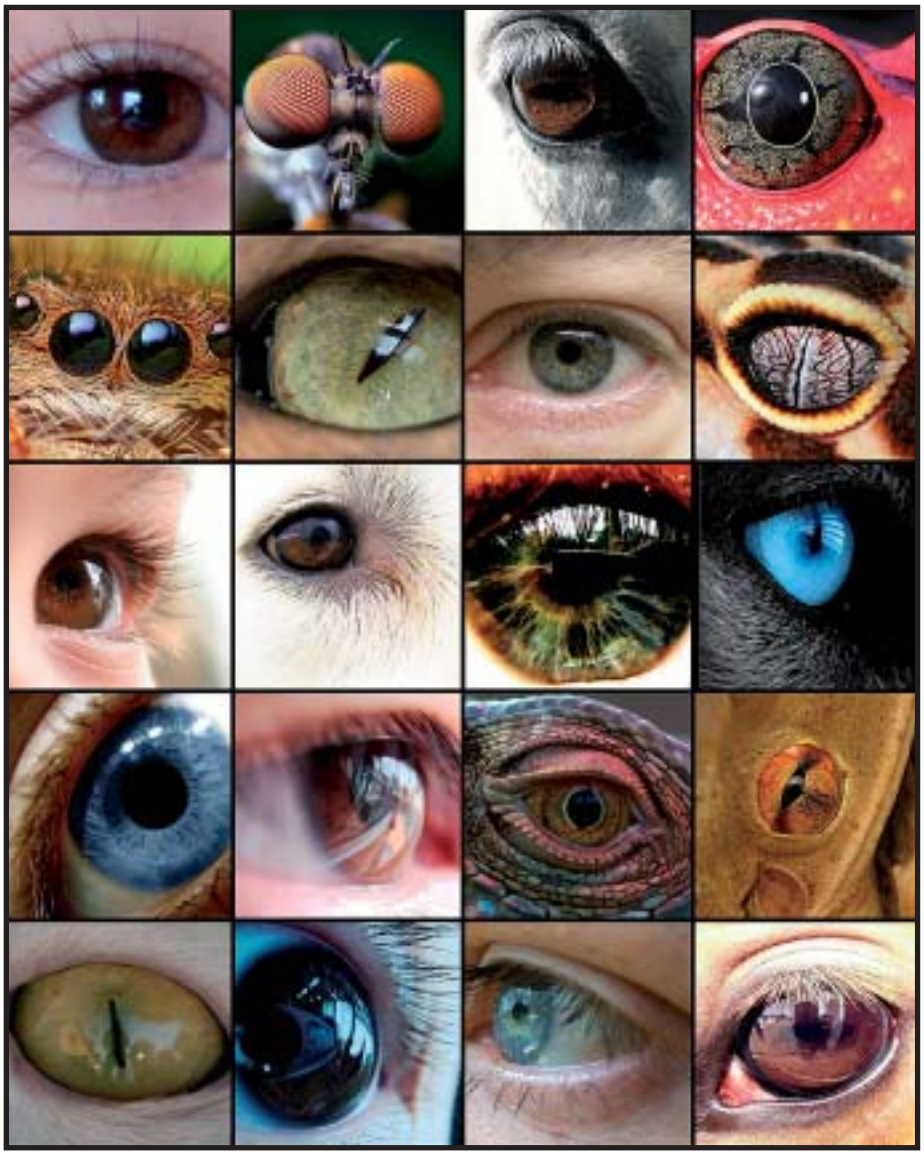
Begiari begira

Maialen Sistiaga Poveda
Biologoa
Genetika, Antropologia Fisikoa eta Animalia Fisiologiako saila
Zientzia eta Teknologia Fakultatea, EHU

Begiaren eboluzioa ikerketa ugariren oinarri izan da, taxoi ezberdinetan dagoen organo homologoaren eredu adierazgarria baita. Begiaren zenbait osagaik, esaterako, ikusmen-pigmentuek, aitzindari komuna dutela ematen duen arren, irudi konplexuak sortzeko gai diren begiak 50-100 aldiz sortu dira eboluzioan, behin eta berriz proteina eta gene berdinez baliatuz.

