

DISCUSSIÓ FINAL

Les dades aportades en tots els capítols d'aquest treball posen de manifest l'existència d'una sèrie de variacions morfològiques interespecífiques tant quantitatives com qualitatives entre els ulls de les diferents espècies d'insectívors i de rosegadors considerades. Les afinitats han estat més importants en els individus d'una mateixa subfamília, el que permet aventurar que els ulls de les espècies més estretament emparentades estan dissenyats seguint un mateix model, heretat de l'ancestral comú. A partir d'aquest ancestre, adaptat a unes determinades condicions ambientals, han aparegut noves espècies amb lleugeres modificacions oculars que els han permès readaptar-se a diferents hàbitats i hàbits, sense alterar significativament el model ancestral. Tot i que s'ha de tenir molta precaució a l'hora de correlacionar les estructures del sistema visual amb l'ambient o vincular les característiques estructurals a unes funcions determinades (Ulinski, 1980), les comparacions entre les espècies estudiades suggereixen que els patrons d'activitat temporal i els hàbitats que freqüenten han estat particularment importants en l'evolució del sistema visual.

Insectívors

En tots els insectívors analitzats l'ull es molt petit i, excepte a *T. europaea*, està ben desenvolupat. Al talp, en canvi, l'ull no és tan sols un òrgan microftàlmic sinó que, a més, algunes de les seves estructures mostren un estat regressiu evident, com ara el cristal·lí, la coroide o la retina. Com ja s'ha anat comentat al llarg d'aquest estudi, aquesta regressió es produeix per un alentiment general en el desenvolupament embrionari de l'òrgan de la visió (Míšek, 1988) degut a que aquest sentit no és necessari per un animal que difícilment abandona la foscor de les galeries (Walls, 1963). Tot i que a les galeries més superficials existeix una il·luminació dèbil que pot passar a través del sistema òptic de l'ull del talp, es desconeix quina fracció d'aquesta llum es transmet a través de la còrnia i del cristal·lí (Sato, 1977). Tenint en compte l'estat regressiu del cristal·lí i la seva poca transparència (veure Capítol 1 i 2), pocs d'aquest raigs podran arribar a la retina, però seran suficients per fer adonar a l'animal en quin moment del dia es troba. D'aquesta manera, encara que en el talp la visió pot no ser funcional per l'orientació espacial sí que ho és per la informació

temporal (Johannesson-Gross, 1988) relacionada amb la fotoperiodicitat i el manteniment del ritme d'activitat circadià i és aquest el motiu pel qual els ulls no han desaparegut del tot a llarg de l'evolució (Burda *et al.*, 1990; de Jong *et al.*, 1990; Sanyal *et al.*, 1990).

Els ulls dels sorícids són petits però ben desenvolupats i, en general, responen a un disseny extern més aviat diürn. Contenen totes les estructures pròpies dels ulls dels mamífers que s'orienten òpticament, amb l'excepció d'una fòvea central i d'un aparell d'acomodació funcional. La retina és del tipus diürn, formada per les dues classes de fotoreceptors, tal i com també indiquen Grün i Schwamberger (1980), Branis (1981), Sigmund *et al.* (1987), i Branis & Burda (1994) entre d'altres, encara que *C. russula* presenta un percentatge extremadament baix de cons. Estudis realitzats per Sato (1977), Sigmund (1985) i Sigmund *et al.* (1987) demostren que els sorícids tenen totes les projeccions retinianes característiques dels mamífers amb el sentit de la visió ben desenvolupat (quiasma òptic, cos geniculat lateral, àrea pretectal i col·licle superior).

