Razvoj fotoreceptora u beskralješnjaka

Čolović, Ozren

Undergraduate thesis / Završni rad

2012

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Zagreb, Faculty of Science / Sveučilište u Zagrebu, Prirodoslovno-matematički fakultet**

Permanent link / Trajna poveznica: https://urn.nsk.hr/urn:nbn:hr:217:204775

Rights / Prava: In copyright / Zaštićeno autorskim pravom.

Download date / Datum preuzimanja: **2024-03-29**



Repository / Repozitorij:

Repository of the Faculty of Science - University of Zagreb







SVEUČILIŠTE U ZAGREBU

PRIRODOSLOVNO–MATEMATIČKI FAKULTET

BIOLOŠKI ODSJEK

RAZVOJ FOTORECEPTORA U BESKRALJEŠNJAKA

INVERTEBRATE PHOTORECEPTOR DEVELOPMENT

SEMINARSKI RAD

Ozren Čolović

Preddiplomski studij biologije

(Undergraduate Study of Biology)

Mentor: prof. dr. sc. Biserka Primc

Zagreb, 2012.

SADRŽAJ

1. UVOD 2

2. FOTOFIZIOLOGIJA 4

3. EVOLUCIJA OČIJU 6

4. GRAĐA FOTORECEPTORA PO SKUPINAMA 12

4.1. PIGMENTNE PJEGE I ČAŠICE 12

4.2. OČI CNIDARIA 13

4.3. OČI ANNELIDA 14

4.4. OČI MOLLUSCA 15

4.5. OČI ARTHROPODA 18

5. LITERATURA 25

6. SAŽETAK 26

7. SUMMARY 26

1. UVOD

Fotorecepcija je jedan od osnovnih fotobioloških fenomena, a svjetlost se u njoj koristi kao izvor informacija. Ona ima ulogu okidača složenog lanca molekularnih, membranskih i staničnih procesa. Ti procesi su odgovorni za relativno jednostavne oblike fotorecepcije kao što su fototropizmi (usmjeravanja i rast organizama prema ili suprotno od izvora svjetlosti), fototaksije (usmjerena kretanja organizama prema ili suprotno od izvora svjetlosti), i fotokineze (neusmjerena povećanja ili smanjenja mobilnosti organizma kao odgovor na promjene u intenzitetu svjetlosti). Najkompleksniji oblik fotorecepcije je vid, a omogućen je posebnim organima koji se razlikuju po svom stupnju vjernosti percepcije.

Oko je općenit naziv za nakupinu fotoreceptorskih stanica zajedno sa svim pridruženim strukturama. Oči se javljaju univerzalno među životinjama, gotovo unutar svakog većeg taksona. Međutim, složenost očiju znatno varira, pa su se ti organi nedvojbeno razvili više puta unutar životinjskog carstva tijekom evolucije.

Najjednostavniji organi koje možemo smatrati očima su nakupine fotoreceptora raspoređene po površini tijela. One najčešće nemaju dodatne strukture poput leće ili rožnice. Takve jednostavne oči nazivamo pigmentnim pjegama ili pigmentnim čašicama.

Najosnovniji oblik oka sposobnog stvarati sliku vjerojatno je nastao upravo od takvih nakupina fotoreceptora. U bilateralnih beskralješnjaka s razvijenom glavom, oči dolaze najčešće u paru te su smještene na anteriornom kraju tijela. Iako je jedan par uobičajen, kao npr. u mekušaca (Mollusca) i mnogih člankonožaca (Arthropoda), postojanje više parova nije neobično. Neki mnogočetinaši (Polychaeta) imaju po 4 oka, a škorpioni (Scorpiones) mogu imati i do 12 očiju. Najveći broj očiju nalazimo u morskih plošnjaka (Platyhelminthes) – kod kojih može biti i preko stotinu ocela razbacano po leđnoj površini prednjeg dijela tijela, a manji broj i po bočnim stranama tijela. Pojava da se oči nalaze na različitim dijelovima tijela obično je povezana s radijalnom simetrijom ili neuobičajenim načinima života.

Stvaranje slike je evoluiralo kao dodatna sposobnost nekih beskralješnjaka. Broj fotoreceptora koji tvore površinu retine je od primarne važnosti, budući da svaka fotoreceptorska stanica ili skupina stanica djeluje kao detektor za jednu točku svjetlosti. Slika se stvara na retini pridruživanjem točaka svjetlosti različitog intenziteta. Stoga, sposobnost oka da stvara sliku te njena grubost ili finoća ovisi o broju točaka svjetlosti koje se raspoznaju, što nadalje ovisi o broju fotoreceptora u retini. Velik broj fotoreceptora mora postojati čak i za

grubu sliku. Velika većina očiju beskralješnjaka ne može stvarati detaljnu sliku jer ne posjeduje dovoljan broj fotoreceptora. Njihov broj može biti dovoljan za opažanje kretanja nekog tijela, ali ne i za pružanje dovoljno informacija o obliku tog tijela.

Mehanizmi fokusiranja očiju beskralješnjaka znatno variraju. Fokus očiju člankonožaca najčešće je fiksan, tj. udaljenost između optičkog aparata i retine ne može se mijenjati. To znači da su predmeti unutar fokusa samo na određenoj udaljenosti od oka, koja je određena udaljenošću leće i retine. Drugačiji način fokusiranja očiju imaju morski mnogočetinaši porodice Alciopidae, koji to postižu pomoću hidrostatskog tlaka. Hobotnice (Octopoda), opet, imaju drugačiji način pomicanja leće i to putem cilijarnih mišića koji su na nju vezani.

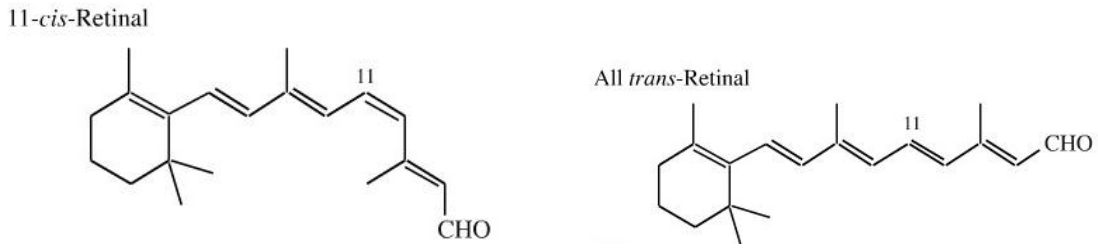
Složene oči rakova (Crustacea), insekata (Insecta), Myriapoda te Xiphosura strukturalno se daleko razlikuju od jednostavnih očiju ostalih beskralješnjaka. O njima će detaljnije biti riječi u poglavlju 4.5.

