

GÖZÜN EVRİMİ

Mahmut Oğuz ULUSOY*, Sinan EMRE**

Özet: Görme, sahip olduğumuz duyulardan belki de en hayati olanıdır. Canlıların birbirleri ve çevreleri ile ilişkilerinde önemli bir rol oynamaktadır. Bu yüzden göz, günümüze kadar birçok canlı grubunda birbirine paralel veya konvergent şekilde evrimleşmiştir. Fosilleşme süreci sıkıntılı olmasından dolayı, ortak atalara sahip olunan günümüzdeki mevcut canlılardan elde edilen veriler evrim süreci hakkında bilgi vermektedir. Makalemizde ilkel göz yapılarından günümüze kadar gelen evrim sürecini hem hücresel hem yapısal düzeyde ele almaya çalıştık.

Anahtar sözcükler: gözün evrimi, fotoreseptör, opsin, omurgalılar, PAX-6

Evolution of The Eye

Abstract: Sense of sight is maybe the most vital of the senses. It plays an important role for the organisms between each other and environment relationship. For this reason eye, has been evolved in many group of lives by paralel or convergence way. Because of troublesome of the fossilisation process, the data achieved from the organisms which have common ancestor with us, gives information about evaluation process. We aimed in our article to evaluate evolution prosses come from ancient eye structures in cellular and structural plane.

Key words: eye evolution, photoreceptors, opsin, vertebrates, PAX-6

Gözün, kompleks yapısından dolayı bazı kesimler tarafından indirgenemez komplekslik isimli bir hipoteze dayanarak, evrimle gelişemeyeceği, basitten gelişmişe doğru ilerleyip oluşamayacağı öne sürülmüştür. Neyse ki, omurgalı gözlerinin ilkel versiyonlarına ait iyi örnekler ve fosil kayıtları mevcuttur. Her ne kadar göz yumuşak bir doku olduğundan dolayı fosilleşmemektese de, değerlendirmeler gözü içinde tutan orbitanın incelemesiyle yapılır. Bu fosil incelemelerinde bir dezavantaj oluşturmaktadır. Bunun tek istisnası böceklerde bulunan bileşik göz yapısıdır ki lenslerinin sert yapıları buna imkan vermektedir (Fortey, 2000).

Omurgalılar 580 milyon yıl önce ortak bir atadan bölünerek başlayan bir diziden en son 400 milyon yıl önce ayrılarak ortaya çıkmaya başlamışlardır (Lamb, 2007). Bu ayrılmalar ve evrim süreci belki de en kompleks organlardan biri olan gözün gelişiminde de etkili olmuştur. Görmek dışarıdan gelen uyarıyı ayırt edebilmemizi sağlayan duyularımızdan belki de en avantajlısıdır. Özellikle de ilkel şartlarda canlıların daha fazla tehlike altında olduğunu düşünürsek, hem bu tehlikelerden kaçmak hem hayatını devam ettirmek için bu duyuya ihtiyaçları olduğu aşikardır. Örneğin çift kabuklu yumuşakçalar sahip olduğu gözleri adeta bir hırsız alarmı olarak kullanmaktadır (Serb, 2008). Gözün evrim sürecinin,

türlerin birbirleri arasındaki karşılıklı ilişkilerinden etkilenmesini, bir silahlanma yarışı olarak adlandırabiliriz (Dawkins, 1979).

Temel olarak gözün görevi etraftan gelen ışıkları elektrokimyasal sinyallere dönüştürerek beyne bilgi sağlamaktır. Yani basite indirgenirse göz ışığa duyarlı bir alıcıdır. Bir yazarın yorumuna göre gözler çevredeki doğal ışık yayılımıyla ilgili bilgi toplamaktadır (Land, 2002). Bu mantıktan yola çıkacak olursak, göze örnek olarak en basit yapı; bir organ olmasa da, siyanobakterilerin klorofil pigmenti gösterilebilir. Günümüzden 3.5 milyar yıl önce evrimleşmiş yeşil bitkilerin atası olan bu canlılar, bu pigmentle görme yetisine sahip değillerdi fakat ışığı algılayarak fotosentez yapmaktaydılar.