Malgrat aquestes evidències morfològiques, estudis comportamentals i d'aprenentatge indiquen que les musaranyes, en general, tenen capacitats visuals reduïdes. S'ha demostrat que són capaces de discriminar entre llum i foscor (Grün & Schwamberger, 1980, Branis, 1981, 1988), així com canvis cromàtics de l'ambient (Sigmund *et al.*, 1989; Branis & Burda, 1994). En canvi, són incapaces de distingir visualment objectes en moviment (encara que es tracti de preses) i no reaccionen a estímuls lluminosos sobtats i breus (com els dels flaixos fotogràfics). Només es produeix alguna resposta quan s'estimula al mateix temps algun altre sentit (Branis, 1981, 1988; Branis & Burda, 1994 i observacions personals). El fet que no puguin realitzar funcions òptiques més complexes reforçaria la idea de Duke-Elder (1958) de que, per la majoria de petits mamífers que viuen a prop del sòl amb un horitzó limitat, els ulls representen generalment el quart òrgan dels sentits, després del nas, les orelles i les vibrisses tàctils. Fins i tot la visió pot ser una facultat subsidiària, ja que individus privats d'aquest sentit poden sobreviure fàcilment durant un llarg període de temps en condicions de captivitat i de foscor, sense que la seva orientació

espacial es vegi afectada (Sigmund *et al.*, 1984; Sigmund, 1985). S'ha demostrat que com a la resta de mamífers, l'ull de *C. suaveolens* registra acuradament la longitud i el ritme del fotoperíode, tant circadià com circannual (Branis & Burda, 1994), i juga un paper important en la sincronització de l'activitat locomotora (Sigmund *et al.*, 1984; Sigmund, 1985).

La discrepància entre la morfologia i les capacitats òptiques de l'ull dels sorícids ha estat atribuïda tant a les reduïdes dimensions del globus ocular (Rochon-Duvigneaud, 1943; Walls, 1963; Branis, 1981, 1988; Branis & Burda, 1994) com a la dels centres nerviosos (Alexander, 1996). Per aquest últim autor, els animals petits tenen també òrgans petits, formats per menys cèl·lules que els animals més grans, el que afecta principalment al cervell i a estructures relacionades com, per exemple, la retina. Així, la mida tan petita del globus ocular i per tant de la superfície retiniana, que acomoda a un nombre limitat de fotoreceptors, presumiblement redueix i comprimeix el rang de les capacitats sensibles i de la resolució de la percepció visual, també anomenada visió de contorn (Branis, 1985a i 1988).

Segons Branis & Burda (1994), el nínxol ecològic de les musaranyes aparentment exerceix una pobre pressió selectiva sobre la visió i, en conseqüència, l'ull ha mantingut unes dimensions petites i unes capacitats funcionals limitades. Aquests mateixos autors no han trobat cap modificació estructural ni dimensional de l'òrgan de la visió dels sorícids encaminada a millorar adaptativament les seves capacitats funcionals. No obstant, en diferents capítols del present estudi s'ha posat de manifest una sèrie de particularitats dels ulls d'aquests insectívors possiblement destinades a augmentar el poder diòptric i la capacitat col·lectora de llum. Així, per exemple, el cristal·lí de tots els sorícids té radis de curvatura petits però amb la particularitat que la cara posterior és més aplanada que la anterior. Aquest fet, a més de reduir les aberracions d'esfericitat farà augmentar la distància nodal posterior, donant imatges de més qualitat òptica i relativament més grans. La còrnia a les espècies del gènere *Sorex* és molt corbada i gruixuda en proporció a la mida de l'ull, i per tant, exerceix com una lent molt potent, amb un elevat poder diòptric (veure Capítol 1). A més d'aquestes adaptacions, s'ha trobat altres, quasi exclusives entre els mamífers, que

