



Περιεχόμενα Κεφαλαίου

1.1. Εξελικτικές θεωρίες

1.2 Εμβρυολογία του οφθαλμού

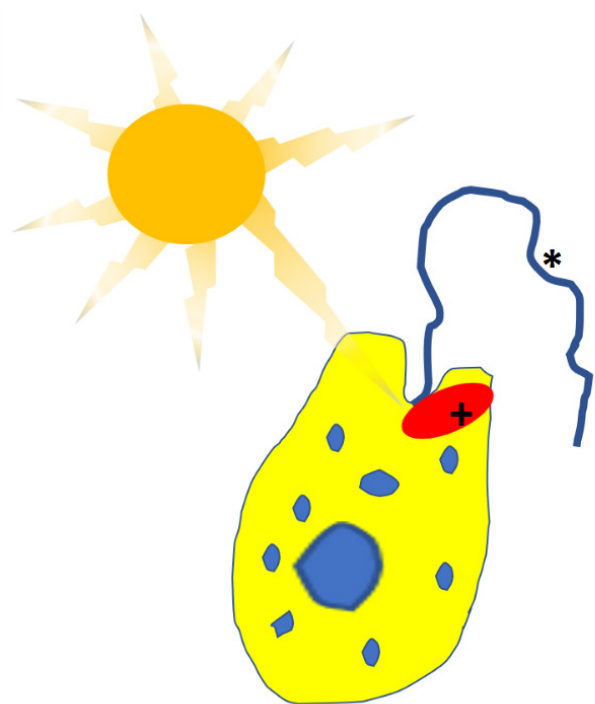
Οντογένεση του οφθαλμού

1.1 Εξελικτικές Θεωρίες

Οι απόψεις οντογενετιστών όπως ο William Paley (1743-1805), εξέφραζαν μια προσέγγιση «φυσικής θεολογίας» σχετικά με τη δημιουργία του οφθαλμού, σύμφωνα με την οποία όπως ένα σύνθετο όργανο, π.χ. ένα ρολόι, έχει δημιουργό (έναν ωρολογοποιό) έτσι και ο οφθαλμός πρέπει να έχει έναν «οφθαλμοποιό». Ωστόσο, η εξελικτική θεωρία που αναπτύχθηκε από τον Charles Darwin (1809-1882) υποστήριξε ότι ο οφθαλμός παρακολούθησε τις πιέσεις της βιολογικής εξέλιξης και μάλιστα σε διακριτά βήματα. Δεν είναι υπερβολή να αναφερθεί ότι η ιστορία του οφθαλμού παρακολουθεί την ιστορία της ανατομικής και μοριακής δομής της ζωής ενώ πολλά από τα κρίσιμα μόρια στον οφθαλμό είναι αρχαία, όπως οι φωτοχρωστικές, με στοιχείο απορρόφησης φωτός (συνήθως τμήμα του μορίου της βιταμίνης A) συνδεδεμένο με πρωτεϊνικό τμήμα οψίνης. Οι οψίνες ανήκουν στους λεγόμενους G-linked receptors, δηλαδή μοριακές δομές με χαρακτηριστική 7πτυχη διάταξη που είχαν χρησιμοποιηθεί για την αλληλεπίδραση με το περιβάλλον ήδη σε μονοκύτταρους οργανισμούς, με χαρακτηριστικό παράδειγμα το πρωτόζωο *Euglena*, πρόγονο πολυκυτταρικών οργανισμών. Στην *Euglena* υπάρχει ένα φωτοευαίσθητο πλακώδιο δίπλα σε δομή μαστιγίου (flagellum) και η πρόσπτωση φωτός στη φωτοευαίσθητη περιοχή επηρεάζει την κίνηση του μαστιγίου και εν τέλει τη συμπεριφορά του μονοκύτταρου οργανισμού (**Εικόνα 1.1**). Οι οψίνες είναι ιδιαίτερα διατηρημένες (conserved) πρωτεΐνες που έχουν σχεδόν ταυτόσημη δομή σε πολύ διαφορετικούς οργανισμούς, όπως οι άνθρωποι και οι μύγες, παρόλο που τα εξελικτικά μονοπάτια των 2 αυτών ειδών διαχωρίστηκαν περίπου πριν από 600 εκατομμύρια χρόνια. Ωστόσο, στους οφθαλμούς υπάρχουν και λιγότερο διατηρημένες πρωτεΐνες, όπως οι πρωτεΐνες του φακού (κρυσταλλίνες) που χαρακτηριστικά διαφέρουν μεταξύ

αρθρόποδων και σπονδυλωτών πολυκύτταρων οργανισμών.