Hayvansı canlılara bakıldığında halkalı ve yassı solucanlar, denizyıldızı, toprak solucanları, deniz kestaneleri, protistalar ve yeşil alglerde göz noktası denilen bir organel bulunmaktadır. Saydam epitel tabakası ve altta renkli hücrelerden oluşan bu yapıda ışığı daha çok sirkadiyen döngü ve ışığa yönelme amaçlı kullanmayı sağlamaktadır ve gerçek bir görme söz konusu değildir. Bu nokta biraz daha gelişerek öglenalarda stigma adını almıştır ve ışığın yönünü kısmen de olsa tespit edebilmektedir (Schoenemann, 2009).

*Uzm. Dr., Başkent Üniversitesi Konya Araştırma ve Uygulama Hastanesi, Göz Hastalıkları AD.

**Prof. Dr., Başkent Üniversitesi Zübeyde Hanım Araştırma ve Uygulama Hastanesi Göz Hastalıkları AD.

Bunları takiben 900-700 milyon yıl önce oksijen seviyesinin artmasıyla birlikte canlılar çok hücreliliğe evrilmeye başlamışlardır. Kambriyen dönem olarak bilinen yaklaşık 540 milyon yıl öncesinde patlama denilecek bir evrimsel çeşitlenme süreci başlamıştır ve görsel sistemler bu dönemde hızlı gelişim göstermişlerdir (**Schoenemann, 2009**). Bu karmaşık yapıların ortaya çıkmasıyla av ve avcı ilişkisi de yeni bir boyut kazanmıştır. Bunun getirdiği görsel yeti gerekliliğindeki artış göz evrimine de hız kazandırmıştır. Hem hücresel hem yapısal anlamda değişiklikler görülmüştür. Fotoreseptörler evrimleşerek opsineri oluşturmuşlardır ve yine bazı canlılarda renkleri ayırt etme yetisi veren kromofor adında bir molekül ortaya çıkmıştır.

Bu dönemde ortaya çıkan ilkel gözlere örnek olarak Hagfish'de (balık asalağı) bulunan göz, fotoreseptör ve bipolar ya da amakrin hücre bulunduran bir retinaya sahiplerdi. Fakat bu göz görme işlevinden çok canlıya bir sirkadiyen organ olarak hizmet etmekteydi. Bu yüzden memelilerdeki pineal organa benzemektedir (**Ekström, 2003**). Her ne kadar bu canlıdaki göz yapısı omurgalı göz yapısına fiziksel olarak benzeyen en ilkel yapı olsa da moleküler düzeyde daha ilkel canlılarda bazı benzerlikler bulunmaktadır. *Ciona intestinalis* bir deniz üzümlü (sea squirts) türü olup, ocellus adında bir göze sahiptir. Bu organ ışığa cevap olarak hiperpolarize olmasıyla, ci-opsin 1 kullanması ve RPE65, CRALBP ile retinal G-protein coupled receptor (RGR) opsin kullanmasıyla omurgalı gözüne benzerlik göstermektedir (**Lamb, 2007**). Ci-opsin 1 bugün omurgalılarda bulunan opsin türlerinin atası konumundadır.

Çok hücreli canlılarda ışığı algılayan hücreler (fotoreseptörler) temel olarak iki tiptir. İlk ağzılılarda (protostome) apikal mikrovillus kullanan rabdomerik tip görülürken, ikincil ağzılılarda (deuterostome) ise modifiye silyum kullanan silier tip görülmektedir. Bu tiplerin temel farklılıkları ışığa karşı verdikleri cevaplardan ileri gelmektedir. Rabdomerik tipte depolarizasyon oluşurken, silier tipte hiperpolarizasyon görülmektedir (**Arendt, 2003-2004**). Opsinlerin ve göz gelişimindeki transkripsiyon faktörlerinin filogenetik ilişkileri araştırılırken ilkin ve ikincil ağzılıların ortak atalarının her iki fotoreseptör tipine sahip oldukları sonucuna varılmıştır. Bunun yanında transkripsiyon faktörlerindeki homoloji ve melanopsin ihtiva etmesi nedeniyle omurgalılardaki retinal ganglion hücrelerinin membran yapısını kaybetmiş birer rabdomerik fotoreseptör olduğu iddia edilmiştir (**Arendt, 2002**). Silier fotoreseptörler de evrimleri sürecinde türler arasında farklılık

