

Pregledni članek/Review article

EVOLUCIJSKE VARIACIJE OČESA

EVOLUTIONARY VARIABILITY OF THE EYE

Gorazd Kolar

Očesna klinika, Klinični center, Zaloška 29, 1525 Ljubljana

Prispelo 2001-02-12, sprejeto 2001-04-08; ZDRAV VESTN 2002; 71: Supl. II: 157-9

Ključne besede: *evolucija; živali; vid; oko*

Izvleček – Izhodišča. *Oko in vid sta se v teku evolucije oblikovala s pomočjo genetskega preoblikovanja, sprememb okolja, naravne selekcije, načina življenja in razmnoževanja. Boj za preživetje je bil poleg drugega odvisen tudi od dobrih vidnih zmogljivosti.*

Zaključki. *Razlike so nastajale v izboru tipa očesa, pri refrakcijskih raznolikostih roženice, obliki zenice, očesne leče, obliki in velikosti zrkla, legi v očnici, mrežnici, številu oči, fotoreceptorjih, fotopigmentih in prenosu dražljaja ter razvoja CZS.*

Key words: *evolution; animals; eye; vision*

Abstract – Background. *The eye and vision is formed during evolution with genetic modification, environmental changes, natural selection, way of life and reproduction. Good visual ability was important in fight to survival.*

Conclusions. *Differences came into existence in kind of eye, cornea refraction, pupil shape, lens, size and shape of the eye, orbit position, retina, number of eyes, photoreceptors, visual pigments, neural transmission and CNS development.*

Uvod

V evolucijskem življenju na Zemlji je narava oblikovala vidni organ od opsinske svetlobne organele enoceličarja z vidno ostrino, ki je omogočala le projekcijo svetlobe, kožnih fotosenzibilnih celic čašastega očesa z zaznavo in projekcijo svetlobe, enostavnega brezlečnega očesa tipa camerae obscurae že večjih vidnih zmogljivosti pa do lečnega očesa in sestavljenega očesa žuželk, ki imata že izjemne vidne sposobnosti (1-3). Posamezne živalske vrste so izbirale in oblikovale oko ob rasti življenjskega debela pod vplivom okolja, načina življenja in razmnoževanja.



Sl. 1. *Dnevni in nočni lovec, oba izrednih, specializiranih vidnih zmogljivosti.*

Fig. 1. *Diurnal and nocturnal hunter, both with extraordinary visual abilities.*



Sl. 2. *Oči, prilagojene dilemi »napad ali beg«.*

Fig. 2. *Eyes adapted for »fight or escape«.*

Svetlobni čut, barvni čut (4), centralni in periferni vid, prostorski vid, zaznavanje polarizacijske svetlobe, vid v mejnih področjih UV (5, 6) in infrardeče svetlobe je evolucijsko nastajal in še nastaja vzporedno z razvojem CZS, anatomskih in fizioloških variacij posameznih anatomskih delov očesa in variacij vidnih fotopigmentov.

Večno dilemo – ali imeti boljše ločljivost ali večjo občutljivost vidnega organa – je reševalo oko v evoluciji kot odgovor na spreminjajoče se okolje in prilagajanje na nove razmere (7) (sl. 1 in sl. 2). Boj za preživetje in napredek vrste je bil poleg drugega odvisen tudi od vidnih sposobnosti. Zgradbo očesa in vidne sposobnosti je narekovala tudi dilema »napad ali beg« v načinu življenja organizma in uspešnost razmnoževanja (8).

Menjavala so se obdobja »eksplozije in ekstinkcije« v vrstah živalskega in rastlinskega sveta zaradi počasnih in včasih nenadnih in grobih sprememb okolja. Tudi vidne sposobnosti vrste so imele vpliv na preživetje in ohranitev vrste. Tudi prevelika specializacija vida je bila lahko nevarna ali celo usodna. Oko je tudi energetsko zelo potraten organ in si ga v najbolj izvedbi ne morejo privoščiti vsi organizmi. Vretenčarji so z naselitvijo kopnega pred 380 milijoni let morali prilagoditi oko na novo okolje, ker bo drugačno, kot ga imajo živali, ki so živele in žive v vodi. Izginotju se ni mogel izogniti niti oftalmozaver, ki se je kot plazilec vrnil v vodno okolje in je imel eno največjih oči živalskega sveta.

Ugotovitve

Prikazal bom nekatere evolucijske variacije vidnega organa pri različnih živalih, ki se razlikujejo od našega očesa.

Refrakcijska raznolikost roženice je nastala pri nekaterih živalih, ki so se evolucijsko iz kopnega kasneje vrnile v vodo in se v njej danes preživljajo. Uporabljajo »koristni astigmatizem« roženice, ki dovoljuje hkratno gledanje nad in pod vodo (sl. 3), kar skušajo posnemati nekateri izdelovalci kontaktnih leč pri kontaktnih multifokalnih lečah. Riba anableps (9) ima bifokalno roženico razdeljeno s pigmentnim pasom na zaobljeni zgornji in ploščati spodnji del ter jajčasto oblikovano očesno lečo za gledanje nad in pod vodo hkrati.



