



La llum, els ulls i l'evolució

Lluís Serra i Camó

Departament de Genètica, Universitat de Barcelona

LIGHT, EYES AND EVOLUTION. – The question of what constituted the waves that make up light was addressed by James Clerk Maxwell, who showed that they could be described as transversely oscillating electrical and magnetic fields that propagated at a finite speed. We now accept that light occupies a small wave-band (wavelengths between 0.4 and 0.8×10^{-6} m) in an electromagnetic spectrum. Eyes can provide instantaneous and detailed information about the environment, both close up and far away. It is not hard to appreciate the enormous competitive value of a good pair of eyes. Evolution has exploited nearly every optical principle known to physics, and produced eyes of many different designs, from camera-type eyes to compound eyes, and eyes that use mirrors similar to a Newtonian telescope.

There are also important differences between different types of photoreceptor cells. In vertebrate rods and cones the visual pigment is contained in heavily folded membranes of modified cilia, whereas in the visual photoreceptor cells of most invertebrates, the visual pigment is contained in rhabdoms, consisting of microvilli extending directly from the cell body. These different ways of extending the membrane area are associated with different transduction cascades. This enormous diversity of eye structures has led to the dogma that eyes have evolved in all animal phyla 40 to 60 times independently. The first animals, living on Earth some 600 million years ago, must have been blind creatures; during the process of evolution their descendants must have branched out into different evolutionary lines, some of them acquiring and developing their own kind of eyes. However, some observations, like the sharing of the process of photo-isomerization of the chromophore 11-cis retinal to the all-trans retinal, question the dogma of the independent origin of eyes. Furthermore, some classical studies of comparative anatomy, such as those on the morphology of molluscs' eyes, are a textbook example of stepwise evolution of a complex lens eye via natural selection. Recent experiments on the genetic control of eye development have opened up a completely new perspective on eye evolution. The demonstration that targeted expression of one and the same master control gene, Pax6, can induce the formation of ectopic eyes in both insects and vertebrates, calls for a reconsideration of the dogma of a polyphyletic origin of the various eye types in all animal phyla.

*"We shall not cease from exploration
And the end of all our exploring
Will be to arrive where we started
And know the place for the first time"*

T. S. Eliot, *Little Gidding*

El que constitueix les ones que formen la radiació electromagnètica va ser analitzat per James Clerk Maxwell (1831-1879), el qual va demostrar que es podien descriure com camps elèctrics i magnètics perpendiculars i oscil·lants, que es propagaven a una velocitat finita (fig. 1A). L'Univers és ple de radiació electromagnètica, la longitud d'ona de la qual (i, per tant, l'energia dels seus fotons) varia considerablement. Els ulls ens permeten extreure informació de la llum reflectida o emesa pels objectes del món que ens envolta. La porció de l'espectre electromagnètic que pot ser detectada per l'ull humà (espectre visible) corres-

pon a uns valors de longitud d'ona entre 390 i 700 nm, amb una certa sensibilitat fins a 800 nm (fig. 1B). Aquest interval inclou els colors de l'espectre descrits per Newton com violaci, indi, blau, verd, groc, taronja i vermell, en ordre creixent de longituds d'ona. Els humans només veiem un petit interval de tot l'espectre electromagnètic. Els nostres ulls han evolucionat per poder veure aquest interval tan limitat de l'espectre perquè la major part de la radiació solar és emesa en aquestes longituds d'ona.

En el cas d'altres espècies d'animals, però, l'espectre de visió s'estén cap a la franja de l'ultraviolat entre 400 i uns 320 nm. Alguns peixos i papallones tenen pigments visuals amb un màxim de sensibilitat a una longitud d'ona d'uns 60 nm per damunt del vermell, per tant poden veure-hi en una franja que per als humans correspondria ja a l'infraroig. Més enllà d'aquests valors, en l'escala nanomètrica de longituds d'ona, la radiació infraroja és emesa pels cossos calents. Alguns escur-

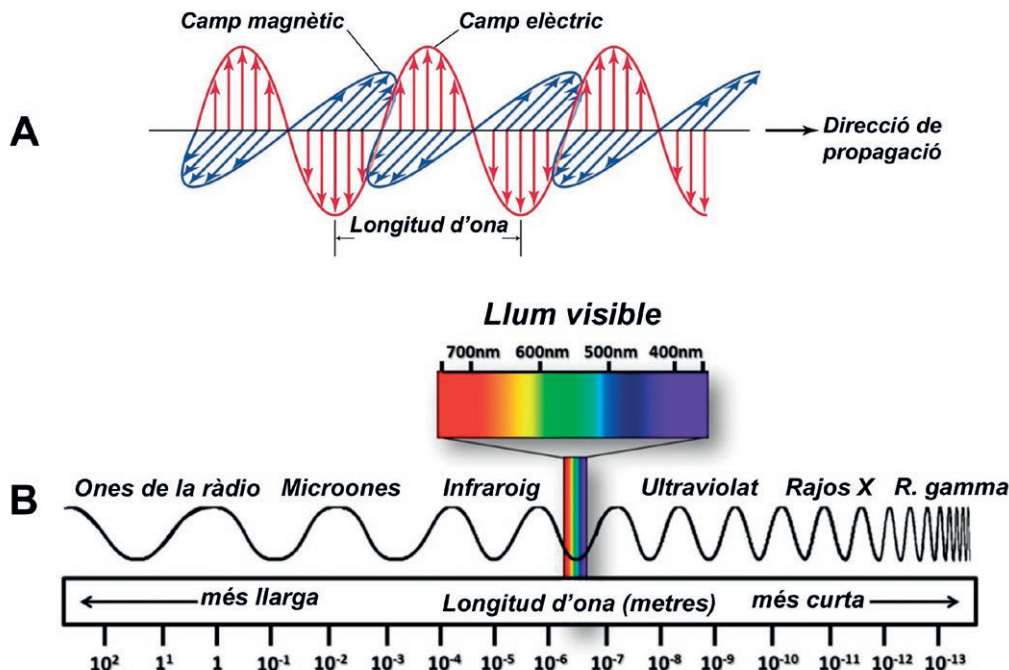


Figura 1. A, una ona electromagnètica es propaga en una direcció que s'orienta formant angles rectes amb els plans de vibració de camps elèctrics i magnètics, els quals són també perpendiculars entre si. L'ona transporta energia des d'una font de radiació fins a una destinació final no determinada; B, l'espectre electromagnètic representa el conjunt de totes les ones electromagnètiques. La regió de l'espectre que correspon a la llum visible (la llum que poden detectar els nostres ulls) està formada per radiacions amb longituds d'ona relativament curtes, entre 400 nanòmetres (nm), o 0,4 micres (μm), i 700 nanòmetres (0,7 μm). El 44% de les radiacions solars tenen longituds d'ona incloses dins de l'espectre visible.

çons verinosos (*Crotalus atrox*) poden detectar-la mitjançant els òrgans en fosseta i generar una imatge tèrmica de les preses. Quan es parla de polarització de la llum, o de llum polaritzada, es fa referència, per conveni, a la polarització del camp elèctric. La llum natural generalment no és polaritzada, és a dir, tots els plans de propagació són igualment probables. El camp elèctric d'un fotó està situat en un pla determinat i aquest fotó només excitarà la molècula de fotorpigment (retinal) si la direcció d'aquesta vibració i l'orientació del doble enllaç excitable de la molècula estan situats en el mateix pla. Molts animals poden processar la informació continguda en la llum polaritzada i utilitzar-la per a la navegació, trobar aliment, comunicar-se amb la parella o els competidors o camuflar-se. Podríem dir que han adquirit unes "ulleres de sol" evolutives.

Els ulls no han estat dissenyats com un enginyer dissenyaria una càmera o un telescopi, sinó que han evolucionat durant milions d'anys. Tanmateix, tant l'evolució com la tecnologia han d'obeir el mateix conjunt de lleis de la física. Per exemple, les lents que formen imatges han de ser construïdes utilitzant les lleis de la refracció, amb materials transparents que tinguin un índex de refracció elevat, i això és així tant si la lent ha evolucionat en l'ull d'un calamar o d'un peix, o ha estat dissenyada per l'empresa Leitz o Nikon. Les diferències estan en els materials emprats:

les lents biològiques es construeixen generalment amb proteïnes i no amb vidre, i els miralls biològics amb multicapes de guanina i no amb plata. És la química i no pas les lleis de la física la que diferencia la biologia de la tecnologia.