afecten a la ultraestructura de la còrnia i de la retina. En aquest sentit cal remarcar que tots els sorícids tenen sobre l'epiteli anterior de la còrnia una coberta multilaminar que podria actuar de manera similar a les fibres amb disposició concèntrica del cristal·lí, es a dir, augmentant el seu índex de refracció per tal de fer convergir encara més els raigs de llum tramesa (veure Capítol 2). A més, els mitocondris gegants dins dels el·lipsoides dels cons de la retina de les espècies del gènere *Sorex*, amb unes crestes densament empaquetades, podrien actuar com una lent col·lectora i encaminar un major nombre de raigs de llum directament cap els pigments visuals dels segments externs d'aquestes cèl·lules visuals (veure Capítol 3). Per altra banda, a *N. fodiens* poden trobar-se certes adaptacions pròpies dels animals semiaquàtics com una còrnia lleugerament més aplanada i prima que en altres sorícids i un cristal·lí més gran i esfèric per tal de poder veure-hi bé tant a dins com fora de l'aigua; una esclera més gruixuda per augmentar la resistència del globus ocular a la pressió de l'aigua durant la immersió; una retina amb més cèl·lules amacrines (Grün & Schwammberger, 1980) i una capa plexiforme interna que li proporcionarà una major capacitat de detecció i processat del moviment i l'orientació. *Crocidura russula* presenta un model d'ull diferent al dels sorícids, ja que el seu disseny extern mostra característiques més diürnes, amb uns diòptrics aparentment menys potents (radis de curvatura més grans) i una distància nodal posterior més gran. En canvi, el múscul constrictor de l'iris està molt poc desenvolupat, mentre que la seva retina amb molt poca quantitat de cons sembla ser, segons Grün & Schwammberger (1980), la menys desenvolupada en comparar-la amb la d'altres sorícids. El fet que la quantitat de cons i la proporció con-bastonet comptabilitzats per Branis (1981) a la retina de *C. suaveolens* i *C. leucodon* siguin ostensiblement més elevats que els trobats per *C. russula* en aquest estudi i també per Grün & Schwammberger (1980), podria fer pensar que, possiblement, els crocidurins derivessin de formes més diürnes, i que la disminució en el nombre de cons de *C. russula* respongui una adaptació a condicions més nocturnes. No obstant, són necessaris més estudis que demostrin aquest supòsit.

Si realment l'ull dels insectívors és tan poc funcional com indiquen els estudis comportamentals, i només serveix per la percepció d'estímuls lluminosos simples i per regular els ritmes circadians, actuarien igual com ho fan els ulls de *T. europaea*

(Quilliam, 1964 i 1966; Johannesson-Gross, 1988; Burda *et al.*, 1990; de Jong, 1990). Llavors, seria interessant preguntar-se per què estan tan ben desenvolupats i per què mostren adaptacions exclusives per incrementar l'eficàcia a l'hora de captar millor els raigs de llum, en lloc de mostrar la regressió de tot el sistema visual com al talp. Segurament, en ser animals eminentment epigeus i desplaçar-se per un ambient molt més variat que no pas les galeries subterrànies, els seus ulls han d'aportar molta més informació que els de *T. europaea* i, aquesta informació, encara que aparentment pobra i no tan important com la que reben a través d'altres òrgans sensitius, ha de contribuir notablement al coneixement del medi que els envolta.

Rosegadors

Les dues subfamílies de rosegadors considerades tenen ulls ben desenvolupats que mostren certes diferències relacionades tant amb qüestions filogenètiques com adaptatives, particularment, a les condicions lluminoses de l'ambient.

Els ulls de tots els arvicolins analitzats són relativament més petits que els dels murins el que podria respondre a una adaptació a la major activitat cavadora que presenten els arvicolins (veure Capítol Materials i mètodes). La reducció de la mida ocular en els animals cavadors i subterranis reflecteix l'efecte de diferents pressions de selecció (Burda *et al.*, 1990; de Jong *et al.*, 1990) i respon a un procés complex associat a les diferents tècniques cavadores, la freqüència de sortides a l'exterior per aconseguir aliment, la pressió dels predadors i, probablement, altres factors encara no massa coneguts (Borghi *et al.*, 2002). El fet que els arvicolins utilitzin els incisius per cavar i mantinguin les parpelles tancades mentre caven (Giannoni, 1994), propicia que la reducció de la mida de l'ull no sigui excessiva, com succeeix en altres cavadors de les famílies Spalacidae, Chrysochloridae i Notoryctidae. Els individus d'aquestes famílies que utilitzen el cap com a falca a l'hora de construir les galeries, tenen ulls diminuts com a mesura de protecció (Borghi *et al.*, 2002). Ara bé, tot i viure en condicions de molt baixa intensitat lluminosa i tenir un disseny òptic clarament nocturn (radis de curvatura petits, cristal·lí esfèric i considerablement gran, i distància nodal posterior petita, veure Capítol 1), els ulls dels arvicolins analitzats