Sl. 3. »Koristni astigmatizem« vodnega in kopnega sesalca. Pogled k avtorju z nizkim »nekoristnim« astigmatizmom.

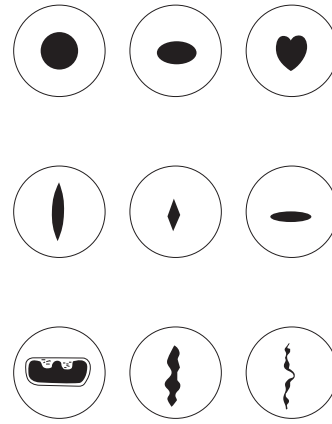
Fig. 3. »Profitable astigmatism« water and land mammal. To look at author with low »useless« astigmatism.

Zenica ima lahko različne oblike (sl. 4). Ozka, špranjasta oblika zenice ob močni svetlobi tudi odstrani periferne optične nepravilnosti roženice ter kromatične in sferične lečne aberacije. Različne oblike zenice so pomožni elementi za izboljšanje ostrine vida, primernega načina življenja živali.

Očesna leča se lahko spreminja po obliki, odvisno od akomodacije. Najmehkejšo lečo ima želva, ki že z miozo in midriazo spreminja obliko in žariščno razdaljo leče (sl. 5). Pri vodnih živalih odpade refrakcija sprednjega dela roženice. To vlogo mora dodatno prevzeti očesna leča.

Pri ribah je leča velika, okrogla in sega skoraj do roženice. Akomodacija se opravlja s premikanjem leče ventralno in dorsalno, leča ima lahko tudi različne lomne količnike v različnih slojih. Nekatere vrste rakov imajo dvoletni sistem in fokusirajo predmet s premikanjem distalne leče.

Oblika zrkla in velikost. Okroglo »ribje oko« posnemajo izdelovalci posebnih širokokotnih objektivov. Podolgovata »teleskopska« oblika zrkla je značilna za oči z veliko ostrino centralnega vida in dobrim globinskim vidom.



Sl. 4. Različno oblikovane zenice. Sem ne sodijo oblike, ki jih človek uporablja s pomočjo kontaktnih leč.

Fig. 4. Different pupil shapes. Here are not judged Homo sapiens produced contact lenses with bizarre pupil shapes.



Sl. 5. Z najmehkejšo očesno lečo akomodiran pogled avtorju, ki ima le še zelo malo akomodacije.

Fig. 5. With most-soft lens look at author who has just a little accommodation.



Sl. 6. Pajek lovec, ki napada tudi svoje sorodnike, pletilce mrež. Foto: M. in H. Dossenbach, Verlag Sauerlaender.

Fig. 6. Jumping spider who not only but also attracts his relatives net-makers. Photo: M. and H. Dossenbach, Verlag Sauerlaender.



Sl. 7. Sestavljeno oko žuželke. Foto: M. in H. Dossenbach, Verlag Sauerlaender.

Fig. 7. Insect's compound eye. Photo: M. and H. Dossenbach, Verlag Sauerlaender.

Pri konju podolgovata oblika zrkla omogoča akomodacijo na različno razdaljo opazovanega predmeta zaradi poševne lege mrežnice.

»Velike« oči v primerjavi z ostalim telesom imajo nočne živali. Od kopnih sesalcev ima največje oko konj, absolutno največje oko živalskega sveta ima orjaška sipa. Premer očesa je 30 cm, sama očesna leča pa ima premer 25 cm.

Legla zrkla in vidno polje. Izbočenost zrkla omogoča širše vidno polje, stranska lega v glavi pa pri nekaterih živalih omogoča izjemno širino vidnega polja do 350 stopinj (konj, zajec) ob dvignjeni glavi in zaznavanje minimalnih premikov v okolici. Pri nekaterih živalih so očesa postavljena daleč od telesa in služijo kot vidne antene. Izrazito dober globinski vid zahteva lego zrkla čim bolj ventralno. Zmanjšanje perifernega vida nekatere živali kompenzirajo z izjemno rotacijsko sposobnostjo vratne hrbtenice, saj lahko obrnejo glavo nazaj v obe smeri za skoraj 180 stopinj. Drug kompenzacijski mehanizem je izjemna bulbomotorika, celo vsakega zrkla v svojo smer. Zanimive bi bile ugotovitve nefizioloških mehanizmov obvladovanja fuzije, retinalne korespondence in supresije takega gledanja.

Mrežnica. Široko vidno polje posameznega očesa in hkrati dober binokularni vid omogoča pri pticah, dnevnih lovcih, »dvojna foveola«. Z nagibom glave naprej in navzdol vzpostavijo globinski vid. Dodatno vidno ostrino dodaja foveolarna jamica, ki deluje kot dodatna leča, in velika koncentracija čepkov tega področja (120.000 na kvadratni mm v primerjavi s človekom, ki ima 10.000 čepkov na kvadratni mm mrežnice). Nočne živali imajo v primerjavi z dnevnimi več paličic kot čepkov in tudi tu je koncentracija na kvadratni mm večja od človeškega očesa (1 milijon : 200.000).