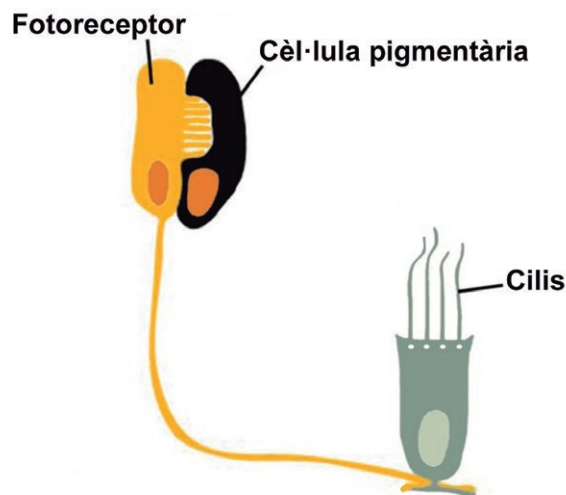


Figura 2. La forma més senzilla d'ull incorpora tres funcions: 1) detecció de la llum mitjançant una cèl·lula fotoreceptora, 2) formació d'ombres mitjançant un pigment que permet detectar la direcció d'on provenen els rajos de llum, i 3) connexió a estructures motores per estimular el moviment com a resposta a la llum.

receptor rabdomèric
(d'un ommatidi de *Drosophila*) receptor ciliar
(bastó de la retina d'un vertebrat)

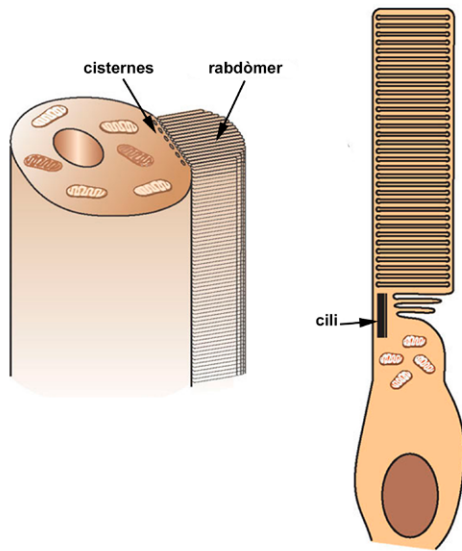


Figura 3. Ultraestructura dels fotoreceptors. En la majoria d'invertebrats les membranes fotoreceptores s'organitzen en forma de paquets de microvil·li anomenats rabdomers. En la base dels microvil·li hi ha un sistema de cisternes. En els bastons de la retina dels vertebrats s'organitzen en forma de discs membranosos apilats, connectats al soma cel·lular mitjançant un cili (imatge de A. Polyanovsky).

Què és un ull?

Ens podríem preguntar el que és un ull. L'ull prototípic, avantpassat comú de tots els ulls, es pot definir com la combinació d'una cèl·lula fotoreceptora i d'una cèl·lula pigmentària. Aquesta estructura assoleix una direccionalitat selectiva que utilitza el pigment com a pantalla per bloque-

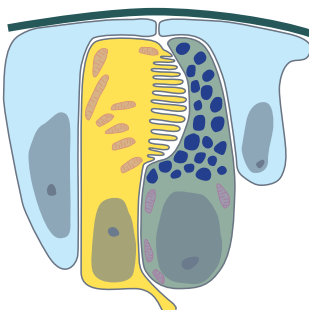
jar la llum procedent d'algunes direccions (fig. 2). Això és justament el que Darwin va entreveure:

"The simplest organ which can be called an eye consists of an optic nerve, surrounded by pigment-cells and covered by translucent skin, but without any lens or refractive body" (Charles Robert Darwin, "On the Origin of Species").

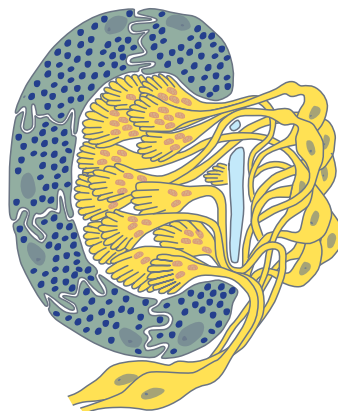
La fototransducció és el procés mitjançant el qual l'energia de la llum es converteix en una resposta elèctrica dels fotoreceptors. Una molècula de pigment visual (fotopigment) té dos components: un compost cromòfor que rep el fotó (el retinal, un derivat de la vitamina A) i una proteïna, formada per un conjunt de set dominis transmembrana – una opsina – que embolcalla al cromòfor. El retinal té una cadena llarga amb enllaços químics senzills i dobles alternats, en la qual l'enllaç entre els àtoms de carboni 11 i 12 és modificat pel fotó provocant un canvi de la configuració *cis* a la configuració *trans* de la molècula. Aquesta isomerització del retinal desencadena una cascada bioquímica que tanca els canals de sodi i determina la hiperpolarització de la cèl·lula fotoreceptora (en els vertebrats), o bé obre els canals de sodi i calci (en la major part d'invertebrats) i determina una despolarització del fotoreceptor. Aquestes hiperpolaritzacions o despolaritzacions generen en últim terme un senyal elèctric que s'envia al cervell.

Les cèl·lules fotoreceptores necessiten una gran quantitat de membrana plasmàtica on hi ha les proteïnes fotosensibles amb el retinal. L'extensió de la membrana plasmàtica s'assoleix o bé mitjançant els anomenats "microvil·li" (evaginacions digitiformes de la membrana) o mitjançant invaginacions o formació de vesícules membranoses pel damunt del corpuscle basal d'un cili (fig. 3)

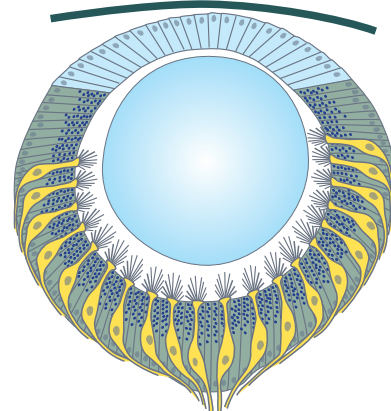
A *Platynereis dumerilii*
(Polychaeta)



B *Dugesia japonica*
(Tricladida)



C *Helix pomatia*
(Gastropoda)



● fotoreceptors
● cèl·lula pigmentària
● grànuls de pigment

Figura 4. Ull prototípic de les larves de primer estadi d'un poliquet marí (A); ull d'una planària, que ja té més fotoreceptors i més cèl·lules pigmentàries (B); ull d'un mol·lusc en el qual els rabdomers dels fotoreceptors estan al davant de les cèl·lules pigmentàries (C) (dibuix de J. Corbera a partir de Rhode [1992], Kishida [1967] i Hesse [1908], respectivament).

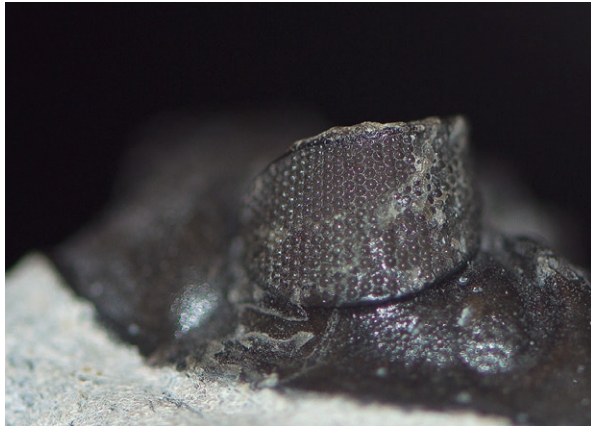


Figura 5. Ull compost del trilobit del Devonià *Metacanthina issoumourensis*. Cada faceta representa una unitat òptica separada (ommatidi). La imatge produïda seria un mosaic d'imatges en miniatura (Foto: Guillem Corbera; Col·lecció: Sandro Orlandi).