Neki beskralješnjaci sposobni su percipirati polariziranu svjetlost u prirodi. Vrhunac je dostignut kod složenih (sastavljenih) očiju te jednostavnih očiju glavonožaca. Poznato je da sipe međusobno komuniciraju putem prikaza koje stvaraju na površini tijela vidljivih samo životinjama koje percipiraju polarizaciju. Međutim, većina beskralješnjaka koristi tu sposobnost za navigaciju temeljenu na uzorcima koji se prirodno javljaju raspršivanjem sunčeve svjetlosti u atmosferi. Pčele i mravi mogu tako pronaći put do pčelinjaka, odnosno mravinjaka.

Mnogi beskralješnjaci imaju sposobnost vida u boji. Percepcija boja započinje specijaliziranim stanicama retine koje sadržavaju pigmente osjetljive na različite valne duljine. Percepcija boja postiže se složenim procesom koji započinje različitim signalima koje šalju fotoreceptorske stanice, a završava u vidnom dijelu i asocijativnim centrima mozga.
Pčele i bumbari posjeduju trikromatski vid, koji nije osjetljiv na crveni dio spektra (za razliku od ljudi), već na ultraljubičasti. Leptiri roda *Papilio*, primjerice, posjeduju šest tipova fotoreceptora pa se smatra da imaju čak i pentakromatski vid. Najkompleksniji vid boja nalazimo kod vabića (Stomatopoda) koji imaju do dvanaest različitih tipova receptora.

2. FOTOFIZIOLOGIJA

Svaka pojedina vidna stanica sadrži pigmente sastavljene od opsinskih apoproteina kovalentno vezanih na 11-cis-hidroretinal, ili rjeđe 11-cis-dehidroretinal (slika 1). To su najčešći pigmenti u očima, a nazivamo ih rodopsinima, odnosno vidnim purpurima. Apsorpcijom svjetlosti, u manje od 2 milisekunde, rodopsin se promijeni kroz nekoliko međuspojeva do metarodopsina II. Unutar još nekoliko sekundi izomerizacija je završena – *cis*-retinal je potpuno promijenjen u *trans*-retinal, a opsin otpušten. Dakle, svjetlost uzrokuje trenutnu izomerizaciju *cis*-retinala u all-*trans*-retinal, prilikom čega on gubi sposobnost vezanja s opsinom, koji se otpušta. Razgradnja rodopsina utječe na permeabilnost stanične membrane za Na^+ ione, što aktivira fotoreceptorsku stanicu.



Slika 1. Strukturne formule 11-*cis*-retinala (lijevo) i all-*trans*-retinala (desno).
(meta-synthesis.com)

U trenutku kada kromofori (pigmenti) apsorbiraju foton, kemijska reakcija uzrokuje stvaranje i prijenos impulsa do centralnog živčanog sustava. Iznimka su neki Medusozoa, kao npr. *Cladonema*, koji imaju izražene oči, ali nemaju mozak. Njihove oči šalju signal direktno do mišića, bez prethodne obrade podataka u mozgu.

Kad ne dolazi do apsorpcije svjetlosti, *trans*-retinal se vraća u *cis* oblik. To je proces koji troši energiju, a katalizira ga enzim retinal izomeraza. Nakon povratka u cis oblik dolazi do spontanog ponovnog vezanja s opsinom. *Trans*-retinal i *cis*-retinal se oboje također mogu sintetizirati iz vitamina A (retinola). Vitamin A često nalazimo u sloju koji priliježe uz retinu, te služi kao zaliha za stvaranje retinala. U slučaju suviška retinala dolazi do pohranjivanja u obliku vitamina A.

Pošto osjetljivost vidnih stanica na svjetlost ovisi o količini rodopsina kojeg sadrže, međuprijelaz retinala i vitamina A služi kao mehanizam prilagodbe na promjene u osvjetljenju (shema 1). Ako je oko izloženo jakoj svjetlosti, većina rodopsina prelazi u *trans*-retinal i opsin. Višak *trans*-retinala skladišti se kao vitamin A. U tom trenutku oko je adaptirano na svjetlost. Ukoliko je pak svjetlost iz okoline slaba, rezerve vitamina A koriste se za stvaranje retinala, pa se povećava količina rodopsina. U tom slučaju oko je adaptirano na tamu. Važno je napomenuti da se ovdje opisan način adaptacije na jačinu svjetlosti ne odnosi na organizme sa složenim očima. Adaptacija u njih opisana je u poglavlju 4.5.

rodopsin ⇌ *trans*-retinal + opsin; *trans*-retinal ⇌ vitamin A

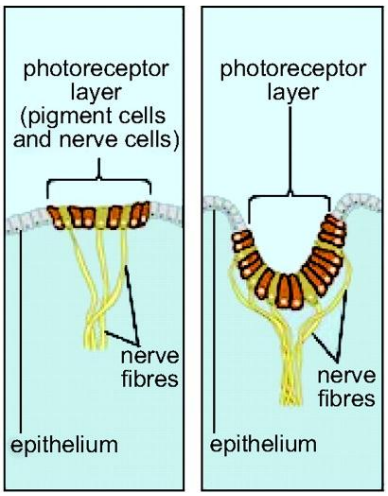
Shema 1. Shematski prikaz adaptacije na svjetlost – s lijeva na desno prikazana je adaptacija na jaku svjetlost, dok je u obrnutom smjeru prikazana adaptacija oka na slabu svjetlost.

3. EVOLUCIJA OČIJU

Oči su značajan primjer homolognih organa prisutnih u većini taksona. Čini se da su određene sastavnice oka, kao npr. vidni pigmenti, imale zajedničkog pretka, tj. da su se razvili jedanput prije radijacije životinja. Međutim, kompleksne oči sa sposobnošću stvaranja slike razvile su se između 50 i 100 puta tijekom evolucije, koristeći mnogo istih proteina u svojoj izgradnji.

Najraniji preci očiju bili su fotoreceptorski proteini koje nalazimo čak i u jednostaničnih organizama, nazvani očnim pjegama. One su samo sposobne raspoznavati svjetlo od tame, što je dovoljno za fotoperiodizme i sikronizaciju cirkadijskih ritmova tih organizama. U mnogostaničnih organizama razvile su se pigmentne pjege (sl. 3) – nakupine receptorskih stanica koje sadrže opsinske proteine i odgovaraju na svjetlosni podražaj slanjem živčanog impulsa.

Kroz vrijeme su se početne očne pjege udubile u epidermu, pa nastaju prve pigmentne čašice (sl. 2). One dodaju sposobnost razlikovanja razina osvjetljenja u raznim smjerovima. Kako je čašica postajala dublja, rasla je preciznost.



Slika 2. Shematski prikaz pigmentne pjege (lijevo) i pigmentne čašice (desno).