no mostren cap tipus de regressió estructural. És més, totes les espècies estudiades comparteixen certes característiques oculars que podrien classificar-se com a diürnes (múscul constrictor de la pupila ben diferenciat, gruix de la còrnia inferior al dels murins més nocturns, coroides més prima, epitelis retinà més gruixut i molt més pigmentat, neuroretina més prima degut principalment a que els segments externs dels fotoreceptors també ho són, i una major proporció de cons (veure Capítols 2, 4 i 5). Això indicaria que probablement l'avantpassat comú dels arvicolins, tot i ser cavadors, no era un animal de vida completament subterrània o nocturna, amb l'ull completament adaptat a baixes intensitats lluminoses, sinó que realitzava també certa activitat a l'exterior, en ambients més ben il·luminats. A partir d'aquest patró comú, els ulls de les espècies d'arvicolins actuals han hagut d'anar modificant-se en funció del temps de permanència sota terra, que com s'ha comentat al capítol Material i mètodes, és molt variable en les espècies considerades. *Microtus arvalis*, *C. glareolus* i *C. nivalis*, amb la mida relativa de l'ull més gran que la resta, són els arvicolins que passen més estones a l'exterior. L'alta freqüència en que aquests animals surten de les galeries comporta una major probabilitat de predació i, per això, necessiten una bona visió que els hi permeti detectar la presència de predadors (Borghi *et al.*, 2002). Probablement per aquest motiu, *C. glareolus* i particularment *M. arvalis* tenen una densitat de fotoreceptors, sobretot de cons, més elevada que *A. terrestris*. Aquesta espècie, juntament amb *M. pyrenaicus* i *M. duodecimcostatus* passen la major part del dia dins de les galeries i surten a l'exterior, preferentment a les nits, per buscar aliment. Com que aquestes espècies construeixen els munts de terra (talperes) sense sortir de les galeries, no necessiten ulls massa funcionals ja que la seva exposició als predadors externs és més baixa (Borghi *et al.*, 2002). Per això, els seus ulls són relativament més petits que els de les espècies menys subterrànies. Com ja s'ha comentat abastament, els ulls d'*A. terrestris* semblen mostrar trets adaptatius tant als hàbits hipogeus i de baixa intensitat lluminosa com semiaquàtics i més diürns. Fins i tot la retina, que és l'estructura ocular que millor reflecteix les adaptacions als diferents hàbits i hàbitats (Rochon-Duvigneaud, 1943; Walls, 1963; Ali, 1981; Ali & Klyne, 1985a i b; Locket, 1999), podria considerar-se que mostra característiques intermèdies. En no comptar amb cap informació sobre les característiques oculars de la varietat semiaquàtica d'*A. terrestris* ni tampoc d'*A*

sapidus no es pot assegurar si els resultats obtinguts per aquesta espècie són o no representatius del gènere o corresponen a una certa regressió, com a resposta al nou estil de vida hipogea.

Els murins, tot i cavar per construir els seus caus on passen la major part del dia, tenen ulls relativament més grossos que els arvicolins ja que, com que no utilitzen el cap sinó les extremitats anteriors per cavar, no estan tan exposats a possibles ferides ni infeccions oculars (Borghi *et al.*, 2002). Els seus ulls grans, negres i sortits, especialment a *A. sylvaticus*, són característics d'espècies de comportament nocturn (Feldman & Phillips, 1984). També des del punt de vista òptic i estructural, els ulls dels murins analitzats responen a un patró clarament nocturn: cristal·lins grans i esfèrics, còrnies àmplies i gruixudes, distàncies nodals posteriors petites, músculs constrictors de la pupil·la poc desenvolupats, i epitelis de la retina primis i molt poc pigmentats (veure Capítols 1, 2 i 4). Fins i tot, les capes de la neuroretina estan dissenyades per maximitzar la captura de llum, amb uns segments externs dels fotoreceptors molt llargs i molt empaquetats i una elevada densitat de bastonets (veure Capítol 5). Són doncs ulls extremadament sensibles a la llum i amb un poder de resolució raonable.