(Hardie i Raghu, 2001). Els microvil·li s'agrupen en estructures anomenades rabdòmers. Molts animals primitius tenen ambdós tipus de fotoreceptors (rabdòmèrics i ciliars) fins i tot en el mateix ull, la qual cosa ens demostra que ambdós tipus de fotoreceptors són molt antics i ja havien d'existir en els avantpassats dels animals amb simetria bilateral.

Les dues taques oculars de la larva trocòfora dels poliquets tenen una estructura que s'ajusta al model d'ull prototípic amb dues cèl·lules com es pot observar, per exemple, en el cas de *Platynereis dumerilii* (fig. 4A). Aquests "ulls" s'anomenen inversos perquè el rabdòmer del fotoreceptor s'orienta cap a la concavitat de la cèl·lula pigmentària. En alguns cucs sipuncúlids i alguns platihel·mints, també s'observen "ulls" larvaris inversos, però el nombre de cèl·lules fotoreceptores i de cèl·lules pigmentàries va augmentant (fig. 4B). En els ulls d'alguns mol·luscs i poliquets adults, les cèl·lules fotoreceptores i pigmentàries adopten una disposició revertida, és a dir, els rabdòmers de les cèl·lules fotoreceptores travessen la capa de cèl·lules pigmentàries (fig. 4C).

Ulls en forma de càmera

Les lleis de la física han limitat les solucions que la selecció natural ha trobat perquè els animals poguessin captar i enfocar la llum. En general, es poden distingir dos tipus principals d'ulls: 1) ulls en forma de càmera –sense lent ni còrnia, només amb una còrnia o proveïts amb lent i còrnia– i 2) ulls compostos, formats per centenars o milers d'unitats òptiques, anomenades ommatidis, cobertes per petites lents. Els ulls més antics observats en el registre fòssil són ulls compostos, com els d'alguns trilobits trobats en sediments marins del Devonià (Cronin i Porter, 2008) (fig. 5), d'uns 416-359 milions d'anys d'antiguitat. Tant els ulls en forma de càmera com els ulls compostos

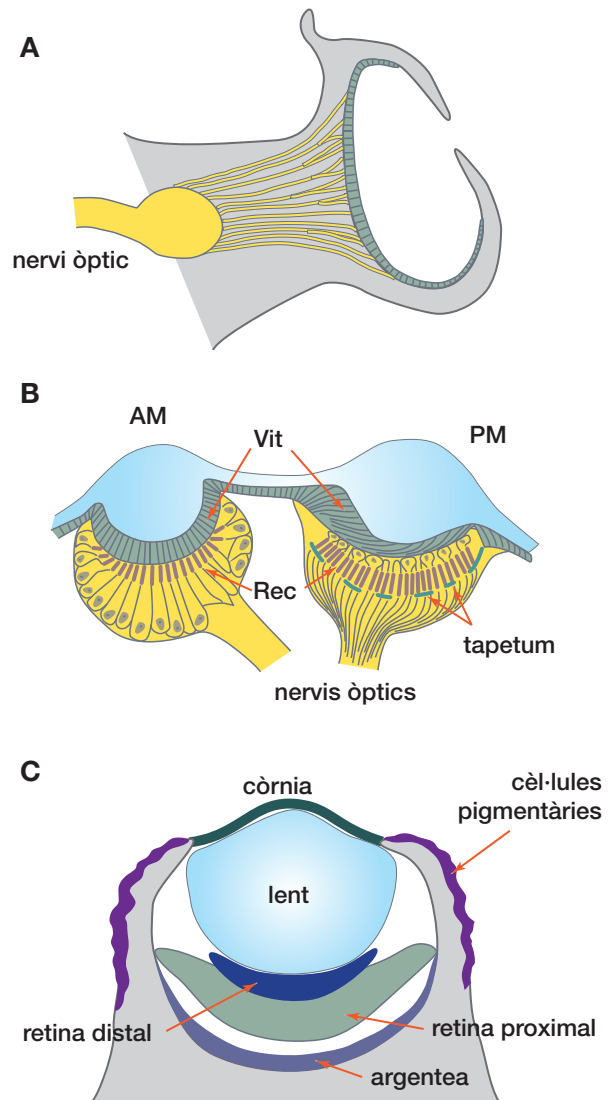


Figura 6. Ulls en forma de càmera. A, esquema d'una secció de l'ull en forma de càmera de *Nautilus*, sense lent ni còrnia que permet distingir entre claror i ombres. L'apertura ha de ser petita per poder generar una imatge mínimament de qualitat; B, ull principal (AM) i ull secundari (PM) d'una aranya, amb un sistema corneal simple en el qual la còrnia és la superfície refractiva principal; C, l'ull de les petxines de pelegrí, amb lent i còrnia, utilitza la reflexió dels rajos de llum en un "mirall" situat al darrere de la retina (argentea) (redibuixat de Land [1981], Land i Nilsson [2012], i Speiser *et al.* [2011] respectivament).

formen imatges mitjançant claror i ombres, o bé la refracció de la llum o la reflexió de la llum. Per exemple, el senzill ull de *Nautilus*, en forma de càmera sense lent ni còrnia, forma imatges (força apagades) mitjançant claror i ombres (fig. 6A); a més a més, l'índex de refracció del líquid de la càmera de l'ull és molt semblant a l'índex de refracció de l'aigua de mar. Tot i això, sembla que pot funcionar com quelcom més que un senzill monitor de la intensitat de la llum.

La combinació còrnia-lent (típica dels nostres ulls) no ha estat l'únic sistema òptic escollit en el regne animal. Les aranyes, per exemple, utilitzen un sistema cornial simple: la còrnia és la superfície refractiva principal. Les autèntiques aranyes tenen vuit ulls (quatre parells): el parell d'ulls principals (anteromedials, AM) té una estructura diferent que els altres tres parells d'ulls secundaris (anterolaterals, AL; posterolaterals, PL; postero-medials, PM). En els ulls principals, els rabdòmers que contenen el fotopigment es situen en posició distal en les cèl·lules fotoreceptores (fig. 6B, Rec), però en els ulls posteromedials, PM, els nuclis dels fotoreceptors se situen en posició distal. Les cèl·lules transparents del vitri se situen per sobre de la retina (fig. 6B, Vit). En aquests ulls PM s'hi observa un "tapetum" –una capa de material reflectant– situada just per sota de la capa de rabdòmers que els torna a reflectir els rajos de llum que els han sobrepassat.

Les vieires utilitzen un mirall per formar les imatges (Colicchia *et al.*, 2009). Tenen una seixantena d'ulls en forma de càmera disposats al llarg dels extrems de cada valva. Cada ull té una còrnia, una lent cel·lular gran, una retina distal i una retina proximal, un mirall còncau esfèric (argentea) darrere la retina proximal i una capa de cèl·lules pigmentàries al voltant de l'ull (fig. 6C). L'argentea està formada per moltes capes alternades amb índexs de refracció alts i baixos, la qual cosa produeix una reflexió significativa com a resultat de la interferència.

Ulls compostos

La màxima resolució dels ulls compostos es veu limitada per la seva estructura: quant més petites són les lents, més importants són les anomalies produïdes per la difracció de la llum, i un ull compost pot tenir milers de petites lents. Els ulls compostos presenten tres dissenys òptics bàsics (fig. 7): ulls compostos d'aposició, ulls compostos de superposició amb refracció i ulls compostos de superposició amb reflexió. Externament, els ulls compostos d'aposició i de su-

perposició són pràcticament idèntics: estructures convexes amb facetes de dimensions similars, dissenyats segons el mateix patró. Però internament les diferències són molt rellevants. En un ull compost d'aposició (fig. 7A), com el de molts insectes diürns, cada lent forma una petita imatge parcial (encara que això no sigui el que l'animal realment veu). Tanmateix, en un ull compost de superposició, com els que s'observen en insectes nocturns i alguns crustacis, les lents (o, de vegades, miralls) actuen cooperativament per formar una única imatge (fig. 7B). En aquests ulls, la retina està formada per una sola capa, no dividida en unitats ommatídiques discretes com en el cas dels ulls compostos d'aposició. A més a més, aquesta retina està situada en una zona més profunda de l'ull, típicament entre el centre de curvatura i la còrnia. Entre la retina i les estructures òptiques situades per sota de la còrnia, hi ha una zona pràcticament buida –la zona clara (cz, fig. 7B), mitjançant la qual s'enfoquen els rajos de llum– equivalent a l'espai on hi ha l'humor vitri en un ull en forma de càmera.