göstermektedir. Örneğin deniz üzümlü (ascidian, sea squirts) fotoreseptörünün boyun kısmı pigment içeren hücreler tarafından sarılmıştır ve mikrovilluslar dış segment membranı ile temas halinde. Pigmentli hücreler, katmanlı yapıların aksine, fotoreseptörler ile aynı seviyede bulunmaktadır. Bu da verted tipte bir göz yapısı demektir ki omurgalılarda inverted göz yapısı mevcuttur. Verted göz yapısında fotoreseptörlerin distal uçları direkt ışıkla ilişkilidir ve proksimal kısımda retinanın arkasından optik sinirle bağlantılıdır. Inverted tipte ise ganglion hücreleri fotoreseptörlerin önünde yer alır ve bu retinada kör nokta oluşmasına neden olur. Yani verted retinalarda kör nokta bulunmaz. Bu tip retinaya en iyi örneklerden biri kafadan bacaklılardır (**Serb, 2008**). Yine Hagfish gözü daha önce belirtildiği gibi ve benzer olarak omurgalı pineal organı, ara hücrelerden yoksun bir şekilde direkt beyinle bağlantılıdır. Fakat tüm omurgalı retinalarında bu bağlantı internöronlar (horizontal ve bipolar hücreler) aracılığıyla olmaktadır. Bilindiği üzere Taşemenler'in (lamprey) kuzey yarımküredeki formlarında kon ve rod benzeri olmak üzere iki adet retinal fotoreseptör gözlenirken, güney yarımküredeki formlarında ise 5 sınıf opsinle birlikte, kon benzeri beş fotoreseptör sınıfı bulunmaktadır (**Collin, 2004**). Memeli olmayan omurgalılarda 5 kon ile bir rod fotoreseptörü bulunurken, memeliler bunlardan SWS-2 ve Rh-2 isimli fotoreseptörleri kaybetmişlerdir (**Lamb, 2007**). Bunun yanında bir çalışmaya göre LWS, SWS1, SWS2 ve Rh2, yaklaşık 500 milyon yıl önce Taşemen ve Gnathostomes (yuvarlak ağızlılar) olarak ayrılmadan evrilmişlerdir (**Collin, 2003**).

Her ne kadar fototransdüksiyon kaskadında rol alan birçok proteinin paralel evrimi hakkında bilgiler artsa da, en fazla gelişim opsin fotopigmentlerinde görülmektedir. Daha ilkin ağzılılar ve ikincil ağzılılar olarak ayrılma gerçekleşmeden önce, ilkel opsin, rabdomerik, fotoizomeraz ve silier olmak üzere üç gruba ayrılmıştır. Omurgalılarda ilk iki gruptan retinal ganglion hücrelerinde üretilen melanopsin ve RPE'de üretilen RGR ve peropsin türemiştir. Silier grupta ise pineal kompleks, retina ve bazı beyin bölgelerinde üretilen birçok opsin türemiştir. Bu opsin ayrışmalarını açıklayan Shichida ve ark., ayrıca kon pigmentinin 4 sınıfının rodopsinin evriminden daha önceleri var olduğu sonucuna da varmışlardır (**Okano, 1992**).