Malgrat aquestes adaptacions a la visió nocturna, tothom ha pogut veure en algun moment del dia a un ratolí desplaçant-se despreocupadament pels llocs més insospitats. Ara bé, que un animal nocturn pugui sortir esporàdicament durant les hores diürnes a buscar aliment no el converteix en animal diürn ni tan sols en arrítmic (Walls, 1963). Les característiques oculars nocturnes no tenen perquè ser un impediment ja que hi ha molts mecanismes per contrarestar els efectes de la intensitat lluminosa (veure per exemple Kronfeld-Schor *et al.*, 2001). La majoria de les espècies de rosegadors analitzades viuen en zones boscoses on la vegetació herbàcia és prou alta i densa per proporcionar-los, a més d'aliment i protecció en front els predadors, uns nivells d'il·luminació prou baixos perquè se sentin còmodes si han de sortir dels caus. El problema és que quan més llum hi ha, més probabilitat tindran els predadors diürns per veure'ls i caçar-los, i possiblement per aquest motiu, els petits rosegadors limiten les sortides durant les hores de llum més intensa, no només de

llum solar sinó també lunar. S'ha comprovat que, per evitar el risc de predació, *Peromyscus maniculatus*, un rosegador americà similar a *A. sylvaticus*, regula la seva activitat a l'exterior en funció de la intensitat de la llum de la lluna, inhibint fins a un 70% les sortides del cau quan hi ha lluna plena (Wolfe & Summerlin, 1989). Tot i que no s'ha quantificat, les espècies considerades mostren un comportament similar, ja que la freqüència de captura disminueix dràsticament les nits de lluna plena.

Tal i com succeeix amb els insectívors, des de sempre s'ha suposat que la mida petita, tant absoluta com relativa, de l'ull dels rosegadors està en simpatia amb la nocturnitat i la poca importància de la visió en les seves vides (Walls, 1963). En aquests animals, l'olfacte, l'oïda i les vibrisses tàctils informen més sobre l'ambient que no pas els ulls, i per això s'assumeix que les imatges cerebrals dels ratolins i similars són, en el millor dels casos, tan tosques, que els ulls serveixen més per enregistrar la intensitat i direcció de la llum i el moviment dels gran objectes en el camp visual que per discriminar formes (Rochon-Duvigneaud, 1943; Walls, 1963). Segons Duke-Elder (1958), en els rosegadors nocturns amb un horitzó restringit, l'apreciació de les diferències de lluminositat i de moviment és molt més valuosa que poder apreciar la forma i, per tant, l'agudesesa visual d'aquest animals és baixa (aproximadament de 0.5 cicles per grau en ratolí; Prusky *et al.*, 2003). És comunament acceptat que aquesta baixa agudesesa visual es deu més a limitacions neuronals que no pas òptiques (Alexandre, 1996; Artal *et al.*, 1998). A més, la qualitat de la imatge retiniana en rates i ratolins és excepcionalment pobra, fins a deu vegades pitjor que la dels ulls humans (Artal *et al.*, 1998). Malgrat això, *A. sylvaticus* és un saltador i escalador força àgil, qualitats que requereixen d'una visió mínimament bona, si més no, per poder calcular les distàncies. Estudis recents (Stopka & Macdonald, 2003) han posat de manifest que *A. sylvaticus* utilitza senyals visuals (fulles, branquetes, closques de cargol) que ell mateix diposita a mesura que està explorant el territori, com a punt de referència. Aquestes senyals visuals serveixen tant per trobar de nou un lloc "d'interès" com per orientar-se a l'hora de tornar al cau, i són més apropiades que les senyals d'orina, ja que aquestes últimes també poden ser localitzades pels predadors. Altres rosegadors com *M. domesticus* també donen prioritat a les referències visuals estables més que a les senyals d'orina

per orientar-se espacialment (Etienne *et al.*, 1996), tot i que no s'ha demostrat que utilitzin objectes com *A. sylvaticus*. Aquest comportament indica que la visió en aquestes espècies ha de ser prou bona per distingir aquestes senyals.