En el cas dels ulls compostos de superposició amb reflexió dels crustacis decàpodes, els rajos de llum provinents d'un objecte puntual que entren per diferents facetes són enfocats no pas per un sistema de refracció sinó per una disposició radial de plans reflectors ortogonals formats pels costats dels cons cristal·lins i les capes de purines que els recobreixen (miralls) (fig. 7C). L'ull compost més senzill es pot observar en alguns mol·luscs bivalves del gènere *Arca*, els quals presenten una filera d'ulls compostos sense lents al voltant del mantell. Els angles d'acceptació dels receptors només estan limitats per les ombres produïdes pels tubs pigmentats que els embolcalen.

Visió dels colors

Les ones electromagnètiques no només tenen una longitud sinó que també tenen una alçada o amplitud (intensitat). Quant més gran és l'amplitud, més brillant és la llum. El color d'un objecte depèn de la longitud d'ona de la llum que reflec

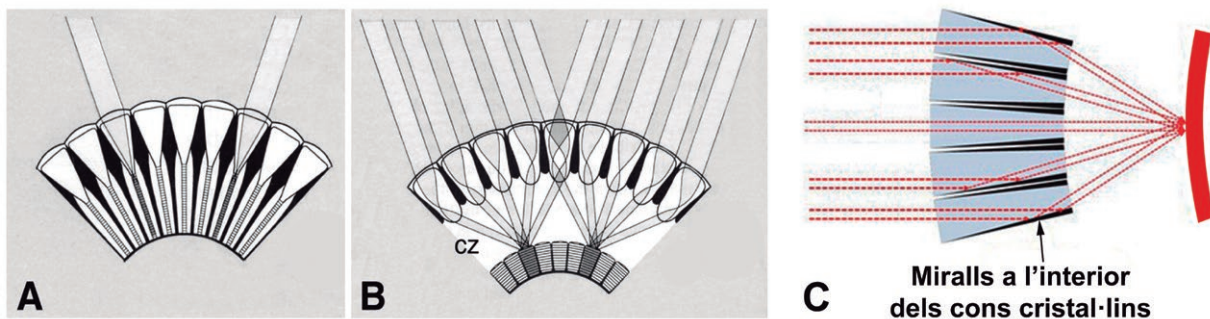


Figura 7. Diagrames esquemàtics dels tres dissenys òptics bàsics observats en els ulls compostos: ull compost d'aposició (A); ull compost de superposició amb refracció (B), i ull compost de superposició amb reflexió (C); cz, zona clara.

teix. Els objectes negres reflecteixen poc la llum, i absorbeixen els rajos de totes les longituds d'ona de l'espectre visible; un objecte de color verd, per exemple, reflecteix preferentment la llum verda i absorbeix les altres longituds d'ona de l'espectre visible. El color està determinat per la longitud d'ona i per com aquestes longituds d'ona es combinen quan els rajos de llum arriben a l'ull.

Si un fotoreceptor té només un fotopigment la resposta del fotoreceptor no permet distingir entre longitud d'ona i intensitat, és a dir, no es poden distingir els diferents colors. Per entendre-ho, considerem rajos de llum amb una determinada longitud d'ona, per exemple en la regió de l'espectre corresponent al color verd, que estimulen una determinada cèl·lula receptora. La cèl·lula produeix una certa resposta a aquest estimul lumínic, suposem de 20 unitats arbitràries. Si una llum blava, de la mateixa intensitat, estimula el receptor, aleshores la cèl·lula produeix una resposta de, suposem, 10 unitats, ja que la longitud d'ona del blau no excita el pigment de la mateixa manera que la longitud d'ona del verd. Però si es redueix la intensitat de la llum verda fins al punt que el receptor doni una resposta de 10 unitats, aleshores la cèl·lula codificarà aquest input de la mateixa manera que si es tractés d'una llum blava més brillant, amb la qual cosa la distinció dels colors serà ambigua: com els fotoreceptors, de la mateixa manera que succeeix amb totes les neurones, indiquen els canvis mitjançant un increment o decrement d'un senyal elèctric, la modificació d'aquest senyal no permet distingir si el canvi ha estat a causa d'una diferència en la longitud d'ona o en la intensitat de la llum. Per tant, si només tinguéssim un fotopigment, a la llum verda que produïa una resposta de 20 unitats només la veuríem com més brillant que la llum blava, però no de diferent color.

Veiem, doncs, que la capacitat de discriminar entre llum de diferents colors depèn del fet que un animal posseeixi almenys dos pigments visuals amb diferents sensibilitats espectrals. En aquest cas el quocient entre les respostes corresponents a l'estimulació de cada fotopigment té un valor específic per a cada longitud d'ona i no es veu afectat per la intensitat (brillantor) de la llum (Land i Nilsson, 2012) (fig. 8). Per tant, si un animal té dos o més pigments visuals, podem suposar que té una certa capacitat per visualitzar els colors. La major part d'artròpodes i vertebrats tenen almenys dos pigments visuals, encara que alguns en tenen molts més. Molts invertebrats tenen visió dicromàtica o tricromàtica sovint amb un fotopigment sensible a la llum ultraviolada. *Octopus*, que té un únic fotopigment, és un dels pocs casos ben documentats d'un animal cec per als colors. En el cas dels vertebrats, les dades obtingudes en la seqüenciació molecular de les opsines indiquen que les quatre classes principals de gens que codi-

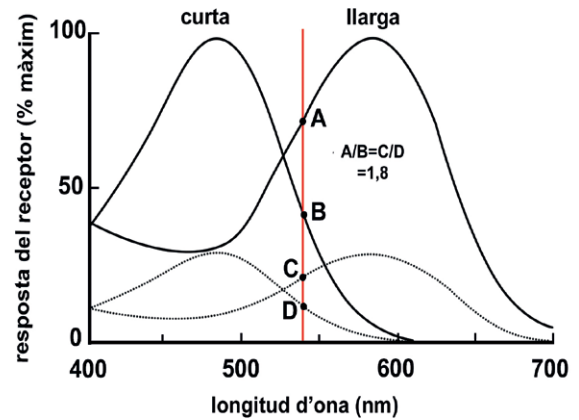


Figura 8. Per a la visió dels colors es necessiten almenys dos pigments visuals o fotopigments. En el cas de dos pigments, el quocient de les respostes (A/B o C/D) té un valor específic per a cada longitud d'ona i no es veu afectat per la intensitat (brillantor) dels rajos de llum (segons Land i Nilsson, 2012).

fiquen les opsines dels cons ja els trobem en els peixos no mandibulats com les llampreses i, per tant, que aquests gens probablement ja varen evolucionar en el Càmbric darrerenc; això també suggereix que els primers peixos tenien visió tetracromàtica. Aquestes famílies de fotopigments dels cons les trobem també en els peixos teleostis, saures i aus, sovint amb duplicacions gèniques que han originat nous pigments dintre de cada família.

En altres grups s'han perdut un o més tipus de cons, sobretot en els mamífers (la major part dels quals tenen visió dicromàtica). En el cas dels humans i d'altres primats del Vell Món, el gen que codifica el fotopigment sensible a la longitud d'ona llarga es va duplicar i va donar lloc a dos gens que codifiquen dos fotopigments amb uns màxims de sensibilitat a les longituds d'ona de 534 nm i 564 nm. Per tant, a diferència dels bastons, els quals contenen un únic fotopigment, a la retina humana s'hi troben tres tipus de cons, cadascun amb una opsina diferent sensible a la regió del vermell, o del verd, o del blau, de l'espectre (visió tricromàtica). Un cas particularment notable d'evolució d'aquests gens de les opsines el trobem a les libèl·lules, les quals poden tenir de 15 a 33 gens que codifiquen opsines diferents i que han evolucionat en aquesta línia evolutiva mitjançant duplicacions i pèrdues amb una expressió diferencial a la regió dorsal i ventral de l'ull compost d'aquests insectes (Futahashi *et al.*, 2015).