Στην πραγματικότητα, οι οφθαλμοί «ανακαλύφθηκαν» από τους πολυκύτταρους ζωικούς οργανισμούς περίπου πριν από 600 εκατομμύρια χρόνια, στη λεγόμενη Προκάμβρια (Precambrian) γεωλογική περίοδο και ανιχνεύονται με πολλές διαφορετικές μορφές (ως τμήμα της επιφάνειας του οργανισμού ή ως βολβός σε άκρο κινητού μίσχου) στη λεγόμενη «Κάμβρια Έκρηξη» ζωής (Cambrian Explosion), μια περίοδο προ 530 εκατομμυρίων ετών με ταυτόχρονη εμφάνιση πολλών ζωικών μορφών. Είναι ενδιαφέρον ότι οι οφθαλμοί «ανακαλύφθηκαν» στην ίδια περίοδο πολλές φορές

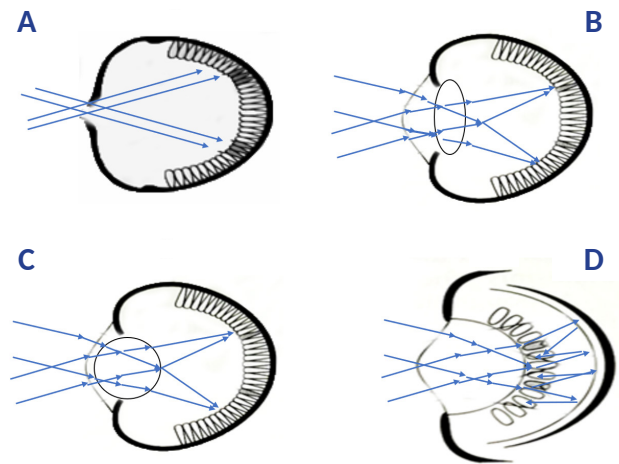


Εικόνα 1.1. *Euglena*. Φωτοευαίσθητο πλακώδιο (+) και μαστίγιο (*).

από πολλές διαφορετικές ζωικές μορφές και μάλιστα έχει ειπωθεί ότι η οφθαλμική εξέλιξη αποτελεί χαρακτηριστικό παράδειγμα της λεγόμενης «συγκλίνουσας εξέλιξης» (convergent evolution) στην οποία διαφορετικά είδη καταλήγουν στο ίδιο οργανικό σχέδιο από χωριστά εξελικτικά μονοπάτια. Χαρακτηριστικό παράδειγμα συγκλίνουσας εξέλιξης είναι οι οφθαλμοί του ανθρώπου και του χταποδιού που ενώ έχουν μεγάλη ανατομική και φυσιολογική ομοιότητα έχουν προέλθει από τελείως διαφορετικές εξελικτικές διαδρομές.