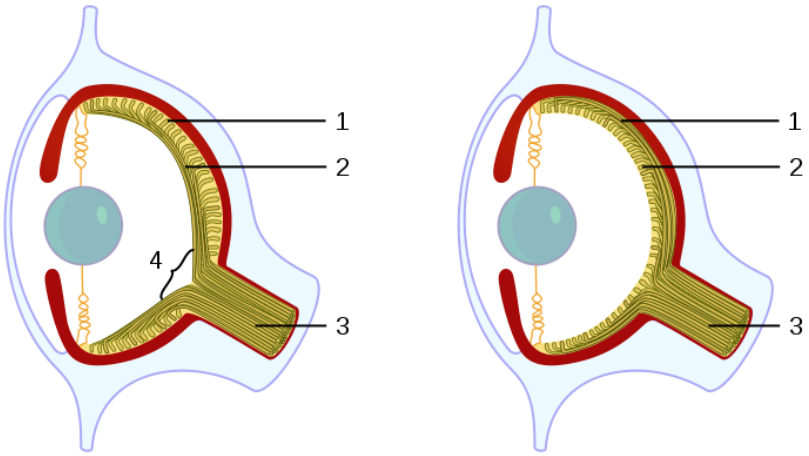
(evolutionarynovelty.blogspot.com)

U kambrijskoj eksploziji, naglo se ubrzao razvoj očiju, sa znatnim poboljšanjima u detekciji smjera svjetlosti i obradi slikovnih podataka u mozgu. Primitivno oko tipa kamere razvilo se postupno kako se pigmentna čašica produbljivala i zatvarala u komoru. Smanjenjem otvora komore, organizmi su stekli pravu sposobnost vida, što je omogućilo preciznu detekciju smjera svjetlosti te raspoznavanje oblika. Takvo oko nalazimo danas kod indijske lađice (*Nautilus*) (sl. 3). Nedostaju mu rožnica i leća te je stoga slabe razlučivosti i daje zamagljenu sliku.



Slika 3. Oko indijske lađice (*Nautilus pompilius*).
(www.bigshotcamera.com)

Glavonošci (Cephalopoda) i kralješnjaci (Vertebrata) nezavisno su razvili oči tipa kamere, a razlike se vide u njihovom nesavršenom dizajnu (sl. 4). Oko kralješnjaka, primjerice, građeno je na invertiran način, pa fotoni moraju putovati i kroz slojeve krvnih žila, ganglijskih, amakrinih, horizontalnih i bipolarnih stanica da bi došli do vidnih stanica. Zbog toga što se sloj živčanih stanica nalazi s nutarnje strane oka, na mjestu spajanja s vidnim živcem postoji tzv. slijepa pjega. Dok se takva građa čini manjkavom, ona omogućuje vanjskom sloju retine da održi visoku metaboličku aktivnost u odnosu na ne-obrnuti dizajn. Oko glavonožaca, nasuprot tome, građeno je na logičan način – živci se spajaju na stražnjem dijelu retine, što znači da fotoni padaju direktno na retinu te da ne postoji slijepa pjega. Takve građe vjerojatno su uvjetovane porijeklom očiju – u glavonožaca one nastaju kao invaginacija površine glave, a u kralješnjaka kao izbočina mozga.



Slika 4. Shematski prikaz oka kralješnjaka (lijevo) i hobotnice (desno). U primjeru oka kralješnjaka osim retine (1), živčanih vlakana (2) i vidnog živca (4) nalazimo i slijepu pjegu (4), dok u primjeru oka hobotnice nema slijepe pjege, već samo živčana vlakna (1), retina (2) te optički živac (3).
(www.wikipedia.org)

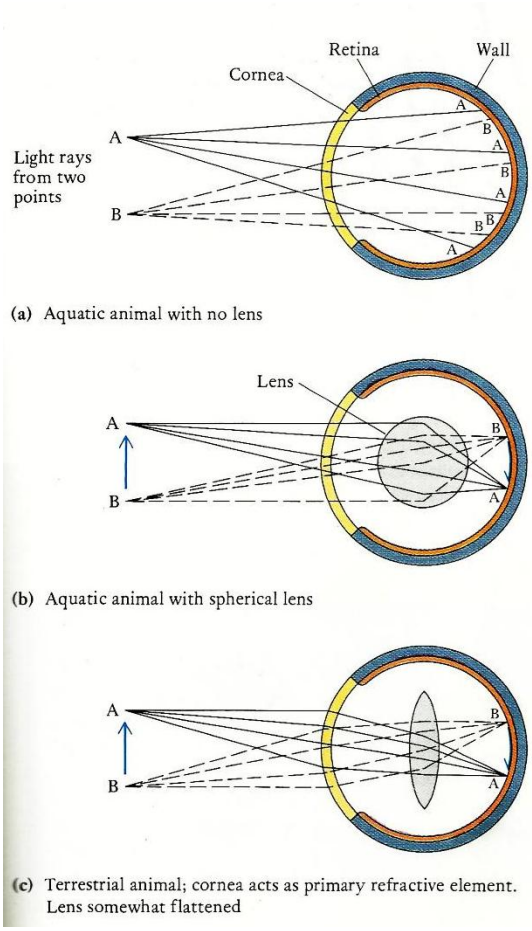
Slojevi prozirnih stanica preko otvora oka postupno su se razvili kao zaštita od infekcija. Unutar komore oka razvila se prozirna tekućina koja je služila za razna poboljšanja poput filtriranja boja, povećanja indeksa loma svjetlosti te zaustavljanja ultraljubičastog zračenja, ali je omogućavala i funkcioniranje ne samo unutar, nego i izvan vode.

Leće su se razvile nezavisno više puta. Jednostavne čaškaste oči vjerojatno su razvile leću da povećaju količinu svjetlosti koja dopire do retine. Iako one nisu bile sposobne izoštriti sliku, intenzitet svjetlosti omogućio im je da vide u dubljim (stoga i mračnijim) vodama. Povećanje u indeksu loma leće vjerojatno je rezultiralo mogućnošću formiranja fokusirane slike (sl. 5).

Razvoj leće u očiju tipa kamere vjerojatno je išao drugim pravcem. Prozirne stanice koje su pokrivale otvor oka razdijelile su se u dva sloja, s tekućinom između. Tekućina je izvorno služila kao cirkulacijska tekućina za proticanje kisika, nutrijenata, otpadnih tvari te za povećavanje mehaničke otpornosti. Dokazi o takvom razvoju, naime, ne postoje jer meka tkiva poput tih ne fosiliziraju.

Biološki je teško održavati proziran sloj stanica, pa se razvila sposobnost odlaganja transparentnog, neživog materijala u te stanice. To je smanjilo potrebu za opskrbom nutrijentima i uklanjanjem nusprodukata. Trilobiti su, primjerice, koristili kalcit, mineral koji

nije korišten niti u jednom drugom organizmu. U složenim očima i očima tipa kamere materijal koji se koristi je strukturni protein kristalin.