Bipolar hücreler yapısal olarak, gelişen fotoreseptörlerin iç ve dış segment olarak ayrılmadan önceki bipolar şekline benzemektedir. Bu hücrelerin, fotoreseptörlerin dış segmentine benzeyen 9+0

microtübül yapıyla karakterize, sabit bir sili içeren ama disk membranları bulunmayan bir uzantısı vardır. Yine fotoreseptörlerinkine benzeyen G-protein aracılı bir kaskada sahiptir. Sonuç olarak kon ve rod fotoreseptöründe bulunan recoverin ve potasyum kanalları gibi birçok protein yapısı ortaktır (**Lamb, 2007**). Bu benzerliklerin sebebi olarak, en eski omurgalı sinir hücrelerinde olan protoneuronun ortak ataları olduğu ve bağımsız olarak geliştikleri düşünülmüştür (**Vigh, 2002**).

Moleküler genetik, ışığa duyarlı bölgenin çok eski bir ortak atada geliştiğini iddia etmektedir. Buna kanıt olarak da birbirinden farklı gruplarda bile göz gelişiminden PAX-6 isimli genin ve homologlarının kontrolü altında olmasını göstermektedirler. Bu homolog genler PAX 2,5 ve 8 olarak gösterilmekle birlikte göz gelişiminden esas sorumlu olan gen PAX-6'dır. Bu genin defektlerinde küçük göz, aniridi ve hatta gözün tamamıyla gelişmemesinin görülmesi ve fare PAX-6 geni kullanılarak meyve sineğinde ektopik göz oluşturulabilmesi bu genin tüm memeli ve böcekçillerin göz gelişimindeki baskınlığını ortaya koymaktadır (**Gehring, 2005**).

Yazarlar ışığa duyarlı noktasal yapılardan günümüzdeki göz yapılarına uzanan sürecin 364.000 nesil süresince kazanıldığını hesaplamışlardır. Bu ortalama yarım milyon yıl sürse de, jeolojik zamanda bir dakika gibidir. Bu evrim her basamakta %1'lik değişim ile 1829 basamakta gerçekleşmiştir (**Nilsson, 1994**).

Nilsson ve Pelger'in göz evrim teorisine göre, ışığın yönünü tam olarak algılamak ve görüntü keskinliğini artırmak amacıyla nokta göz yapıları çukurlaşmaya başlamışlardır (**Nilsson, 1994**). Bu çukurluğun ağız ne kadar geniş olursa o kadar fazla ışık yoğunluğu ama bir o kadar da bulanık görüntü mevcuttur. Planarianlar (Yassı solucanlar) bu ilkel çukur göz yapısına örnektir. Görüntüyü daha da keskinleştirmek amacıyla çukurun genişliği daralmaya başlamış ve iğne deliği (pinhole) gözler ortaya çıkmıştır. Fakat bu gözlerde ışıklı ortamlarda daha keskin görme sağlanmasına rağmen göz içine ışığın daha az girmesiyle loş ortamlarda iyi fonksiyon görmemektedir. Lenssiz dar girişli kamaralı göze örnek nautilus (kafadan bacaklı yumuşakçalar grubundan sedefli deniz helezonu) verilebilir. Bu yapının dezavantajları lens yapısının gelişmesiyle kaybolmuştur (**Schoenemann, 2009**). Lensli göze evrilmeden önce, kütükayaklılar (Oncyphora), bazı halkalı solucanlar, yumuşakça ve kinitlilerde göz içinde jelatinöz ya da mukus benzeri yapılarla dolu