Lent i còrnia

La lent permet a l'ull capturar i concentrar la llum, la qual cosa incrementa la sensibilitat visual. Els ulls més complexos capturen la llum mitjançant una apertura i l'enfoquen cap als fotorecep-

tors amb la lent. Els més senzills no tenen pupil·la ni lent, només permeten obtenir una informació molt poc acurada de la distribució de la llum en l'ambient. Tant la còrnia com la lent tenen una forma convexa i per tant actuen com lents convergents que enfoquen la llum sobre la retina. La llum es refracta quan travessa objectes de densitats diferents. En els vertebrats terrestres, el grau de refracció és molt més gran entre l'aire i la còrnia que entre la còrnia i la lent; això vol dir que la còrnia dels vertebrats terrestres és la que té una funció més important en l'enfocament de les imatges, la lent només ajusta millor l'enfocament. L'èxit de la cirurgia làser en la correcció d'alguns problemes de la visió palesa la importància de la còrnia per a la visió humana.

El punt on convergeixen els rajos de llum que han travessat la lent s'anomena focus. La distància del centre de la lent a aquest punt s'anomena distància focal. Una imatge nítida només es pot formar en el focus, no més enrere o més endavant. La distància focal varia a partir de la distància entre l'objecte i la lent: els rajos de llum emesos o reflectits per un objecte molt allunyat arriben quasi paral·lels a la lent, però no els emesos per un objecte més proper. A causa d'aquesta diferència en els angles d'incidència sobre la lent, la distància focal corresponent a les imatges allunyades és més petita que la distància focal corresponent a les imatges properes (fig. 9A i B): això

implica que per produir una imatge enfocada dels objectes que es troben a diferents distàncies, l'ull ha de disposar d'algun mecanisme d'acomodació que garanteixi que el focus se situï sobre la retina. Com que la còrnia té una localització i una forma fixes, no participa en aquest mecanisme d'acomodació; és la lent la que, o bé canviant de forma o de posició respecte a la retina, realitza aquesta acomodació.

Alguns poliquets modifiquen la distància focal canviant el volum del fluid de l'ull, la qual cosa altera la grandària de l'ull i, per tant, la distància entre la lent i la retina. Molts invertebrats i vertebrats modifiquen la distància focal desplaçant la lent cap endavant o enrere, però els saures, les aus i els mamífers modifiquen la distància focal canviant la forma de la lent (fig. 9C). En els humans, Goldberg (2011) ha proposat el model de l'acció zonular recíproca per explicar el mecanisme de l'acomodació: quan els músculs ciliars es contrauen, els lligaments suspensoris anteriors es relaxen mentre que els posteriors (fibres zonulars posteriors) es tensen i exerceixen una força sobre la part posterior de la lent, la qual cosa modifica el gruix i la curvatura de la part posterior de la lent. Quan els músculs ciliars es relaxen, les fibres zonulars posteriors també ho fan, la lent s'aplana i es fa més prima a causa de la tensió exercida pels lligaments suspensoris anteriors.

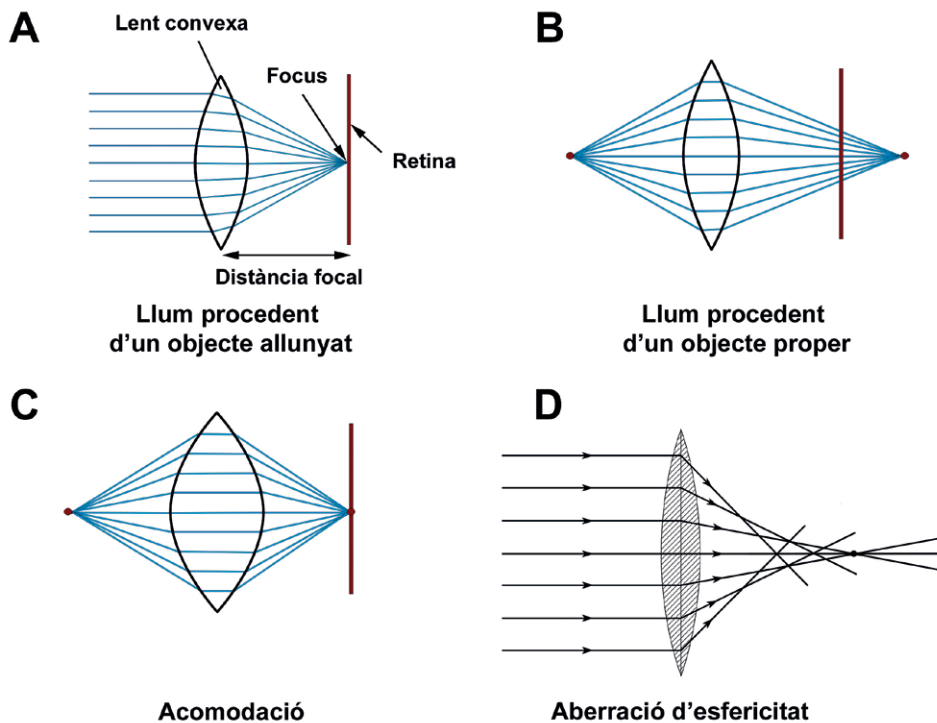


Figura 9. A, els rajos de llum emesos o reflectits per un objecte allunyat arriben a la lent quasi paral·lels i la distància focal és curta; B, els rajos procedents d'un objecte proper no són paral·lels. La distància focal augmenta i la imatge no es projecta sobre la retina; C, mecanisme d'acomodació: per enfocar un objecte més proper els lligaments ciliars es relaxen i la lent es fa més gruixuda; D, aberració d'esfericitat: els rajos que passen per la regió central de la lent, propera a l'eix, es refracten menys que els que passen per la regió més allunyada de l'eix.

Els ulls van evolucionar en el mar, per tant inicialment la còrnia, envoltada per fluid a cada cantó, no podia participar en la formació de les imatges; era la lent la que havia de fer tota la feina. Per altra banda, la distància focal havia de ser relativament curta ja que si no l'ull seria massa gros i això volia dir que la lent havia de ser esfèrica. Tanmateix, les lents esfèriques tenen aberracions importants, la pitjor és l'anomenada aberració d'esfericitat: si la lent no és perfecta, els rajos de llum que passen pels extrems de la lent (regió més allunyada a l'eix) són desviats amb un angle massa gran i enfocats en un punt que no coincideix amb el focus dels rajos que passen per la regió central de la lent (propera a l'eix); com a conseqüència s'originen molts punts focals i es produeix una imatge borrosa (fig. 9D).

Els animals aquàtics han resolt aquest problema amb lents esfèriques que tenen un índex de refracció que varia a partir d'un gradient de concentració radial de proteïnes cristal·lines; l'índex de refracció és baix a la perifèria de la lent i més alt en el centre, la qual cosa permet reduir la distància focal ja que els rajos de llum són desviats contínuament dintre de la lent, no només a la superfície. En els humans, l'índex de refracció de la lent varia des d'aproximadament 1,406 en les capes centrals de la lent fins a 1,386 en les capes menys denses de la superfície. Les primeres etapes en la producció d'un ull amb una lent van suposar la creació d'una cavitat parcialment tancada, plena d'una substància amb un índex de refracció més alt que el de l'aigua de mar del voltant. Aquest sistema encara no permetia formar imatges nítides, però va ser la base per a les etapes subseqüents fins a la formació d'una lent amb plena capacitat òptica. Les lents biològiques estan construïdes amb una àmplia varietat de materials, molts dels quals tenen altres funcions en l'organisme. Aquest procés de cooptació de molècules perquè realitzin altres funcions és molt freqüent en l'evolució. En el cas de les proteïnes de la lent només es requereix que puguin empaquetar-se en massa i densament, sense que s'agreguin formant grumolls.