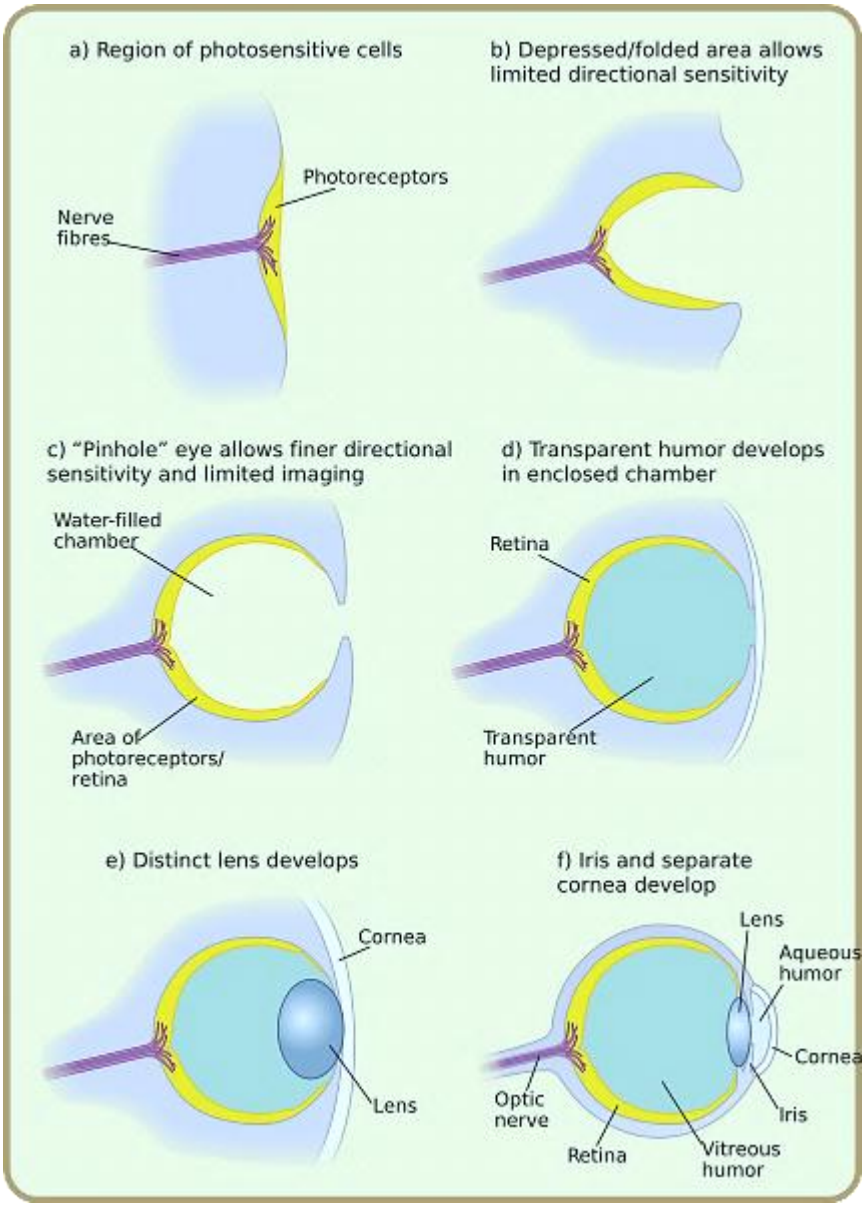


Slika 5. U oku vodenih životinja bez leće (a) zrake svjetlosti iz izvora A i B ne konvergiraju, već daju više točaka na retini, pa ne dolazi do stvaranja slike. Sferična leća vodenih životinja (b) uzrokuje lom svjetlosti tako da svaka zraka daje po jednu točku, stvarajući tako sliku. U kopnenih životinja (c) rožnica djeluje kao glavna površina za lom svjetlosti, a spljoštenija leća služi samo za precizno fokusiranje.
(Zoology, 1991.)

Kroz vrijeme nastaje razdor između slojeva leće, pa ona prirodno postaje bikonveksnog oblika. Takav oblik donosi bolju optičku razlučivost, a ona sada postaje neovisna o veličini otvora oka. Otvor oka opet se postepeno povećava, sada oslobođen cirkulacijskih ograničenja.

Nezavisno jedan od drugoga, ispred leće su se razvila dva odvojena sloja – rožnica (prozirni sloj) i iris (neprozirni sloj). To se moglo dogoditi prije ili nakon razvitka odlaganja kristalnih tvari, a u nekih očiju se to nije uopće dogodilo. Između tih slojeva dolazi do

stvaranja očne vodice, što opet povećava indeks loma te olakšava cirkulacijske probleme. Stvaranje irisa omogućava dolazak više krvnih žila, bolju cirkulaciju, te stoga i razvitak većih očiju. Taj tip oka sada je funkcionalno identičan oku većine kralješnjaka. Doista, osnovna građa očiju svih kralješnjaka je slična. Glavne faze razvoja oka u mekušaca ukratko su ilustrirane slikom.



Slika 6. Evolucija oka mekušaca. Nakupina fotoreceptora (a) postupno se udubljuje u čašicu (b) čiji se otvor sužava, a unutrašnjost ispunjava vodom (c), te se potom otvor zatvara prozirnim slojem (d). Prozirni sloj se razdvaja na dva dijela od kojih se razvijaju rožnica i leća (e), a potom se dodatno razvijaju neprozirni iris i očna vodica za prehranu rožnice (f).

(www.wikipedia.org)

Razvoj vida u boji ovisio je o razvitku više različitih opsinskih proteina s različitim apsorbancijama. Barem tri različita opsina postojala su u pretku kliještara (Chelicerata) i Pancrustacea, a njihovi članovi i danas posjeduju vid u boji. Vrlo je vjerojatno da je ključni razlog specijalizacije očiju za detekciju određenog, uskog raspona valnih duljina elektromagnetskog spektra („vidljivi spektar“) to što su najraniji organizmi koji su razvili foto-osjetljivost bili vodeni, a voda propušta samo dva određena dijela spektra – plavi i zeleni.

4. GRAĐA FOTORECEPTORA PO SKUPINAMA

4.1. PIGMENTNE PJEGE I ČAŠICE

Među jednostavnijim oblicima očiju beskralješnjaka razlikujemo pigmentne pjege, pigmentne čašice te u insekata razlikujemo dorzalne ocele (ili kraće samo „ocele“) i lateralne ocele („steme“). Često sve ove oči možemo naći pod skupnim nazivom „ocele“.