Charles Darwinek berak *Espezieen jatorria* (1882) liburuan aitortzen zuen zailtasun handiak zituela begiaren eboluzioa azaltzeko, eta kapitulu oso bat eskaini zion begiari *Teoriaren zailtasunak* izenburupean, zera esanez: "begia moduko organo konplexu bat hautespenez sortu izanak, benetan diot, izugarrizko erokeria dirudi". Baina gero honela jarraitzen zuen: "Horregatik, baldin begi sinple eta inperfektu batetik gaur egungo begi perfektu eta konplexua sortzeko adina aldaketa gertatu bazen, benetan gertatu izan diren bezala, eta aldaketa horien eramaileak ziren animaliei erabilgarriak suertatu bazitzaizkien bizitzaren ingurune aldakorraren aurrean, orduan gure begi konplexu perfektuak hautespen naturalez sortu izanak, gure irudimena gainditzen badu ere, ez dirudi horren ideia iraultzailea".



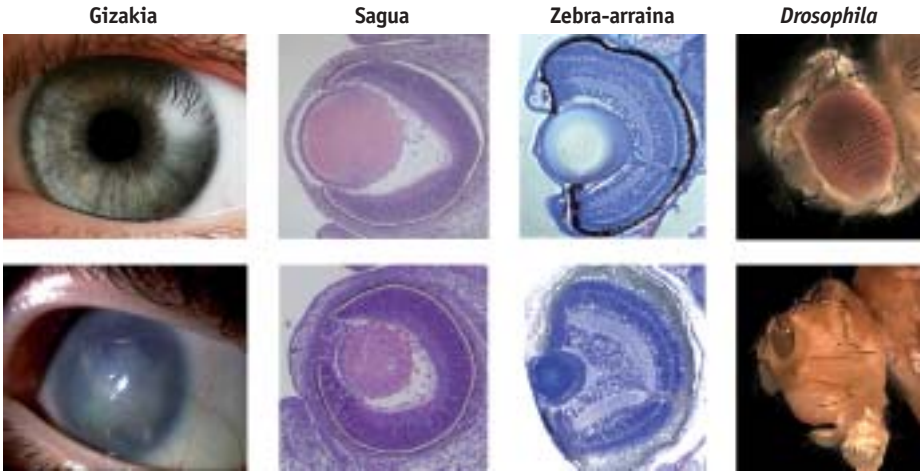
ARG.: ROYNEJAY/ ESKUBIDE BATZUK ERRESERBATUTA

ZELULA FOTORREZEPTOREEN JATORRIA METAZOOETAN

Zelula fotorrezeptoreak fototransdukzioa gauzatzeko gai diren erretinako nerbio-zelulak dira. Fotorrezeptoreak garrantzi biologiko handikoak dira, fotoiak xurgatuz, eta bidezidor biokimiko konplexu ugari eginda, jasotako seinale hori irudi bilaka daitekeelako burmuinean.

Bi hipotesi daude metazooetako zelula fotorrezeptoreen jatorria azaltzeko: lehenengoa desberdintzapenean oinarritzen da, eta bigarrena, sinbiosian. Lehen hipotesiaren arabera, metazooak flagelatu-kolonia batetik abiatuta sortu ziren, eta zelula guztiek hasieratik organulu fotorrezeptore bat zuten. Organulu fotorrezeptore horrek begiorbain modura jarduten zuen, eta seinaleak flageloan zehar transmititzen zituen fototaxiaren aurreko erantzun gisa.