En la fase d'adaptació a la vida terrestre, els animals van haver d'ajustar la seva visió. La còrnia, que en el medi aquàtic consistia simplement en una membrana transparent resistent que protegia el globus ocular, es va transformar en una estructura que podia formar imatges, amb una capacitat d'enfocar els rajos de llum equivalent a la de la lent. En el medi aquàtic, la còrnia no té cap efecte òptic (o molt petit) ja que està limitada, a cada cantó, per fluids amb índexs de refracció molt semblants. En el medi terrestre, la superfície frontal està limitada per l'aire, per tant, en aquest cas, hi ha una gran diferència entre els índexs de refracció, i els rajos de llum poden ser refractats de manera significativa. Si el radi de curvatura d'aquesta còrnia té un valor igual a r , aleshores, com que l'índex de refracció de l'aire és igual a 1 i

el de l'interior de l'ull és igual, aproximadament, a 1,34, la distància focal és igual a

$$f = \frac{n_1 r}{(n_2 - n_1)} = \frac{1r}{1,34 - 1} = \frac{r}{0,34} \approx 3r$$

(Land, 2012). Una lent d'un peix, amb una curvatura de radi r , té una distància focal d'aproximadament $2,5r$, força semblant a la de la còrnia.

Tot això ens demostra que un ull d'un animal terrestre amb una còrnia i una lent com la d'un peix tindria massa capacitat d'enfocament i si la selecció natural no hagués fet res per solucionar aquest problema els primers protoamfibis que van ocupar el medi terrestre haurien estat molt miops. Una solució hauria estat que els vertebrats terrestres haguessin perdut la lent i adoptat la còrnia com l'únic mitjà per formar les imatges, o bé que haguessin mantingut la lent i la còrnia hagués esdevingut molt aplanada sense capacitat òptica; una altra possible solució seria que haguessin mantingut la lent i la còrnia, però escurçant l'ull per ajustar-se a la curta distància focal del sistema combinat. La major part de rèptils, aus i mamífers han optat per una solució de compromís, mantenint la lent, però amb molta menys capacitat òptica que la lent ancestral dels peixos. La lent i la còrnia es reparteixen la capacitat òptica; en els humans, la relació és d'1:2. Tanmateix fins i tot en els humans, com hem vist, la lent ha retingut un cert grau de la inhomogeneïtat de la lent dels avantpassats aquàtics amb índexs de refracció més alts en les capes centrals.

El sistema òptic format per la combinació d'una còrnia i una lent, com el dels nostres ulls, no el trobem en tots els animals terrestres amb ulls en forma de càmera. Els aràcnids són l'únic grup d'invertebrats terrestres que utilitzen un sistema d'ull cornial simple, és a dir, la còrnia és la principal superfície refractiva. Els seus avantpassats quelicerats tenien ulls compostos, per tant és possible que els ulls dels aràcnids actuals derivin d'ulls compostos per un procés de simplificació. Els ulls principals de les aranyes saltadores tenen un elevat poder de resolució, amb distàncies focals llargues i un camp visual molt limitat (uns 5° horitzontalment i uns 20° verticalment), compensat amb la capacitat d'escanejar els objectes mitjançant moviments laterals, verticals i rotacionals de la retina.

Evolució de l'ull en els mol·luscs

Alguns estudis clàssics d'anatomia comparada, com els de la morfologia dels diferents tipus d'ulls en els mol·luscs, deixen entreveure com es pot assolir una gran complexitat mitjançant passos successius, la qual cosa determina que el disseny final, malgrat no ser l'òptim, sigui perfectament funcional. I per altra banda ens explica com els estadis intermedis d'una estructura complexa poden ser adaptatius.

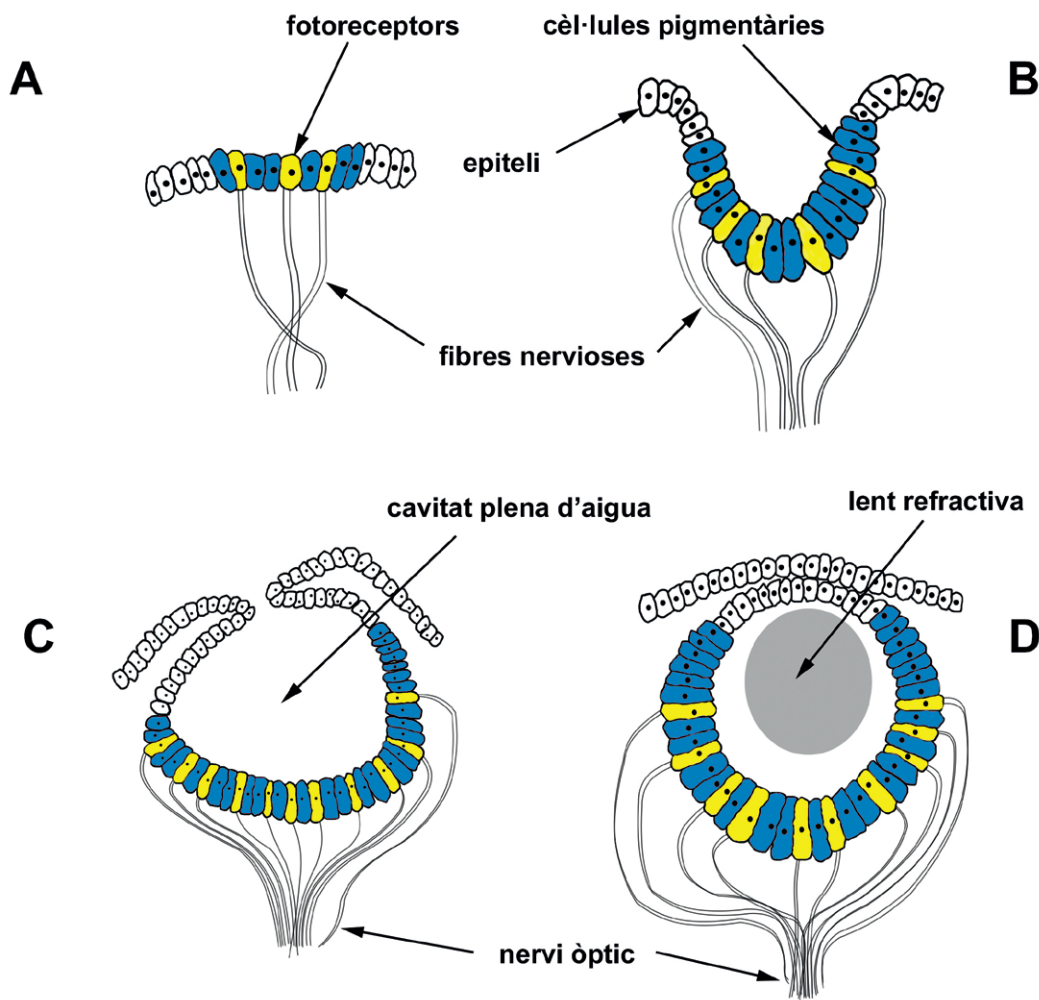


Figura 10. Etapes de l'evolució de l'ull dels mol·luscs. A, ull pla (o taca ocular) com el que tenen les pagellides (*Patella*); B, ull en forma de calze del cargol marí *Pleurotomaria*; C, ull d'agulla de *Nautilus*; D, ull vesicular o de bombolla del cargol marí *Murex*.

L'ull pla (taca ocular) de les pagellides no té lent que permeti focalitzar les imatges, però sí que permet distingir entre claror i fosc (fig. 10A). Les pagellides s'aferren més a les roques quan s'hi projecta una ombra, la qual cosa suposa un avantatge adaptatiu en disminuir el risc de ser devorades. L'epiteli fotosensible de l'ull pla es va invaginar i va originar l'anomenat ull en calze o copa que ja té una cavitat en el seu interior, com en el cas dels ulls del cargol marí *Pleurotomaria* (fig. 10B). D'aquesta manera, les cèl·lules fotosensibles de cada costat de la copa poden distingir entre llum i ombra, la qual cosa permet a l'animal detectar d'on procedeix la llum.