olarak bulunmaktadır (**Land, 2002**). Bu geçiş süreci çenelilerin (Gnathostomata) diğer kolu olan taşemenlerde (lamprey) yaşam boyu görülmektedir. Şöyle ki bu canlıların oldukça yavaş gelişen larva formunda (ammocoete) hagfish benzeri bir göz yapısı bulunmakla birlikte erişkin formuna geçtiğinde omurgalılara benzer bir göz yapısına sahip olmaktadır (**Dickson, 1982**). Taşemen gözünde lens, iris, 5 adet ekstraoküler kas ve fotoreseptör, bipolar, horizontal, amacrine ve ganglion hücrelerinden oluşan retina tabakasına sahiplerdi. Taşemen gözü omurgalı gözüne oldukça benzer yapılar içerdiğinden dolayı, ilk omurgalı göz ortaya çıkışının 500 milyon yıl önce taşemen ve çeneliler olarak ayrıldığı zaman meydana geldiği düşünülmektedir. Gözün bu gelişim teorisinde bazı tutarsızlıklar göze çarpmaktadır. Bu sıkıntılardan biri, göz noktasına sahip canlılar sınıfından hiçbir alt grupta çukur göze geçiş görülmemesi (yine diğer gelişim evrelerinde de bu durum görülüyor), bir diğeri göz bu kadar gelişim gösterirken gözden gelen ışığı vizyona dönüştüren beynin paralel bir gelişim gösterememesidir.

Karl Erns von Baer 19. yüzyılın başlarında yetişkin formları birbirinden çok farklı olan canlıların embriyolarının benzer olduğunu gözlemlemiş ve bu embriyonel sürecin evrimsel sürecin bir yansıması olabileceğini öngörmüştür (**Lamb, 2007**). Embriyogenez sürecinde gözler, diensefalondan çıkıntı şeklinde ortaya çıkmaya başlarlar. Optik oluk denilen çöküntüler rostral nöral plağın her iki yanından gelişir ve daha sonra bu oluklar balonlaşarak optik vezikülleri oluşturur. Genişleyen optik veziküller yüzey ektodermiyle temas yapar ve oluşan lens plağı her iki yapıda değişiklik yaratır. Sonrasında veziküller, optik cup oluştururken, ektoderm lens çukuruna sonra da lensin kendine dönüşmek üzere farklılaşır. Optik çukurluğun içe yönelmesiyle RPE hücrelerin fotoreseptörlerle ilişkisi de ortaya çıkmış oluyor. Bunun yanında belirtilmesi gereken bir konu da gözlerle homolog olan, beynin diğer fotoreseptif bölgeleri pineal ve parapineal bezlerde diensefalondan çıkıntı yaparak oluşmaktadır (**Mano, 2007**).

Mevcut omurgalı göz yapıları her ne kadar zaman içerisinde gelişip bir çok dezavantajın üstesinden gelmiş olsa da mükemmel ve kusursuz değildir. Daha önce de bahsettiğimiz inverted göz yapısından dolayı kör nokta oluşumu bunun en bariz kanıtlarından biridir. Inverted retinanın bedellerinden biri de dışarıdan gelen ışığın, ışığa ilk tepki veren hücreler olan kon ve rod hücrelerine ulaşmadan önce retinanın yüzeyindeki kan damarları ve diğer sinir hücrelerinden geçmesi gereklidir. Bu

geçişin görme kalitesi üzerine olumsuz etkisi olaçağı açıktır. Bunun yanında bu şekildeki düzen, kan damarlarındaki küçük bir tıkanma veya tıkanıklık ile görme keskinliği üzerinde ciddi şekilde bozukluklara sebep olabilmektedir. Bir mürekkep balığının benzer işlevli gözü ise, retinanın arkasından gelen sinir ve kan damarlarıyla birlikte daha makul şekilde düzenlenmiş bir retinaya sahiptir. Bunun yanında göz uzunluğundan dolayı ortaya çıkan miyopi ve hipermetropi, belli yaştan sonra lens proteinlerin yapısal bozulmasıyla ortaya çıkan yakını görme (presbiyopi) de bunlara örnek olarak verilebilir. Bunun sebebi tam olarak açıklanamasa da, evrim sürecindeki bazı değişikliklerin düzelmesinin zor olması ve mevcut şekliyle kabul edildiği düşünülmektedir. Sonuç olarak göz diğer organlar gibi çevresel koşullar ve canlının yaşam biçimini destekleyecek şekilde evrimleşmektedir. Bu yüzden ilkel göz yapıları günümüzdekilerle karşılaştırıldığında yetersiz görürse de, yapıları bulunduğu zaman kesitine göre değerlendirmek daha doğru olacaktır. Charles Darwin'in Türlerin Kökeni kitabında belirttiği gibi 'Son derece saçma görünmekle birlikte, göz doğal seçim sayesinde oluşmuştur. Zamanında güneşin durup dünyanın etrafında döndüğü söylendiğinde, tüm insanlığın ortak görüşü bu hipotezin yanlış olduğu yönündeydi.' (Darwin, 1859).