Que la visió dels insectívors i rosegadors sigui aparentment pobra comparada amb la d'altres mamífers, no vol dir que no els hi sigui útil des del punt de vista biològic i adaptatiu. La selecció natural potencia un sentit en front d'un altre en funció de les estratègies ecològiques de cada espècie per tal que s'adaptin al seu entorn, i prima unes facultats més que no pas d'altres. Així, a les espècies estudiades, no els hi cal tenir ulls massa eficaços, perquè els altres sentits els hi proporcionen prou informació per conèixer el seu entorn. Coincidint amb el que assenyala Lythgoe (1979) en el seu llibre sobre l'ecologia de la visió, totes les espècies han desenvolupat mecanismes visuals que són particularment adequats per les seves necessitats específiques, en funció dels hàbits i hàbitats de cadascuna d'elles.

CONCLUSIONS

1. Els globus oculars de les espècies estudiades són pràcticament esfèrics. En el cas dels insectívors, el diàmetre anteroposterior és lleugerament més gran que l'equatorial, mentre que en els rosegadors succeeix el contrari, adequant-se així la distància nodal posterior a les necessitats òptiques de cada grup.
2. Els ulls dels insectívors mostren, en general, una gran uniformitat en quant a la mida absoluta del globus ocular i, excepte pels talps, no sembla haver una relació massa evident amb les diferències comportamentals interespecífiques. Dins els rosegadors, els ulls dels arvicolins són lleugerament més petits que els dels murins, fet que podria deure's a la pressió selectiva derivada del comportament cavador dels representants de la subfamília arvicolinae.
3. La cara posterior més aplanada del cristal·lí dels insectívors comporta, possiblement, una reducció de l'aberració d'esfericitat de la lent, l'augment de la seva potència, així com de la distància nodal posterior, propiciant la formació d'una imatge més gran i de millor qualitat òptica.
4. El cristal·lí dels rosegadors analitzats és una lent esfèrica i molt voluminosa en relació a la mida del globus ocular, deixant una distància nodal posterior curta, pel que projecta una imatge ben il·luminada i petita, però igual de bona sigui quina sigui la situació de l'objecte.
5. L'estructura histològica del globus ocular dels insectívors i rosegadors és molt similar a la descrita per altres mamífers. En les espècies estudiades, els membres d'una mateixa subfamília mostren característiques morfològiques similars entre si i diferents amb espècies d'altres subfamílies.
6. Tots els sorícids estudiats presenten una coberta multilaminar a la zona anterior de la còrnia, amb disposició similar a les fibres del cristal·lí, que podria incrementar l'índex de refracció de la còrnia, augmentant així la seva potència.

7. Totes les espècies de *Sorex* analitzades presenten megamitocondris a l'el·lipsoide del segment intern del cons que formen cossos molt densos que podrien canalitzar els raigs de llum tramesa directament cap als discs del segment extern, incrementant-ne la seva eficàcia. No s'ha observat megamitocondris a *N. fodiens*, *C. russula* ni *T. europaea*, possiblement degut a les diferents estratègies ecològiques pròpies de cada espècie.
8. El desenvolupament del múscul constrictor de la pupila així com el nombre de grànuls de pigment de l'epiteli retinià és superior en els soricins i arvicolins, d'activitat generalment més diürna, que no pas en *C. russula* i en els murins, més nocturns o crepusculars.
9. En totes les espècies estudiades, excepte en *T. europaea*, la retina està ben desenvolupada i no mostra cap senyal de regressió, malgrat la mida reduïda dels ulls. Presenten cons i bastonets amb les mateixes característiques que els dels altres mamífers.
10. El patró de la distribució de la cromatina dels cons i bastonets mostra una gran uniformitat i és característic dels membres d'un mateix grup taxonòmic, pel que és un bon criteri per distingir els diferents grups. Els nuclis dels cons dels insectívors tenen menys quantitat d'heterocromatina que els dels rosegadors, situada preferentment en contacte amb l'embolcall nuclear. En canvi, en els rosegadors ocupa quasi bé tot l'interior del nucli, adoptant una forma molt més lobulada en els murins que en els arvicolins. En tots els casos, l'heterocromatina dels bastonets es situa a la zona central del nucli, mostrant el grau màxim de condensació en els murins.
11. En els insectívors estudiats, la còrnia més gruixuda la presenten les espècies de mida ocular i corporal més petita (exceptuant *T. europaea*), mentre que no sembla haver-hi cap relació entre el gruix i l'activitat de l'animal. L'esclera, coroida i l'epiteli pigmentat de la retina són capes primes, tant en termes absoluts com relatius. En canvi, la neuroretina acostuma a ser relativament gruixuda tenint en compte les reduïdes dimensions del globus ocular.