Pigmentne pjege su nakupine fotoreceptora na površini organizma. Među tim stanicama često se nalaze pigmentne stanice koje pjegama daju crnu ili crvenu boju. Nalazimo ih u neparazitskih Platyhelmynthes, i to u bescrijevnih virnjaka (Acoela), u nekih Hydrozoa, Staurozoa i Cubozoa (Cnidaria), morskih Nematoda (Aschelminthes) i Oligochaeta (Annelida), te u Asteroidea (Echinodermata). U Rotifera (Aschelminthes) oči su nekad toliko jednostavne da se radi o pojedinačnim fotoreceptorskim stanicama.

Pigmentne čašice, pojednostavljeno gledano, nisu ništa više nego pigmentne pjege udubljene u površinu tijela do različite mjere. Njih nalazimo u Scyphozoa (Cnidaria), u većem broju na glavi Nemertina, na ždrijelu u nekih Aschelminthes (Kinorhyncha), te u svih Turbellaria (sl. 7), osim Acoela, koji posjeduju pigmentne pjege.

Zvjezdače (Asteroidea) posjeduju po jednu nakupinu ocela na svakom kraku. One su prekrivene debelom kutikulom koja ih štiti, a ujedno služi i kao leća. Mnoge zvjezdače posjeduju i mnogo pojedinačnih ocela raspoređenih nasumično po površini tijela, a i ambulakralne nožice mnogih pokazuju osjetljivost na svjetlost.

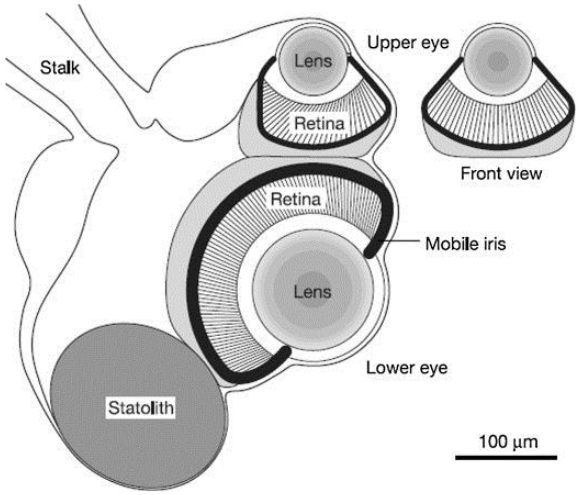


Slika 7. Pigmentne čašice vidljive na prednjem dijelu tijela virnjaka.
(islandwood.org)

4.2. OČI CNIDARIA

Većina žarnjaka posjeduje pigmentne pjege (Hydrozoa, Staurozoa, Cubozoa) i pigmentne čašice (Scyphozoa). U Myxozoa i Polypodiozoa ne nalazimo fotoreceptore jer žive parazitskim načinom života. U kubomeduza (Cubozoa) i režnjaka (Scyphozoa) ocele nalazimo zajedno sa statocistama unutar posebnih tvorevina, tzv. ropalija. Osim toga, ropaliji im služe i za kontrolu brzine kontrakcije plivaćih mišića. Nalazimo ih na interradijima kubo- i skifomeduza, često obrubljene krilnim lapovima.

Po građi svojih očiju kubomeduze odskaču od ostatka skupine. Unutar svakog od četiri ropalija (sl. 9) nalazi se po 6 očiju, 4 ocele i 2 prava oka (sl. 8). Prave oči imaju leću i rožnicu te se nalaze na mišićavom držku koji ih može micati prema unutra ili van, što im omogućuje da gledaju i u okoliš i prema ustima i manubriju. Još uvijek nije jasno kako se slika koja nastane u tim očima interpretira, jer kubomeduze nemaju mozak.



Slika 8. Shematski prikaz poprečnog presjeka ropalija kubomeduze; vidljiva su dva prava oka sa sferičnim lećama.
(Pierscione i Regini, 2012.)



Slika 9. Pogled u unutrašnjost ropalijske udubine kubomeduze.
(www.ucpm.berkeley.edu)

4.3. OČI ANNELIDA

U kolutićavaca (Annelida) možemo naći jednostavne pigmentne pjege (vodeni maločetinaši, Oligochaeta) te složene (Sabellidae) i prave (Syllidae) oči. Složene oči sabellida (sl. 10) nisu iste građe kao složene oči člankonožaca. Svako oko građeno je od 40 do 60 omatidija, a svaka omatidija je pojedinačna pigmentirana stanica čunjastog oblika koja sadrži čunj od kristalina. Na vrhu čunja nalazi se po jedan fotoreceptor vezan na akson. Pigment stanice služi za fotoizolaciju receptorskog dijela stanice.



Slika 10. Složene oči u Sabellidae.
(www.ncbi.nlm.nih.gov)

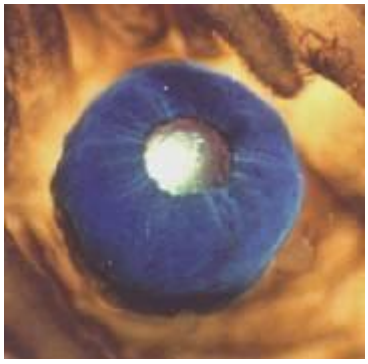
Syllidae imaju dva para pomičnih očiju na dorzolateralnoj površini glave. To su oči tipa kamere s evertiranom retinom i tvorevinama analognim leći, irisu i rožnici.
Alciopidae, morski plivajući mnogočetinaši, posjeduju zanimljiv mehanizam fokusiranja pomoću hidrostatskog tlaka. Bulbus s jedne strane oka ubacuje, odnosno izbacuje, tekućinu u prostor između retine i leće, te na taj način pomiče leću dalje, odnosno bliže retini.

4.4. OČI MOLLUSCA

Većina puževa (Gastropoda) ima male oči na bazi ticala, no u nekih (*Strombus*) oči su povećane i nalaze se na dugim drškima. Primitivniji puževi imaju jednostavne pigmentne čašice, dok odvedeniji plućnjaci (Pulmonata) imaju prave oči s lećom i rožnicom, tzv. mjehuraste oči, smještene na vrhovima posebnih, optičkih ticala.
Većina školjkaša (Bivalvia) posjeduju jednostavne pigmentne čašice i to duž ruba plašta, dok pripadnici rodova *Spondylus* i *Pecten* posjeduju kompleksne oči s lećom i rožnicom (sl. 11 i 12).