Kaynaklar

Arendt, D., Tessmar, K., de Campos-Baptista, MIM., Dorresteijn, A., Wittbrodt, J. (2002) Development of pigment-cup eyes in the polychaete *Platynereis dumerilii* and evolutionary conservation of larval eyes in Bilateria. *Development*. 129:1143-54.

Arendt, D. (2003) Evolution of eyes and photoreceptor cell types. *Int J Dev Biol*. 47:563-71.

Arendt, D., Tessmar-Raible, K., Snyman, H., Dorresteijn, A.W., Wittbrodt, J. (2004) Ciliary photoreceptors with an omurgate-type opsin in an inomurgate brain. *Science*, 306:869-71.

Collin SP, ve ark. (2003) Ancient colour vision: multiple opsin genes in the ancestral omurgates. *Curr Biol*, 13:R864-R865.

Collin, SP., Trezise, A.E. (2004) The origins of colour vision in omurgates. *Clin Exp Optom*, 87:217-23.

Darwin, C. (1859) *The origin of species by means of natural selection (6th edition)*. New York: The Modern Library, Random House.

Dawkins, R., Krebs, J.R. (1979) Arms races between and within species. *Proc R Soc Lond B Biol Sci*, 205:489-511.

Dickson, D.H., Graves, D.A., Moyles, M.R. (1982) Corneal splitting in the developing lamprey *Petromyzon marinus* L. *eye Am J Anat*, 165:83-98.

Ekström, P., Meissl, H. (2003) Evolution of photosensory pineal organs in new light: the fate of neuroendocrine photoreceptors. *Philos Trans R Soc Lond B Biol*, 358:1679-1700.

Fortey, R. (2000) *Trilobite! Eyewitness to evolution*. London: HarperCollins: 284.

Gehring, W.J. (2005) New perspectives on eye development and the evolution of eyes and photoreceptors. *J Hered*, 96:171-84.

Lamb, T.D., Collin, S.P., Pugh, EN Jr. (2007) Evolution of the omurgate eye: opsins, photoreceptors, retina and eye cup. *Nat Rev Neurosci*. Dec, 8(12):960-76.

Land, M.F., Nilsson, D.E. (2002) *Animals Eyes*, 221 pp. Oxford University Press, Oxford, UK.

Mano, H., Fukada, Y. (2007) A median third eye: pineal gland retraces evolution of omurgate photoreceptive organs. *Photocchem Photobiol*, 83:11-18.

Nilsson, D.E., Pelger, S. (1994) A pessimistic estimate of the time required for man eye to develop. *Proc R Soc Lond*, 256:53-8.

Okano, T., Kojima, D., Fukada, Y., Shichida, Y., Yoshizawa, T. (1992) Primary structures of chicken cone visual pigments: vertebrate rhodopsins have evolved out of cone visual pigments. *Proc Natl Acad Sci USA*, 89:5932-36.

Schoenemann, B., Liu, J-N., Shu, D-G., Han, J. Zhang, Z-F. (2009) A Miniscule optimized visual system in the Lower Cambrian. *Lethaia*, 42: 265-273.

Serb, J.M., Eernisse, D.J. (2008) Charting Evolution's Trajectory: Using Molluscan Eye Diversity to Understand Parallel and Convergent Evolution. *Evo Edu Outreach*, 1:439-47.

Vigh B, ve ark. (2002) Nonvisual photoreceptors of the deep brain, pineal organs and retina. *Histol Histopathol*, 17:555-590.