Malgrat això, aquest tipus d'ull encara no pot produir imatges. En el decurs de l'evolució, la grandària de l'apertura ocular es va anar reduint, la qual cosa va determinar que l'ull tingués les propietats de l'anomenada càmera d'agulla, com en el cas de *Nautilus* (fig. 10C). Aquest tipus d'ull pot projectar una imatge enfocada, encara que poc lluminosa, a la retina. La cavitat interior de

l'ull està ocupada per una secreció que difracta la llum i, d'una manera rudimentària, augmenta la brillantor i enfoca la imatge. Aquesta cavitat interna va evolucionar considerablement quan es va tancar l'apertura ocular i va quedar recoberta per un epiteli translúcid. En els cargols marins primitius (*Murex*), aquesta bombolla plena de líquid de l'interior de l'ull es va transformar en una lent primitiva (el nostre cristal·lí) (fig. 10D). Aquest ull vesicular o de bombolla va evolucionar posteriorment fins als ulls dels calamars, els pops i les sèpies, els quals ja tenen una lent (el cristal·lí), un iris i, com veurem tot seguit, s'assemblen molt als ulls dels humans.

Retina dels cefalòpodes i retina dels vertebrats

L'anatomia comparada dels ulls dels cefalòpodes i dels vertebrats ens exemplifica també com el caràcter oportunista de la selecció natural dona lloc sovint a dissenys diferents, productes

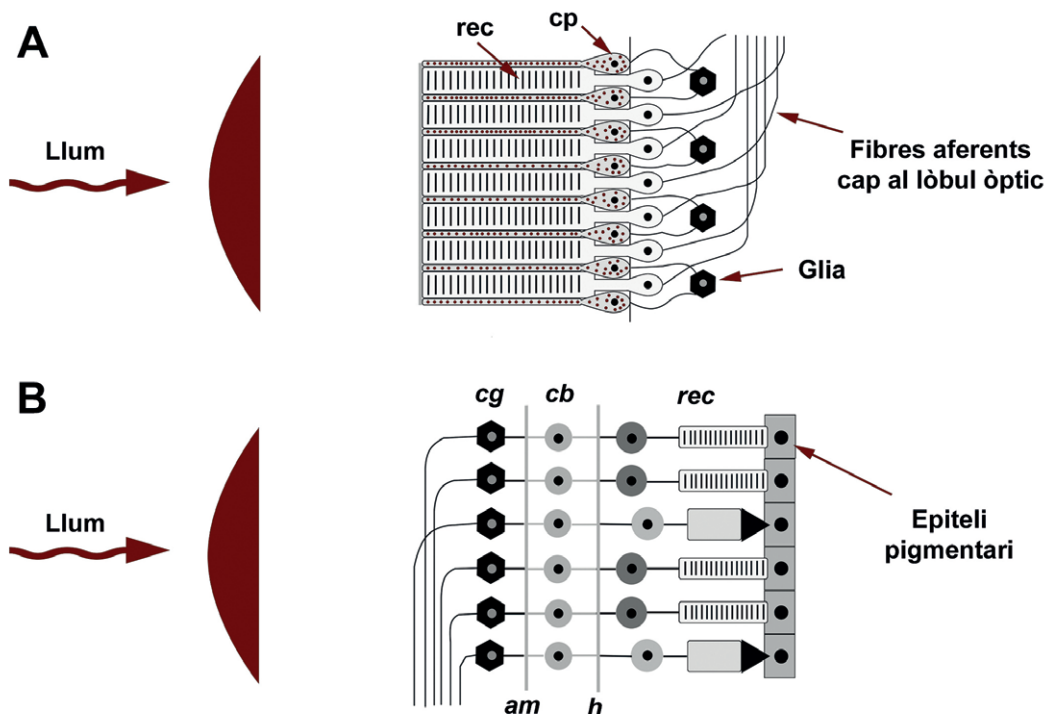


Figura 11. Retina no invertida dels cefalòpodes (A) i retina invertida dels vertebrats (B). A la retina dels cefalòpodes les cèl·lules pigmentàries (cp) embolcallen els receptors rambòmics (rec). A la retina dels vertebrats, els rajos de llum han de travessar la capa de cèl·lules ganglionars (cg), amacrines (am), bipolars (cb), horitzontals (h) i la dels receptors (rec) abans d'arribar a l'epiteli pigmentari.

de la història evolutiva. L'ull dels vertebrats és del tipus de retina "invertida": la llum ha de travessar la capa de fibres nervioses amb les seves cèl·lules associades per arribar a l'epiteli pigmentari i als fotoreceptors (els cons i els bastons) (fig. 11). L'entrada del nervi òptic, el qual recull les fibres nervioses, constitueix un "punt cec", sense visió. Tanmateix, l'ull dels cefalòpodes té una retina no invertida –els extrems distals dels fotoreceptors, que porten els fotopigments, estan encarats cap a la llum– i no existeix un punt cec. Ambdós tipus d'ulls són un exemple de convergència evolutiva. Encara que molt sovint es consideri que la disposició invertida de la retina dels vertebrats és un exemple de disseny imperfecte, les capes de cèl·lules i fibres nervioses que han de travessar els rajos de llum per arribar als extrems distals dels fotoreceptors –capes de cèl·lules ganglionars, amacrines, bipolars, horitzontals i la dels mateixos fotoreceptors (cons i bastons)– són pràcticament transparents, amb la qual cosa semblaria que no suposen cap impediment òptic rellevant. A més a més, en la retina dels vertebrats hi ha un grau molt important de processament dels estímuls lumínics a causa de les múltiples connexions entre les tres capes seqüencials de cèl·lules nervioses (fotoreceptors, bipolars i ganglionars) separades per les dues capes de neurones que s'estenen lateralment (cèl·lules horitzontals i amacrines).

A la retina dels cefalòpodes no trobem aquesta disposició de capes de cèl·lules nervioses (fig. 11)

i la major part del processament dels estímuls lumínics té lloc fora de l'ull en els lòbuls òptics del cervell. Els fotoreceptors tenen rambomes, amb els fotopigments situats a la membrana dels microvil·li (en la retina dels vertebrats, els fotoreceptors són cilíars, i els fotopigments estan inclosos en els discs membranosos dels cons i els bastons). En molts cefalòpodes, els microvil·li dels fotoreceptors es disposen en direccions ortogonals, la qual cosa els permet detectar el pla de polarització de la llum; aquests mol·luscs tenen, generalment, un únic pigment visual i són, per tant, cecs per als colors, a diferència de la major part de vertebrats que tenen diferents fotopigments en els cons i poden distingir els colors.

Origen monofilètic dels ulls

La gran diversitat d'estructures oculars observada en els animals va fer pensar els científics, durant dècades, que els diferents tipus d'ulls havien evolucionat independentment unes 40-60 vegades: els primers animals que van viure fa uns 600 milions d'anys haurien estat criatures cegues; a mesura que els seus descendents es van anar ramificant en diferents línies evolutives, alguns d'ells van desenvolupar el seu propi tipus d'ull. Cal esmentar, però, que dins dels grans grups s'hi troben semblances significatives com la fotoisomerització del cromòfor 11-cis retinal o el fet que tots els vertebrats tinguin el mateix tipus d'opsina,

anomenada opsina c, fotoreceptors ciliars i utilitzen la via de la fosfodiesterasa per tancar els canals iònics i hiperpolaritzar el fotoreceptor. Totes aquestes homologies suggereixen que les opsines c ja existien en l'avantpassat comú de tots els vertebrats.

Els vertebrats pertanyen a un grup molt més ampli d'espècies anomenat Bilateria (animals amb simetria bilateral). En els altres Bilateria, la principal línia evolutiva és la dels protòstoms, que inclou milions d'espècies de grups tan amplis com els insectes, els cucs de terra o els calamaris. Els ulls dels protòstoms contenen una altra opsina, l'opsina r, tenen fotoreceptors rabdomèrics i no utilitzen la via de la fosfodiesterasa per enviar els senyals. Aquestes homologies suggereixen que les opsines r van evolucionar en l'avantpassat comú dels protòstoms un cop aquest s'havia separat de l'avantpassat comú dels vertebrats.