12. En els rosegadors, el gruix de la còrnia està positivament relacionat amb la mida de l'ull i de l'animal així com amb els hàbits més nocturns. El gruix de les túniques del segment posterior varia en funció del grup taxonòmic. Els arvicolins tenen l'esclera i l'epiteli pigmentat de la retina més gruixuts i la coroides i la neuroretina més prims que els murins, el que indica una activitat més diürna per part dels primers.
13. Les retines de totes les espècies estudiades responen a l'estructura bàsica i típica per a tots els vertebrats, encara que la mida, forma, nombre i disposició de les seves cèl·lules poden presentar variacions més o menys perceptibles en cadascuna d'elles.
14. El gruix de totes les capes neuroretinianes augmenta en sentit anteroposterior, assolint-se els gruixos màxims a la zona propera al disc òptic.
15. *Sorex minutus* i *S. coronatus* mostren millors adaptacions retinianes a la visió fotòpica que *N. fodiens* i, particularment, que *C. russula* i *T. europaea*. Així, en les espècies de *Sorex* la capa de fotoreceptors i la nuclear externa són primes, la capa nuclear interna més gruixuda que la externa, hi ha una gran densitat de cons.
16. La retina de *N. fodiens*, amb una capa plexiforme interna relativament gruixuda, li proporciona una major capacitat de detecció i processat del moviment i l'orientació espacial dins l'aigua. A més, presenta altres adaptacions oculars pròpies dels animals semiaquàtics com una còrnia lleugerament aplanada i prima, i un cristal·lí gran i esfèric que li permeten la visió tant a dins com fora de l'aigua, així com una esclera relativament gruixuda per augmentar la resistència del globus ocular durant la immersió.
17. *Crocidura russula* presenta un model d'ull diferent al dels soricins. Mentre que la retina té molt poca quantitat de cons, tret característic dels animals nocturns, el disseny extern del globus ocular mostra característiques més diürnes, amb diòptrics aparentment menys potents i una distància nodal posterior més gran.
18. L'ull de *T. europaea* no és tan sols un òrgan microftàlmic sinó que, a més, algunes de les seves estructures mostren un estat regressiu evident, com ara el cristal·lí, la coroides o la retina.

19. Les retines dels arvicolins, mostren una sèrie d'adaptacions que possiblement els hi permeten ser més crepusculars o, fins i tot, més diürns, que no pas els murins. La densitat de bastonets, inferior a la dels murins, els hi proporcionarà una sensibilitat a la llum també inferior. Per contra, la proporció de cons més elevada els dotarà d'una major agudesa visual i, potser també, d'una certa discriminació cromàtica.
20. *Clethrionomys glareolus* sembla ser l'arvicolí millor adaptat a condicions escotòpiques, tot i que el percentatge de cons molt proper al 5% li permet ser actiu també durant les hores crepusculars i fins i tot durant el dia.
21. Els globus oculars d'*A. terrestris* conserven característiques anatòmiques i morfomètriques que indicarien un primer origen semiaquàtic i diürn de les adaptacions oculars, seguides per una readaptació a les condicions de baixa il·luminació de l'interior de les galeries.
22. Les característiques oculars de *M. arvalis*, li atorguenen prou plasticitat per reaccionar relativament de pressa als diferents nivells d'il·luminació que es troba en sortir de l'interior de les galeries cap a l'exterior.
23. Els ulls de les espècies filogenèticament més emparentades estan dissenyats seguint un mateix model, adaptat a unes determinades condicions ambientals. A partir d'aquest patró comú, han aparegut petites modificacions morfològiques com a conseqüència de les adaptacions de les espècies a nous hàbitats, sense alterar significativament el model d'ull ancestral.

