behavioral Evolution*. 6: 253-299.
- Kaas J.H., Krubitzer L.A., Chino Y.M., Langston A.L., Polley E.H., Blair N. (1990). Reorganization of retinotopic cortical maps in adult mammals after lesions of the retina. *Science* 248: 229-231
- Kelber, A., et al. (2003). Animal Colour Vision: behavioural tests and physiological concepts. *Biol. Rev.* 78: 81-118.
- Knudsen E. I. (1989) Fused binocular vision is required for development of proper eye alignment in barn owls. *Visual Neuroscience*. 2: 35-40
- Livingstone M., Hubel D. (1988) Segregation of Form, Color, Movement, and Depth: Anatomy, Physiology, and Perception. *Science*. 240 (4853): 740-749
- Long K.O., Fisher S.K. (1983) The distributions of photoreceptors and ganglion cells in the California ground squirrel (*Spermophilus beecheyi*). *Journal of Comparative Neurology*. 221: 329-340
- Lugo-García N., Kicliter E. (1988). Morphology of ganglion cells which project to the dorsal lateral geniculate and superior colliculus in the ground squirrel. *Brain Research*. 454(1-2): 67-77.
- Major D.E., Rodman H.R., Libedinsky C., Karten H.J. (2003). Pattern of Retinal Projections in the California Ground Squirrel (*Spermophilus beecheyi*): Anterograde

Tracing Study Using Cholera Toxin. *The Journal of Comparative Neurology*. 463: 317-340.

Matteau I., Boire D., Ptito M. (2003) Retinal Projections in the cat: a cholera toxin B subunit study. *Visual Neuroscience*. 20(5): 481-93

Maturana H., Varela F. (1984) *El árbol del Conocimiento*. Editorial Universitaria. Santiago, Chile.

Maturana H., Mpodozis J. (2000) The origin of species by means of natural drift. *Revista Chilena de Historia Natural*. 73 (2): 261-310

Merzenich M.M, Kaas J.H., Wall J., Sur M., Lin C.S. (1978). Double representation of the body surface within cytoarchitectonic Areas 3b and 1 in S1 in the owl monkey (*Aotus trivirgatus*). *Journal of Comparative Neurology*. 191:41-74

Moore R.Y., Eichler V.B. (1972) Loss of circadian adrenal corticosterone rhythm following suprachiasmatic lesions in the rat. *Brain Research*. 42: 201-206

Naito J., Chen Y. (2004) Morphological features of chick retinal ganglion cells. *Anatomical Science International*. 79: 213-225

Nemec P., Burda H., Peichl L. (2004) Subcortical visual system of the african mole-rat *Cryptomys anselli*: to see or not to see? *European Journal Neuroscience*. 20(3):757-768

Nieuwenhuys R., Ten Donkelaar H.J., Nicholson C. (1998) *The Central Nervous System of Vertebrates*. Springer-Verlag Volume 3: 1793-1812

- Odgen T.E. (1975) The receptor mosaic of *Aotes trivirgatus*: distribution of rods and cones. *Journal of Comparative Neurology*. 163: 193-202
- Parker A.J. (2007) Binocular depth perception and the cerebral cortex. *Nature Reviews Neuroscience*. 8: 379-391
- Peichl L., Nemeč P., Burda H. (2004). Unusual cone and rod properties in subterranean African mole-rats (Rodentia, Bathyergidae). *European Journal of Neuroscience*. 19: 1545-1558
- Peichl L., Chavez A.E., Ocampo-Garcés A., Mena W., Bozinovic F., Palacios A.G. (2005). Eye Vision in the Subterranean Rodent *Cururo* (*Spalacopus cyamus*, Octodontidae). *Journal of Comparative Neurology*. In Press ****
- Peichl L. (1992). Morphological Types of Ganglion Cells in the Dog and Wolf Retina. *The journal of Comparative Neurology*. 324:590-602
- Peichl L. (1992). Topography of Ganglion Cells in the Dog and Wolf Retina. *The journal of Comparative Neurology*. 324:603-620
- Perry V.H. (1981) Evidence for an amacrine cell system in the ganglion cell layer of the rat retina. *Neuroscience*. 6 (5): 931-944
- Pettigrew J.D. (1986). The evolution of binocular vision. *Evolution of Binocular Vision. Evolution of the Eye and Visual System*. eds. J.R. Cronly-Dillon and R.L. Gregory pp 271-283. Macmillan Press.
- Pettigrew J.D. (1997) *Comparative Physiology of Binocular Vision; Photo Gallery from 1997 SFN Special Lecture, New Orleans*