Veliko živali nočnih lovcev ima posebno zgradbo očesnega ozadja, kjer je za mrežnico tapetum lucidum, ki zaradi odboja svetlobe dovoljuje fotoreceptorjem še drugo priložnost za fotokemično reakcijo; dodatno pa še premakne valovno dolžino vpadne svetlobe na optimalno valovno dolžino svetlobe, na katero reagirajo fotoreceptorji. Pri psu je tapetum lucidum v zgornjem, tapetum nigrum v spodnjem delu zrkla, kar povečuje možnost gledanja v svetlem in temnem okolju (10).

Pajek lovec ima »optično inovacijo«, s katero fokusira s pomočjo primikanja, odmikanja in rotiranja mrežnice s posebnimi retinalnimi mišicami.

Gotovo ima tudi prisotne mehanizme kompenzacije latence vizualnega odgovora mrežnice (11).

Evolucija barvnega čuta niha med monokromacijo in tetra-kromacijo (12) s tem, da so nekatere vrste pridobile zmožnost »videnja« ultravijolične (UV) svetlobe.



Sl. 8. Oči školjke. Foto: M. in H. Dossenbach, Verlag Sauerlaender.

Fig. 8. Shell's eye. Photo: M. and H. Dossenbach, Verlag Sauerlaender.

Število oči. »Vidni rekorder« živalskega sveta nevretenčarjev je verjetno pajek lovec (sl. 6), ki ima 4 pare oči, in ki s skokom ulovi letečo žuželko. Veliki teleskopski anteriorni medialni očesi služijo centralnemu in globinskemu vidu, ostali trije pari pa perifernemu vidu. Verjetno so specializirani še za dodatne vidne funkcije. Pri sestavljenem, fasetnem očesu žuželke (13), ki ima lahko tudi do 360-stopinjsko vidno polje, ki zazna UV in polarizacijsko svetlobo in ima barvni čut, se vid kombinirano sestavi iz velikega števila majhnih optičnih izoliranih sistemov apozicijskega, superpozicijskega in nevalnosuperpozicijskega tipa in še dodatno s pomočjo centralno položenih enostavnih »klasičnih« oči (sl. 7). »Oko« školjke (sl. 8) sestavlja veliko število enostavnih oči z ostrino vida, ki zaznava in projicira svetlobo.

Zaključki

Seveda ima pomembno vlogo pri evolucijskem razvoju očesa in vida tudi razvoj CZS, vidnih pigmentov, prenos dražljaja v mrežnici do naslednjih preklapov in možganskega vidnega centra. Nižje oblike življenja imajo včasih lahko odličen sistem, manjkajo pa programi, ki jih imajo višje razviti organizmi. Različne evolucijske inovacije so služile in še bodo kot modeli za inovacije v optični industriji, izdelavi in konstrukciji optičnih pripomočkov in robotiki.

Literatura

1. Miller KR. Life's grand design. *Technology Rev* 1994; 97 (2): 24–32.
2. Zuker C. On the evolution of eyes: Would you like it simple or compound. *Science* 1994; 265: 742–9.
3. Nilsson DE. Vision, optics, and evolution. *Bioscience* 1989; 39 (5): 298–307.
4. Bowmaker JK. Evolution of colour vision in vertebrates. *Eye* 1998; 12 (Pt 3b): 541–7.
5. Yokoyama S, Shi Y. Genetics and evolution of ultraviolet vision in vertebrates. *FEBS Lett* 2000; 486 (2): 167–72.
6. Burkhardt D. Birds, berries, and UV. A note on some consequences of UV vision in birds. *Naturwissenschaften* 1982; 69 (4): 153–7.
7. Goldsmith T. Optimization, constraint, and history in the evolution of eyes. *Q Rev Biol* 1990; 65: 281–322.
8. Land MF, Fernald RD. The evolution of eyes. *Annual Review of Neuroscience* 1992; 15: 1–2.
9. Grigg R. The fish with four eyes. *Creation. Ex Nihilo* 1996; 18 (1): 52–3.
10. Miller PE, Murphy CJ. Vision in dogs. *JAVMA* 1995; 202: 1623–34.
11. Smirnakis S, Berry M, Warland D, Meister M. Adaptation of retinal processing to image contrast and spatial scale. *Nature* 1997; 386: 69–9.
12. Okano T, Fukada Y, Yoshizawa T. Molecular basis for tetrachromatic color vision. *Comp Biochem Physiol Biochem Mol Biol* 1995; 112 (3): 405–14.
13. Mestel R. Secrets in fly's eye. *Discover* 1996 (July); 106–9.
14. Dossenbach M, Dossenbach H. Eyeopeners!: All about animal vision. Black-birch Press, Inc. 1998 (fotografije 6, 7, 8).