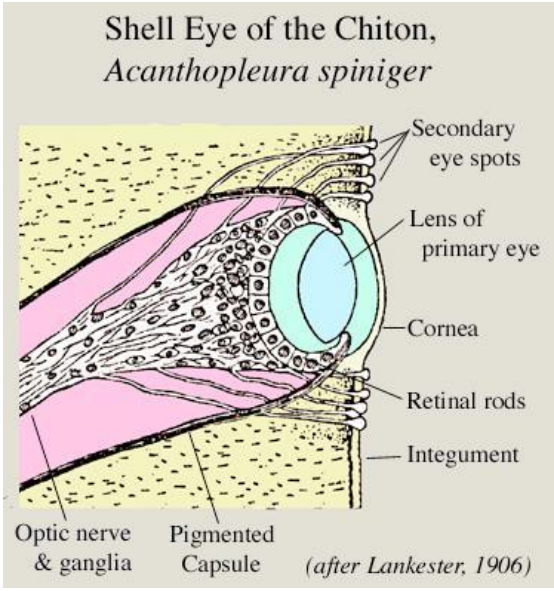


Slika 11. Fotografija ruba plašta vrste *Argopecten irradians* s redom plavo obojenih kompleksnih očiju.
(www.eeob.iastate.edu)



Slika 12. Uvećano pravo oko vrste *Argopecten irradians*.
(dels-old.nas.edu)

U koponožaca (Scaphopoda) zbog redukcije većine osjetila ne nalazimo oči. Babuške (mnogoljušturaši, Polyplacophora) razvili su jedinstven sustav fotoreceptora, nazvan „estete“. Estete se javljaju u velikom broju po leđnoj površini njihovih ljuštura. To su stanice plašta koje se produžuju u malene vertikalne kanale (mikro- i megalopore) koji dopiru do površine ljusaka. Na završecima kanala nalaze se maleni pokrovi. Malo je poznato o tome kako estete funkcioniraju, no pretpostavlja se da posreduju svjetlošću uvjetovanom ponašanju. Nedavna istraživanja pokazuju da je primarna funkcija esteta ekskrecija periostakuma koji služi zaštiti njihovih ljusaka. Babuške ponekad posjeduju i jednostavne ocele, koje rjeđe mogu imati i leću, te pojedine fotoreceptorske stanice razbacane po plaštu. Neke babuške imaju još i prave oči i pigmentne pjege (sl. 13).



Slika 13. Shematski prikaz poprečnog presjeka oka babuške *Acanthopleura spiniger*.
(shells.tricity.wsu.edu)

Kao i ostatak živčanog sustava, osjetila glavonožaca (Cephalopoda) na visokom su stupnju razvitka. Oko (sl. 14) im leži u udubini glave. Raspored rožnice, irisa i leće uvelike je kao i u očiju kralješnjaka. Leću drže cilijarni mišići; međutim, ona je fiksnog oblika i žarišne udaljenosti. Iris je dijafragma koja kontrolira količinu svjetlosti koja ulazi u oko, a zjenica je u obliku horizontalnog proreza. Retina se sastoji od dugih, štapićastih fotoreceptora čiji osjetni krajevi strše prema unutrašnjosti oka te je stoga oko glavonožaca direktnog tipa, za razliku od indirektnog tipa u kralješnjaka. Štapići se spajaju preko stanica retine s optičkim ganglijima. Za razliku od kralješnjaka, rožnica glavonožaca vjerojatno vrlo malo doprinosi fokusiranju jer lom svjetlosti ovdje gotovo da se i ne događa. Adaptacija oka na različite svjetlosne uvjete odvija se mijenjanjem širine zjenice i migracijom pigmenta u retini. Oči su sposobne stvarati jasnu sliku (iako istraživanja pokazuju da su hobotnice (Octopoda) poprilično kratkovidne), te imaju sposobnost vida u boji. Oko indijske lađice (*Nautilus*) poprilično je primitivno u odnosu na oči ostalih glavonožaca. Stoje na kratkom držku, nemaju leću i unutrašnjost im je otvorena prema okolini (nema rožnice).



Slika 14. Oko sipe s horizontalnom zjenicom.
(Izvor nepoznat)

4.5. OČI ARTHROPODA

U kliještara (Chelicerata) nalazimo i složene oči i jednostavne pigmentne čašice. U ovoj skupini česta je redukcija složenih u jednostavne oči, primjerice kod paukova. Oni imaju više zasebnih jednostavnih očiju s posebnim funkcijama – imaju glavne i sekundarne oči (sl. 15). Glavne oči imaju pomičnu retinu i sposobne su stvarati sliku, dok sekundarne nisu. U paukova lovaca i skakača prednji par očiju ima najbolju rezoluciju da bi bolje vidjeli često malen plijen na velike udaljenosti. Vid im je čak deset puta oštriji od vida vretenaca. Noćni pauci lovci posjeduju oči veoma osjetljive na niske razine svjetlosti.

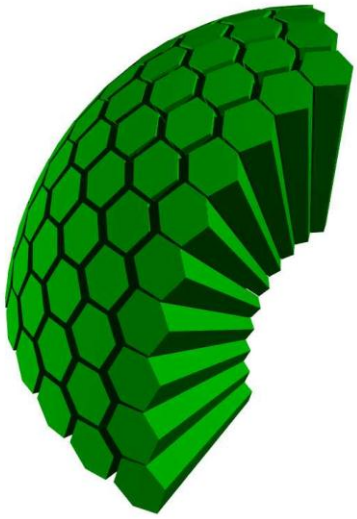
Sekundarne oči su preostaci od složenih očiju ancestralnih kliještara (Chelicerata) te više nemaju zasebne omatidije. U vučjaka sekundarne oči služe primanju svjetlosti reflektirane od tapetum lucidum, kojeg pauci skakači nemaju. Oni postižu oštrinu svog vida (ljudsko oko je samo 5 puta oštrije od njihovog) putem serije leća, četveroslojnom retinom, očima koje se okreću oko svoje osi te integriranjem slika iz različitih stadija pretraživanja pogledom. Lošija strana njihovog vida je što su procesi pretraživanja i integriranja poprilično spori.



Slika 15. Prosoma pauka vučjaka s parom glavnih i više sekundarnih očiju.
(Izvor nepoznat)

Rakovi (Crustacea) su evolucijski srodni s kukcima (Insecta, Hexapoda), pa im je i razvoj očiju sličan. Oči insekata dijele se u dva osnovna tipa – složene (sastavljene, fasetirane) i jednostavne. U odraslih, glavni organi za vid su gotovo uvijek složene oči, dok su jednostavne oči – nerijetko dobro razvijene – češće u juvenilnim stadijima. Složene oči nalazimo u dvije optički različite varijante – apozicijske, gdje svaka skupina fotoreceptora ima svoju leću, te superpozicijske, gdje je slika na bilo kojem dijelu retine rezultat difrakcije na mnogo leća.