Sinbiosiaren hipotesiaren arabera, berriz, *Volvox* edo *Chlamydomonas* moduko flagelatuetan dute jatorria; haietan, organulu fotosentikorra kloroplastoetan dago, eta horrek iradokitzen du argiaren pertzepzioa zianobakterioetatik aurrerako eboluzioan dagoela, eta gero kloroplasto modura integratu zela zelula eukariotoetan ere. Greuet-ek azaldu



Pax6 genearen mutazioen eragina. Goian mutaziorik gabe, eta, behean, mutatuta. ARG.: WASHINGTON *ET AL.*, 2009. DOI: 10.1371/JOURNAL. PBIO.1000247.G001.

zuen 1965ean hipotesi horren aldeko beste froga bat, *Erythropsis* eta *Warnovia* moduko dinoflagelatuen organulu fotorrezeptoreak deskribatzean, zeinak giza begia bezain garaturik baina zelula bakarraren barnean agregaturik baitaude; kornearen antzeko gainazal bat dute, lenteen antzeko egitura bat, erretinaren antzeko beste bat eta pigmentu-organuluak. Dinoflagelatuak koralen, itsas anemonen eta beste knidario batzuen sinbionte arruntak direla-eta, agian argiari erantzuteko beharrezko geneak transferitu zizkieten knidarioei; horrek esplikatuko luke knidarioei begia bat-batean agertu izana.

Sinbionteen hipotesiaren arabera, argiarekiko sentikortasuna zianobakterioetan sortu zen lehendabizi. Zianobakterio horiek alga gorrien zelula eukariotikoek barneratu zituzten, kloroplasto primario modura. Gero, alga gorriak dinoflagelatuekin sinbiosian egotera pasatu ziren, bigarren mailako kloroplasto gisa. Zenbait dinoflagelatu-espezietan, *Erythropsis* eta *Warnovia* kasurako, ez dira aurkitu bigarren mailako kloroplastoak, eta uste da horiek eboluzionatu egin zutela eta organulu fotorrezeptore eraginkor bihurtu, Greuet-ek iradoki bezala. Azkenik, eta dinoflagelatuak knidarioen sinbionte arruntak izanik, fotorrezeptoreen geneak helarazi zizkieten haiei. Azken hori da ereduaren urrats zalantzazkoena, nahiz eta dinoflagelatuen hainbat gene aurkitu den knidarioen genoman txertaturik.

BEGIAREN GARAPENAREN ANALISIA

Animalietan, erraz detekta daitezke begiaren garapenean eragina duten mutazioak, eta *Drosophila* eulian gertatzen den *eyeless (ey)* mutazioa 1915ean aurkitu zuen lehen aldiz Hoge ikertzaileak. Saguetan antzeko mutazio bat aurkitu zen, eta *small eye* izendatu, animalia heterozigotoek begiak oso murriztuta zituztelako; uteroan hiltzen ziren homozigotoen fetuek, aldiz, begiak falta zituzten, baina baita sudurra eta burmuineko zenbait zati ere (Hill *et al.*, 1991).