- Pettigrew J.D. (1999) Electoreception in monotremes. *Journal of Experimental Biology*. 202: 1447-1454
- Poggio G.F., Poggio T. (1984) The Analysis of Stereopsis. *Annual Reviews Neuroscience*. 7: 379-412
- Provis J.M., Diaz C.M., Dreher B. (1998). Ontogeny of the primate fovea: a central issue in retinal development. *Progress in Neurobiology*. 54: 549-581
- Prum R.O. (2002). The evolutionary origin and diversification of feathers. *The Quaternary Review of Biology*. 77 (3): 261-295
- Qian N. (1997). Binocular disparity and the perception of depth. *Neuron* 18: 359-368
- Rapaport D.H., Stone J. (1984) The area centralis of the retina in the cat and other mammals: focal point for function and development of the visual system. *Neuroscience*. 11(2): 289-301
- Reese B.E., Cowey A. (1983) Projection lines and the ipsilateral retinogeniculate pathway in the Hooded Rat. *Neuroscience*. 10:1233-1247
- Reese B.E., Jeffery G. (1983) Crossed and uncrossed visual topography in the dorsal lateral geniculate nucleus of the pigmented rat. *Journal of Neurophysiology*. 49: 877-885
- Reese B.E., Cowey A. (1987) The crossed projection from the temporal retina to the dorsal lateral geniculate nucleus in the rat. *Neuroscience*. 20: 951-959

- Reese B.E. (1988). Hidden lamination in the dorsal lateral geniculate nucleus: the functional organization of this thalamic region in the rat. *Brain Research Reviews*. 13: 119-137
- Repérant M.H.J., Cooper H.M. (1994) Visual System of the Fossorial Mole-Lemmings, *Ellobius talpinus* and *Ellobius lutescens*. *The Journal of Comparative Neurology*. 346: 253-275
- Romer A.S. (1971) *The Vertebrate Story*. The University of Chicago Press. Fourth Edition 1959, Sixth Impression.
- Ross C.F., Kirk E.C.(2007) Evolution of Eye Size and Shape in Primates. *Journal of Human Evolution*. 52: 294-313
- Rusak B., Zucker I. (1979) Neural regulation of circadian rhythms. *Physiological Reviews*. 59: 449-526
- Sanderson K.J., Darian-Smith I., Bishop P.O. (1969) Binocular corresponding receptive fields of single units in the cat dorsal lateral geniculate nucleus. *Vision Research* 9: 1297-1303
- Sanderson K.J., Bishop P.O., Darian-Smith I. (1971) The properties of the binocular fields of lateral geniculate neurones. *Exp. Brain. Res.* 13: 178-207
- Schachar R.A., Pierscionek B.K., Abolmaali A., Le T. (2007) The relationship between accommodative amplitude and the ratio of central lens thickness to its equatorial diameter in vertebrate eyes. *British Journal of Ophthalmology*. 91: 812-817

Scheich H., Langner G., Tidemann C., Roger B., Guppy A. (1986) Electroreception and electrolocation in platypus. *Nature*. 319: 401-402

Sereno P. (1999). The evolution of dinosaurs. *Science*. 284: 2137-2147

Sherman S.M. (1972) Development of interocular alignment in cats. *Brain Research*. 37: 187-203