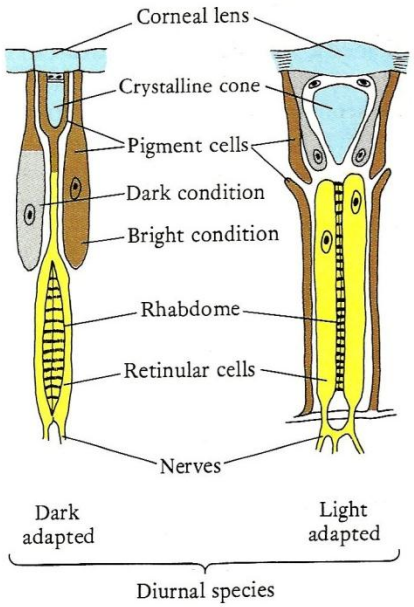
Složene oči građene su od mnoštva manjih okašaca, omatidija (sl. 16). Egzoskelet svake omatidije modificiran je da tvori rožnicu, gdje se odvija većina loma svjetlosti. Stanice ispod rožnice tvore dugi kristalni čunj koji sabire svjetlost i raspršuje ju na sedam ili osam dugih retinularnih stanica. Svaka ta stanica je preobražen osjetni neuron. Priliježuće površine tih stanica nose mnoge međusobno isprepletene mikrovile koji tvore štapićasti rabdom. Pigmentne stanice okružuju kristalni čunj sa svih strana, a ponekad okružuju i retinularne stanice. Taj pigment sprečava rasipanje svjetlosti iz jednog u ostale omatidije. U dnevnih vrsta pigment je migrirajući, te je na taj način omogućena akomodacija na jačinu svjetlosti. U noćnih vrsta pigment oko rabdoma je povučen. U usporedbi s jednostavnim očima, složene oči imaju širok kut gledanja te mogu opaziti brze kretnje, a u nekim slučajevima i polarizaciju svjetlosti.



Slika 16. Shematski prikaz složenog oka građenog od mnoštva omatidija.

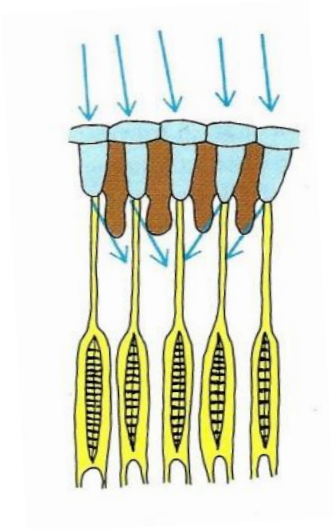
(www.microscopy-uk.org.uk)

Apozicijske oči (sl. 17) su najčešći oblik složenih očiju te se smatra da je to ancestralni oblik. Nalazimo ih u svih skupina člankonožaca, iako su se možda razvile više nego jednom unutar ovog koljena. Tipično apozicijsko oko ima leću koja usmjerava svjetlost iz jednog smjera na rabdom, dok svjetlost iz ostalih smjerova apsorbira pigment. Drugi oblik apozicijskog oka, kojeg nalazimo u Strepsiptera, ima leće koje nisu spojene jedne s drugima te svaka stvara zasebnu, potpunu sliku, koje se onda sjedinjuju u mozgu. To se naziva shizokroalnim složenim okom.



Slika 17. Shematski prikaz omatidije tipičnog apozicijskog oka.
(Zoology, 1991.)

Superpozicijske oči (sl. 18) dijelimo u tri tipa – refraktirajuće, reflektirajuće i paraboličke. Refraktirajuće oči imaju razmak između leće i rabdoma, te nemaju stijenku. Svaka leća sabire svjetlost iz nekog kuta u odnosu na os omatidije i reflektira ju pod istim kutem na drugu stranu. Rezultat je slika koja pada na polovicu radijusa oka, što je upravo gdje se rabdom nalazi. Ovaj tip najviše koriste noćni insekti. U paraboličkim očima, koje se javljaju u mnogih člankonožaca, posebice u vodencvjetova (Ephemeroptera), svjetlost se reflektira s parabolične površine unutrašnjosti svake omatidije na osjetne stanice. Dekapodni rakovi (Decapoda) jedini imaju reflektirajuće oči, koje također imaju prozirni razmak, no oni koriste ugaona „zrcala“ umjesto leća.



Slika 18. Općeniti shematski prikaz dijela superpozicijskog oka.
(Zoology, 1991.)

Na leđnoj površini mnogih kukaca poput opnokrilaca (Hymenoptera), dvokrilaca (Diptera), vretenaca (Odonata) i ravnokrilaca (Orthoptera) nalazimo tzv. dorzalne ocele (sl. 20). One postoje zajedno sa složenim očima te stoga većina kukaca posjeduje dva anatomski odvojena i funkcionalno različita vidna puta.



Slika 19. Glava vretenca s tri ocele sprijeda i složenim očima lateralno.
(www.naturenorth.com)

Broj, oblik i funkcija dorzalnih ocela se znatno razlikuju među redovima insekata. U letećih insekata one su veće i izraženije (posebice kod pčela, osa, vretenaca i šaški), te se u njih najčešće javljaju u tripletu. Dvije bočne ocele usmjerene su na lijevu, odnosno desnu stranu glave, dok je centralna usmjerena prema naprijed. U nekih terestričkih insekata (neki mravi i žohari) prisutne su samo dvije lateralne ocele.

Dorzalna ocela sastoji se od leće i sloja fotoreceptora. Pošto se ocele razlikuju među redovima insekata, njihove leće mogu biti ili jako zaobljene (pčele, šaške, vretenca) ili potpuno ravne (žohari). Sloj fotoreceptora može (šaške) i ne mora (muhe porodice Calliphoridae) biti odvojen od leće staklastom tekućinom. Broj fotoreceptora također varira, no uglavnom unutar nekoliko stotina ili tisuća kod razvijenih ocela.

Uočljive su dvije karakteristike ocela koje su očuvane među redovima kukaca – prvo, leća nema dovoljno jak lom svjetlosti da bi se na fotoreceptorskom sloju stvorila slika, te drugo, dorzalne ocele općenito imaju veće omjere spajanja neurona prvog reda (fotoreceptori) s neuronima drugog reda. Te dvije karakteristike dovode do zaključka da dorzalne ocele nemaju sposobnost percepcije oblika te stoga služe isključivo za „mjerenje“ svjetlosti. Zbog velike vrijednosti aperture te f-broja leće (omjer žarišne udaljenosti leće prema promjeru leće), kao i visokog omjera konvergencije, ocele se smatraju daleko osjetljivijima na svjetlost u odnosu na složene oči. Osim toga, s obzirom na relativno jednostavan razmještaj živaca oka (malen broj sinapsi između osjetnih stanica i efektora) i iznimno velik promjer nekih ocelarnih interneurona, ocele se tipično smatraju bržima od složenih očiju.