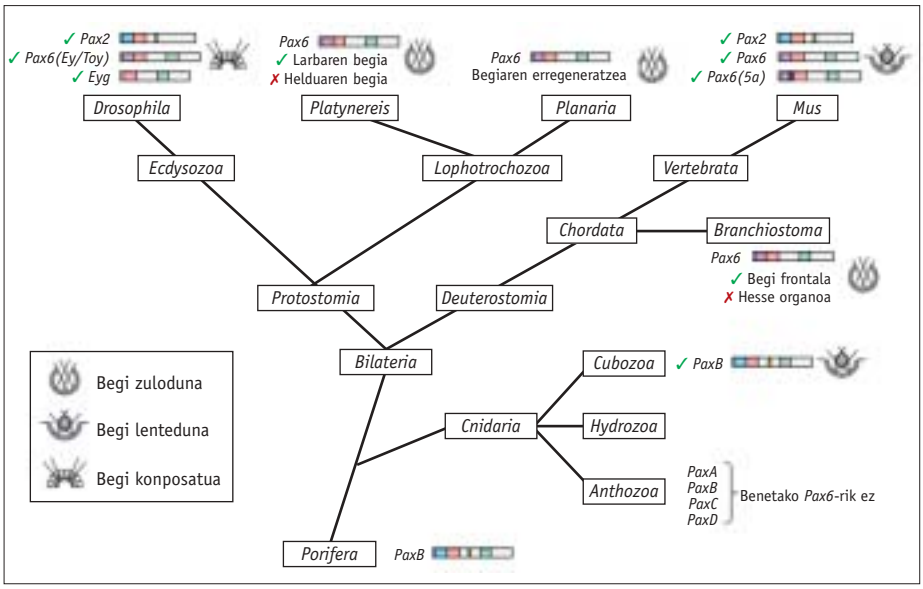
Gizakian, oso antzeko fenotipoa sortzen du aniridia izeneko sindrome hereditarioak. *Small eye* eta *aniridia* geneak Walther-ek eta Gruss-ek (1991), eta Ton eta haren taldeak (1991) klonatu zituzten, hurrenez hurren, eta ikusi zuten biek izugarri kontserbatuta zegoen *Pax6* geneari erantzuten ziotela. Quiring eta haren taldeak (1994) klonatu zuten *Drosophilaren Pax6* homologoa, eta harrituta ikusi zuten Hoge-ren *eyeless (ey)* genearen berdina zela. *Small eye, aniridia* eta *eyeless* gene homologoen mutazioak izateak iradokitzen zuen *Pax6* genea zela begiaren garapenaren kontrol-gene nagusia ornodun zein ornogabeetan.

Hipotesi hori frogatzeko, WJ Gehring ikertzaileak *Pax6* genearen gainespresioaren mutazioa lortu zuen 1994an, *Pax6* genea espresatuko zuten begi-egitura ektopikoak sortuz. Haren kolaboratzaileetako bik, George Halder-ek eta Patrick Callaerts-ek, legamien gal14 transkripzio-faktorea erabili zuten *eyeless* cDNA begi-diskotik kanpoko egituretara bideratzeko.

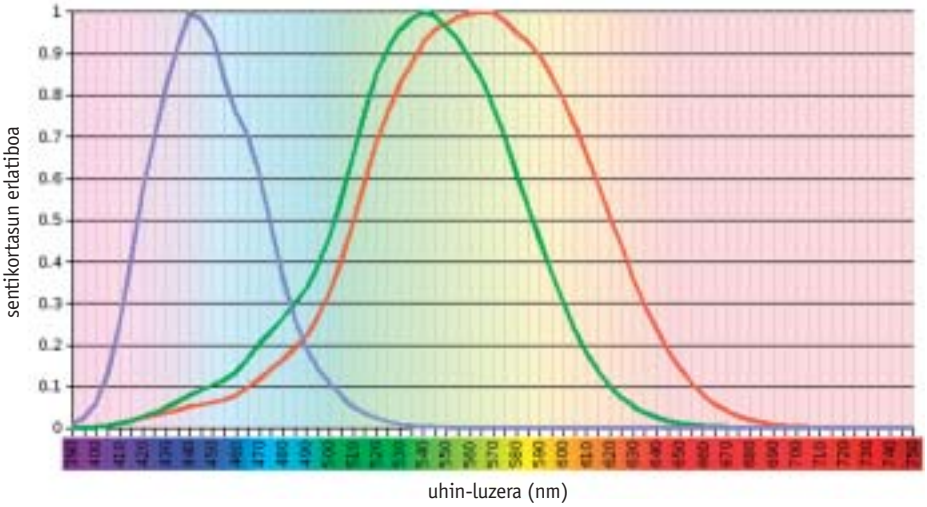
Bi kolaboratzaileok lortu zuten begi-egitura ektopikoak antena, hanka eta hegoetan sortzea. Geroago, erretinogramen bidez frogatu zen antenetan agertzen ziren begietako batzuk guztiz funtzionalak zirela (Halder *et al.*, 1995). Era berean, saguaren *Pax6* genea *Drosophilan* txertatu eta han begi ektopikoak sortzeko gai zela ere behatu zuten (Gehring *et al.*, 1994).