Silveira L.C.L., Picanco-Diniz C.W., Oswaldo-Cruz E. (1989). Distribution and size of ganglion cells in the retinae of large Amazon rodents. *Visual Neuroscience*. 2: 221-235

Simpson J. I. (1984) The Accessory Optic System. *Annual Review Neuroscience*. 7: 13-41

Stone J., Fukuda Y. (2004) The naso-temporal division of the cats retina re-examined in terms of Y-, X-, and W- cells. *The Journal of Comparative Neurology*. 155 (4): 377-394

Takahashi E.S., Hickey T.L., Oyster C.W. (1977) Retinogeniculate projections in the rabbit: an autoradiographic study. *Journal of Comparative Neurology*. 175: 1-12

Tiao, Y.C., Blakemore C. (1976) Regional specialization in the golden hamster's retina. *Journal of Comparative Neurology*. 168:439-458.

Tigges J.(1970). Retinal Projections to Subcortical Optic Nuclei in Diurnal and Nocturnal Squirrels. *Brain Behavioral Evolution*. 3:121-134.

Vayda P.G.(1965). A comparative study of the visual system in the diurnal ground squirrel, *Citellus tridecemlineatus tridecemlineatus* and in the nocturnal guinea pig, *Carvia cobaya*. *Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte*. 124: 505-521.

- Vega-Zúñiga T., Medina F., Opazo D, Palacios A.G., Mpodozis J. (2005) Ganglion cell distribution and visual field extent in two rodents of the Octodontidae family: *Octodon degus* and *Spalacopus cyanus*. Program No. 741.4. 2005 Abstract Viewer/Itinerary Planner. Washington, DC: Society for Neuroscience, 2005. Online.
- Wakakuwa K., Washida A., Fukuda Y. (1985) Distribution and soma size of ganglion cells in the retina of the Eastern chipmunk (*Tamias sibiricus asiaticus*). *Vision Research*. 25: 877-885
- Wallman J., Adams J.I. (1987) Developmental aspects of experimental myopia in chicks: susceptibility, recovery and relation to emmetropization. *Vision Research*. 27: 1139-1163
- Wallman G.L., Pettigrew J.D. (1985) Conjugate and disjunctive saccades in two avian species with contrasting oculomotor strategies. *Journal of Neuroscience*. 5: 1418-1428
- Wallman J., Winawer J. (2004) Homeostasis of the Eye Growth and the Question of Myopia. *Neuron*. 43: 447-468
- Ward R., Repérant J., Jergueta S., Miceli D., Lemire M. (1995). Ipsilateral visual Projections in non-eutherian species: random variation in the central nervous system?. *Brain Research Reviews*. 20: 155-170
- Wathey J.C., Pettigrew J.D. (1989) Quantitative analysis of the retinal ganglion cell layer and optic nerve of the barn owl *Tyto alba*. *Brain Behavior and Evolution*. 33 (5): 279-292
- Wikler K., Rakic P. (1990). Distribution of photoreceptor subtypes in the retina of diurnal and nocturnal primates. *The Journal of Neuroscience*. 10(10): 3390-3401

Williams R., Chalupa L. (1983) An analysis of axon caliber within the optic nerve of the cat: Evidence of the size groupings and regional organization. *Journal of Neuroscience*. 3: 1554-1564

Wong R.O.L., Wye-Dvorak J., Henry G.H.(1986). Morphology and Distribution of Neurons in the Retinal Ganglion Cell Layer of the Adult Tammar Wallaby-*Macropus eugenii*. *The Journal of Comparative Neurology*. 253: 1-12

Xu X., Zhou Z., Prum R.O. (2001). Branched integumental structures in *Sinornithosaurus* and the origin of feathers. *Nature*. 410: 200-204

Yokohama S. (2000). Molecular Evolution of Vertebrate Pigments. *Prog. Ret. Eye Research*. 19:4, 385-419.