Jedna od teorija o funkciji ocela u letećih kukaca drži da one pomažu u održavanju stabilnosti pri letenju. S obzirom na njihovu nefokusiranost, široko vidno polje i veliku sposobnost sakupljanja svjetlosti, ocele su poprilično dobro prilagođene zamjećivanju percipirane svjetlosti iz okoline prilikom pomicanja i okretanja kukca oko svoje osi za vrijeme leta. Ostale teorije objašnjavaju ocele kao organe za prilagođavanje na jačinu svjetlosti, senzore polarizacije ili organe koji služe za usklađivanje cirkadijskog ritma.
Novija istraživanja pokazuju da su ocele nekih kukaca (najuočljivije kod vretenaca, ali i nekih osa) sposobne stvarati sliku jer leća ocela stvara sliku unutar, odnosno u blizini fotoreceptorskog sloja. Daljnja istraživanja su pokazala da te ocele daju dodatne detalje o okolini te pridodaju percepciji kretanja, što je vidljivo kod vretenaca, koja su sposobna izvoditi iznimne akrobacije jer su njihove ocele visoko razvijeni i specijalizirani organi.

Većina insekata posjeduje trikromatski vid, poput ljudi, međutim, vidljivi spektar im je pomaknut prema nižim valnim duljinama. Rakovi vabići (Stomatopoda) imaju najsloženije i najodvedenije oči koje posjeduju 16 različitih fotoreceptorskih stanica, od toga 12 za različite dijelove spektra, a 4 za filtriranje boja. Mogu vidjeti i polariziranu svjetlost, a svako zasebno složeno oko posjeduje trinokularni vid jer je razdijeljeno na tri različite regije (sl. 20).



Slika 20. Oči vabića, od kojih je svako vidljivo podijeljeno u tri regije.
(www.starfish.ch)

Većina Myriapoda posjeduje tzv. steme ili lateralne ocele, nastale redukcijom složenih očiju. To su jedine oči holometabolnih ličinki i pojedinih odraslih stadija nekolicine redova Hexapoda (Siphonaptera, Collembola, Thysanura) (sl. 21). Iza svake pojedine leće leži retinula sastavljena od fotoreceptorskih stanica. Leća im je bikonveksna te sadrži staklastu ili kristalnu srž. Međutim, rod *Scutigera* sekundarno je ponovno razvio složene oči sastavljene od više stema (sl. 22).



Slika 21. SEM snimka dijela glave Collembola. Vidljive su steme (crno) i osjetne dlačice (bijelo).
(www.sciencephoto.com)



Slika 22. Glava štitonosne strige (*Scutigera cleopatra*) sa sekundarno razvijenim složenim očima.
(Izvor nepoznat)

Na glavi čeljustousta (Chaetognatha) nalazimo po dva složena oka (sl. 24). Ona su građena od pet manjih, vrčastih ocela, no nisu evolucijski srodna složenim očima kukaca.



Slika 24. Prednji dio tijela vrste *Sagitta elegans* s glavom i čeljustima. Strelica pokazuje na jedno od dva složena oka na glavi.
(Fotografija: P. Wilson)

5. LITERATURA

Brusca R. C., Brusca G. J. Invertebrates, 2003. Sinauer Associates, Inc., Massachusetts, Sunderland.

Dorit R. L., Barnes R. D., Walker W. F. Jr. Zoology, 1991. Saunders College Publishing, Orlando.

Grimaldi D., Engel M. S. Evolution of the Insects, 2006. Cambridge University Press, Cambridge.

Pierscionek B. K., Regini J. W. The gradient index lens of the eye: An opto-biological synchrony, 2012. Progress in Retinal and Eye Research, Vol. 31, Issue 4: 332–349.

Resh V. H., Cardé R. T. Encyclopedia of Insects, 2003. Elsevier Science & Technology (USA), San Diego.

Scott T. A. Concise Encyclopedia Biology, 1995. Walter de Gruyter & Co., Berlin.

cronodon.com/biotech/insect_vision.html

dels-old.nas.edu/USCN-IBRO-USCRC/resources_methods_scallops.shtml

encyclopedia2.thefreedictionary.com/Eye+(invertebrate)

evolutionarynovelty.blogspot.com/2007/11/iconography-of-expectation-redux.html

islandwood.org/kids/stream_health/macros/Planaria.html

molluscs.at/gastropoda/morphology/eyes.html

shells.tricity.wsu.edu/archerdshellcollection/illustrations/chiton_eyes.html

www.eeob.iastate.edu/faculty/serbj/pecten-site/pectinid-scallops.html

www.eoearth.org/article/cubozoa?topic=49540

www.microscopy-uk.org.uk/mag/artapr00/inseye.html

www.ncbi.nlm.nih.gov/mpc/articles/PMC1857204/

www.photobiology.info

www.sciencephoto.com/media/367328/enlarge

www.starfish.ch/c-invertebrates/mantisshrimps.html

www.ucmp.berkeley.edu/cnidaria/cubozoamm.html

www.wikipedia.org

6. SAŽETAK

Ovaj seminar bavi se osnovama građe očiju beskralješnjaka te njihovim evolucijskim razvojem. Različiti tipovi oka u životinjskom svijetu razvili su se više puta tijekom evolucije, a njihova sličnost među različitim koljenima dobar je primjer konvergentne evolucije. U jednostaničnih organizama nalazimo fotoreceptore u obliku očnih pjega, ekvivalentnih pigmentnim pjegama primitivnih višestaničnih organizama. Pigmentne pjege se tijekom evolucije produbljuju u čašice i razvijaju dodatne strukture sa svrhom usavršavanja vida, povećavajući preciznost, oštrinu i lom svjetlosti. Istovremeno se događa i razvoj dijela živčanog sustava zaduženog za obrađivanje podataka koje šalje oko. U člankonožaca se razvijaju i usavršavaju složene oči sastavljene od mnogo omatidija, dok se u glavonožaca, kralješnjaka te u nekih žarnjaka razvijaju jednostavne oči kompleksne građe. Možemo zaključiti da složenost građe očiju odražava okolinu i način života pojedinog organizma.

7. SUMMARY

This paper deals with the basic builds of invertebrate eyes and their evolutionary development. Different types of animal eyes developed multiple times over evolution's course, their similarity among various phyla serving as a good example of convergent evolution. In single-cell organisms, photoreceptors most commonly take the form of eye spots, corresponding to pigment spots in primitive multicellular organisms. Over the course of evolution, pigment spots deepen into pigment cups, acquiring additional elements with the purpose of enhancing vision by increasing precision, acuity and refraction of light. The nervous system grows simultaneously in order to process information from the eye. Arthropods evolve multi-faceted compound eyes, while cephalopods, vertebrates and some cnidarians evolve simple eyes of complex build. We can conclude that the complexity of eyes reflects the environment and mode of existence of various organisms.