Esperimentu horiek frogatu zuten *Pax6* kontrol-gene nagusia zela, eta gene "pizgarri" horrek begiaren morfogenesiari hasiera eman ziezaiokeela bai ugaztunetan bai intsektuetan.

Pax6-ren gene homologoak aztertutako animalia bilateral guztietan aurkitu izan



Begien garapenaren ardurarekin erlazionatutako zenbait Pax proteina animalia-talde desberdinetan. Nabarmentzekoa da *Pax6* genearen banaketa zabala animalia bilateraletan, begien jatorri monofiletikoaren adierazle. IRUDIA: KOZMIK, 2005etik MOLDATUA.



Primateen S, M eta L ikusmen-pigmentuen xurgapen-espektroa (Surridge *et al.*, 2003).

dira, planarietatik gizakietara, *C. elegans* barne. Hainbat animaliarekin frogak egin dira, eta ikusi da guztien *Pax6* genea begi ektopikoak induzitzeko gai dela *Drosophilan*. Lege horretako salbuespen bakarra *Dugesia tigrina* planaria da, antzaz izugarri aldendu dena. Knidarioei dagokienez, soilik zenbait hidrozook dituzte begiak, eta ez da ezagutzen ea gainerako marmokek beren begiak galdu dituzten eboluzioan zehar edo ez dituzten inoiz izan.

KOLORETAKO IKUSMENA

Zenbait ikerketaren arabera, koloretako ikusmen-sistema antzinako kontua da, hasieratik baitzeuden <500 nm-ra argia xurgatzeko moldaturiko ikusmen-pigmentu bat (S deiturikoa) eta >500 nm-ra moldatutako beste bat (L) (Mollon, 1989). Errodopsinak, horiek bezain zaharra izango litzatekeen pigmentuak, xurgapen-ahalmen maximoa 500 nm inguruan du, eta ez du inolako eraginik koloretan ikusteko ahalmenean. Oro har, kolorea ikusteko beharrezko diren pigmentuak kono fotorrezeptoreetan daude, eta argiaren eraginpean soilik dira funtzionalak. Bestalde, errodopsina makil fotorrezeptoreetan dago, eta iluntasunean dihardu.

Gaur egungo ornodunek aldakortasun handia erakusten dute beren ikusmen-ahalmenean, hasi kono-moten dentsitate eta banaketa espazialetik, konoen pigmentuetako absortzio maximoraino (Yokoyama, 1998). Mutur batean, ugaztun gehienek hiru pigmentu baino ez dituzte: bi kono-pigmentu aitzindariak eta errodopsina. Beste mutur ebolutiboan, oilaskoek sei pigmentu dituzte.

Ornodun zaharrenetan egindako ikerketen arabera (gaizkatetan, esate baterako), teleosteoen eta amniotoen aitzindari komunak lau fotopigmentu-mota zituen, gaur egungo hegazti eta narrastiek bezala (Bowmaker, 1998). Hala ere, uste da ugaztun goiztiarren izaera gautarra zela-eta eboluzioan zehar bi fotopigmentu galdu zirela, eta gaur egungo ugaztun euterio gehienek soilik S eta L fotopigmentuak mantentzen dituzte, hau da, dikromatikoak dira.

Gizakiek eta haien primate hurbilenekoenek konplexutasun ertaineko eredu bat erakusten dute. Gizakiek lau ikusmen-pigmentu dituzte: S familiako kide bakarra (urdina), L familiako bi fotopigmentu (berdea edo LM deitutakoa, eta gorria edo LL) eta errodopsina.