No obstant això, recentment s'han descobert opsines r en els humans i opsines c en alguns òrgans del cervell d'un poliquet marí, el que demostra que l'avantpassat comú dels Bilateria ja havia de tenir ambdós tipus d'opsines. Els gens que codifiquen les opsines (les principals proteïnes implicades en la fototransducció) i alguns gens del desenvolupament són molt antics i han estat reclutats repetidament durant l'evolució dels ulls. Per exemple, el gen *Pax 6*, que codifica un factor de transcripció, s'ha aïllat dels humans, el ratolí i la mosca *Drosophila*. Les mutacions en aquest gen que causen una pèrdua de la seva funció determinen l'absència (o la reducció) de les estructures oculars tant en els vertebrats com en els invertebrats. En els humans, la mutació del gen *Pax 6* causa l'aniridia, anomalia genètica caracteritzada per la manca d'iris i la reducció dels ulls en els individus heterozigots portadors de la mutació; els ratolins heterozigots per la mutació de *Pax 6* anomenada *Small eye* (ull petit), tenen els ulls reduïts, mentre que els embrions homozigots per la mutació no tenen ulls i moren abans de completar el desenvolupament. A *Drosophila*, la mutació d'aquest gen anomenada *eyeless* (sense ulls) determina un fenotip caracteritzat per l'absència d'ulls en els individus homozigots. Així doncs, el gen *Pax 6* és un dels gens responsables del desenvolupament dels ulls en molts animals.

El fet que el gen *Pax 6* estigui implicat en el control genètic de la morfogènesi dels ulls tant en els mamífers com en els insectes posa en entredit el punt de vista tradicional que l'ull dels vertebrats i l'ull compost dels insectes havien evolucionat independentment. A *Drosophila*, l'expressió ectòpica del gen *Pax 6* (expressió del gen en teixits on normalment no s'expressa) determina la formació d'ulls compostos en diferents parts del cos, incloses les potes, les antenes i les ales (fig. 12). Aquests ulls ectòpics tenen una morfologia aparentment normal, amb grups d'ommatidis diferenciats, que contenen un conjunt complet

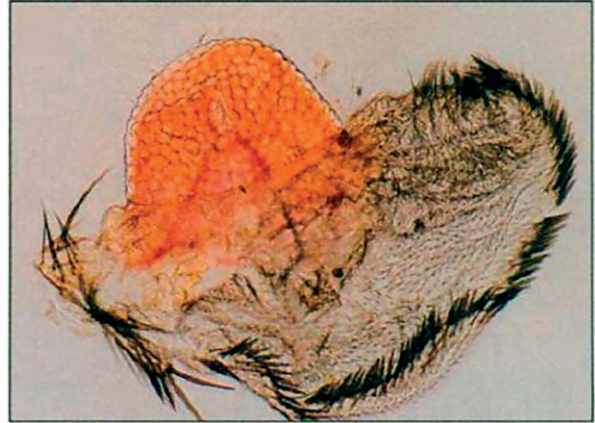


Figura 12. Ull compost ectòpic situat en una ala dissecada de *Drosophila melanogaster* (segons Halder *et al.*, 1995; reproduït amb el permís de l'AAAS).

de cèl·lules fotoreceptores; s'ha demostrat també que poden respondre a la llum (Halder *et al.*, 1995) malgrat que no són funcionals ja que no estan connectats correctament amb el cervell. Tot i això, aquests experiments demostren que *Pax 6* funciona com un interruptor que inicia una cascada d'esdeveniments durant el desenvolupament que resulta en la formació dels ulls. Es tracta, doncs, d'un gen "mestre" de control del desenvolupament.

Per comprovar si el gen *Pax 6* era el mateix gen de control mestre del desenvolupament de l'ull en els vertebrats i els insectes, Walter Gehring i els seus col·laboradors (Gehring, 2002) van aconseguir expressar el gen *Pax 6* del ratolí a *Drosophila*, i van observar que podia induir ulls compostos ectòpics. Evidentment, els ulls ectòpics induïts eren ulls compostos de *Drosophila* ja que únicament s'havia canviat l'interruptor inicial de tot una cadena d'uns 2.000 gens de *Drosophila* necessaris per a la morfogènesi de l'ull. En un altre experiment, varen injectar mRNA (RNA missatger) del gen *Pax 6* de *Drosophila* en embrions de l'amfibi *Xenopus* en la fase de dues cèl·lules. Els adults resultants presentaven estructures oculars ectòpiques.

Com que tots els metazous utilitzen la rodopsina com a molècula fotoreceptora i tenen un mateix gen de control "mestre" del desenvolupament de l'ull (*Pax 6*), podem postular un origen monofilètic dels diferents tipus d'ulls: tots derivarien d'un ull ancestral en un avantpassat comú. Aquest ull ancestral estaria format per una o unes poques cèl·lules fotoreceptores, el desenvolupament de les quals estaria controlat pel gen *Pax 6*.

Bibliografia

- Arendt, D., Wittbrodt, J. 2001. Reconstructing the eyes of Urbilateria. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 356: 1545-1563.
doi: [10.1098/rstb.2001.0971](https://doi.org/10.1098/rstb.2001.0971)
- Colicchia, G., Waltner, C., Hopf, M., Wiesner, H. 2009. The

- scallop's eye – a concave mirror in the context of biology. *Physics Education*, 44(2): 175-179.
doi: [10.1088/0031-9120/44/2/009](https://doi.org/10.1088/0031-9120/44/2/009)
- Cronin, W.T., Porter, M.L. 2008. Exceptional variation on a common theme: The evolution of Crustacean compound eye. *Evolution: Education and Outreach*, 1: 463-475.
doi: [10.1007/s12052-008-0085-0](https://doi.org/10.1007/s12052-008-0085-0)
- Futahashi, R., Kawahara-Mikib, R., Kinoshita, M., Yoshitake, K., Yajima, S., Arikawa, K., Fukatsu, T. 2015. Extraordinary diversity of visual opsin genes in dragonflies. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112(11): E1247-E1256.
doi: [10.1073/pnas.1424670112](https://doi.org/10.1073/pnas.1424670112)
- Gehring, W.J. 2002. The genetic control of eye development and its implications for the evolution of the various eye-types. *The International Journal of Developmental Biology*, 46: 65-73.
- Goldberg, D.B. 2011. Computer-animated model of accommodation and theory of reciprocal zonular action. *Clinical Ophthalmology*, 5: 1559-1566.
doi: [10.2147/OPTH.S25983](https://doi.org/10.2147/OPTH.S25983)
- Halder, G., Callaerts, P., Gehring, W.J. 1995. Induction of ectopic eyes by targeted expression of the eyeless gene in *Drosophila*. *Science*, 267: 1788-1792.
doi: [10.1126/science.7892602](https://doi.org/10.1126/science.7892602)
- Hardie, R.C., Raghu, P. 2001. Visual transduction in *Drosophila*. *Nature*, 413: 186-193.
doi: [10.1038/35093002](https://doi.org/10.1038/35093002)
- Hesse, R. 1908. *Das Sehen der niederen Thiere*. Gustav Fischer, Jena.
doi: [10.5962/bhl.title.98126](https://doi.org/10.5962/bhl.title.98126)
- Kishida, Y. 1967. Electron microscopic studies on the planarian eye. II. Fine structures of the regenerating eye. *The Science Reports of the Kanazawa University*, 12(12): 111-142.
- Land, M.F. 1981. *Optics and vision in invertebrates. Handbook of Sensory Physiology VII/6B* (H. Autrum, Ed.): 471-592, Springer Verlag, Berlin.
- Land, M.F. 2012. The evolution of lenses. *Ophthalmic & Physiological Optics*, 32: 449-460.
doi: [10.1111/j.1475-1313.2012.00941.x](https://doi.org/10.1111/j.1475-1313.2012.00941.x)
- Land, M.F., Nilsson, D.-E. 2012. *Animal Eyes*. Oxford Animal Biology Series. Second Edition. Oxford University Press.
doi: [10.1093/acprof:oso/9780199581139.001.0001](https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199581139.001.0001)
- Rhode, B. 1992. Development and differentiation of the eye in *Platynereis dumerilii* (Annelida, Polychaeta). *Journal of Morphology*, 212(1): 71-85.
doi: [10.1002/jmor.1052120108](https://doi.org/10.1002/jmor.1052120108)
- Speiser, D.I., Loew, E.R., Johnsen, S. 2011. Spectral sensitivity of the concave mirror eyes of scallops: Potential influences of habitat, self-screening and longitudinal chromatic aberration. *Journal of Experimental Biology*, 214: 422-431.
doi: [10.1242/jeb.048108](https://doi.org/10.1242/jeb.048108)