Ikusmen trikromatikoa garrantzi handikoa da primateentzat, eta basoetan jana bilatzeko abantailarekin lotu izan da. Lan berrienek trikromaziaren garrantzi ekologikoa frogatu dute, tximino bikromatikoen eta trikromatikoen basoan moldatzeko gaitasuna alderatuz. Primate guztietan, S fotopigmentua gene autosomiko batek kodetzen du; L fotopigmentua, aldiz, X kromosoman kodeturik dago. Mundu Zaharreko primate antropoideoetan eta tximino ulularietan, trikromazia L genearen duplikazioz sortu da, LM genea sortuz. Hala ere, Mundu Berriko primate gehienetan X kromosoman L familiako gene bakarra dago. Genea X-ri loturik dagoen heinean, eme heterozigotoak trikromatikoak dira, eta eme homozigotoak eta arrak, dikromatikoak (berde/gorrirako itsuak) (Jacobs, 1998).●

BIBLIOGRAFIA

Bowmaker, J.K.: "Evolution of colour vision in vertebrates", *in* Eye, 12 (1998), 541–547.

Darwin, C.: The origin of species by means of natural selection, 6. argit. Londres: John Murray, (1882), 143–146.

Gehring, W. J.: "New Perspectives on Eye Development and the Evolution of Eyes and Photoreceptors", *in* Journal of Heredity, 96 (2005), 171–184.

Greuet, C.: Anatomie ultrastructurale des Ptéridiniens Warnowiidae en rapport avec la differenciation des organites cellulaires. PhD diss., Université de Nice, 1969.

Halder, G.; Callaerts, P.; Gehring, W.J.: "Induction of ectopic eyes by targeted expression of the eyeless gene in Drosophila", *in Science,* 267 (1995), 1788–1792.

Hill, R.E.; Favor, J.; Hogan, B.L.; Ton, C.C.; Saunders, G.F.; Hanson, I.M.; Prosser, J.; Jordan, T.; Hastie, N.D.; van Heyningen, V.: "Mouse Small eye results from mutations in a paired-like homeobox-containing gene", *in* Nature, 354 (1991), 522–525.

Hoge, M.A.: "Another gene in the fourth chromosome of Drosophila", *in* Am Nat, 49 (1915), 47–49.

Jacobs, G.H.: "A perspective on colour vision in platyrrhine monkeys", *in* Vision Res., 38 (1998), 3307–3313.

Kozmik, Z.: "Pax genes in eye development and evolution", *in* Cur Opin in Genet & Develop, 15 (2005), 430–438.

Mollon, J.D.: "Tho? she kneeled in that place where they grew...? The uses and origins of primate colour vision", in J. Exp. Biol., 146 (1989), 21–38.

Paley, W.: The Natural Theology 2. argit.; J. Vincent: Oxford, 1828.

Quiring, R.; Walldorf, U.; Kloter, U.; Gehring, W.J.: "Homology of the *eyeless* gene of Drosophila to the Small eye gene in mice and Aniridia in humans", *in* Science, 265 (1994), 785–789.

Surridge, A.K.; Osorio, D.; Mundy, N.I.: "Evolution and selection of trichromatic vision in primates", *in* TRENDS in Ecology and Evolution, 18 (2003), 198-205.

Ton, C.C.; Hirvonen, H.; Miwa, H.; Weil, M.M.; Monaghan, P.; Jordan, T.; van Heyningen, V.; Hastie, N.D.; Meijers-Heijboesr, H.; Drechaler M.; *et al.*: "Positional cloning and characterization of a paired box- and homeoboxcontaining gene from the aniridia region", *in* Cell 67 (1991), 1059–1074.

Walther, C.; Gruss, P.: "Pax6, a murine paired box gene, is expressed in the developing CNS", *in* Development, 113 (1991), 1435–1449.

Yokoyama, S.; Radlwimmer, F.B.: "The "five-sites" rule and the evolution of red and green color vision in mammals" *in* Molecular Biology and Evolution, 15 (1998), 560-567.