Στο ζωικό βασίλειο μπορεί κανείς να διακρίνει τουλάχιστον 2 διαφορετικές μορφές οφθαλμών (τους απλούς και τους σύνθετους) με συνολικά 10 υπο-τύπους με βάση τη γεωμετρική διάταξη του οπτικού τους συστήματος. Οι προερχόμενοι από εγκύστωση (pit-derived) οφθαλμοί, λεγόμενοι και απλοί οφθαλμοί (simple eyes) έχουν οπτικό σύστημα που διατάσσεται επί ενός άξονα (αν και ενδεχόμενα με πολλαπλά επιμέρους οπτικά στοιχεία) και πολλαπλούς φωτοϋποδοχείς. Διακρίνονται σε 4 τύπους, δηλαδή στους απλούς οφθαλμούς στενωπικού διαφράγματος (pinhole), όπως χαρακτηριστικά στον οφθαλμό του μαλακίου Nautilus, στους διαθλαστικούς (refracting) οφθαλμούς σπονδυλωτών ξηράς και θάλασσας (όπως ο οφθαλμός των ψαριών και του ανθρώπου) και στους ανακλαστικούς (reflecting) οφθαλμούς ασπόνδυλων οργανισμών (Εικόνα 1.2). Αντιθέτως οι σύνθετοι οφθαλμοί (compound eyes) έχουν πολλαπλούς οπτικούς άξονες και διακρίνονται σε αυτούς με ανεξάρτητα οπτικά συστήματα (οφθαλμοί με οπτική παράθεση ή apposition eyes) και αυτούς με συνεργικά (cooperative) οπτικά συστήματα ή οφθαλμούς με οπτική υπέρθεση (optical superposition eyes). Στην πρώτη κατηγορία διακρίνονται εστιασμένοι οφθαλμοί, απεστιασμένοι οφθαλμοί και οφθαλμοί με νευρωνική υπέρθεση (neural superposition) και στη δεύτερη κατηγορία διακρίνονται διαθλαστικοί, ανακλαστικοί και παραβολικοί οφθαλμοί.

Ο ανθρώπινος οφθαλμός προέρχεται εξελικτικά από κοινούς προγόνους με άλλα πρωτεύοντα όπως ο χιμπαντζής και ο γορίλας, με τα οποία η ανθρώπινη εξελικτική γραμμή διαχωρίστηκε πριν από 30 περίπου εκατομμύρια χρόνια και δεν έχει ουσιώδεις ανατομικές διαφορές με τους οφθαλμούς των ειδών αυτών. Πιθανώς αρχικά τα πρωτεύοντα υποείδη από τα οποία προήλθε ο άνθρωπος ήταν νυκτόβια και εντομοφάγα και δεν είχαν χρωματική αντίληψη, η οποία σταδιακά εξελίχθηκε όταν άλλαξε ο βιορυθμός σε ημερόβιο και προστέθηκαν φρούτα στη διατροφή, οπότε η χρωματική αντίληψη προσέφερε εξελικτικό πλεονέκτημα. Ωστόσο, στον ανθρώπινο οφθαλμό μπορεί κανείς να διακρίνει εξελικτικά ίχνη από πολύ παλαιότερες



Εικόνα 1.2 Απλοί οφθαλμοί. Στενωπικού διαφράγματος (A), διαθλαστικοί οφθαλμοί σπονδυλωτών ξηράς (B), και διαθλαστικοί οφθαλμοί σπονδυλωτών θάλασσας (C) και ανακλαστικοί οφθαλμοί ασπόνδυλων οργανισμών (D).

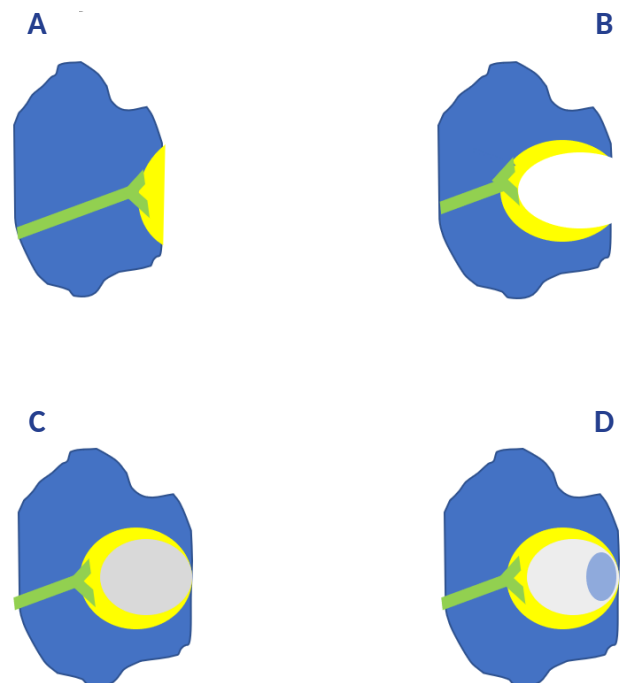
οντογενετικές φάσεις, όπως από υδρόβιους προγόνους, κοινούς με τα ψάρια. Τόσο στα σπονδυλωτά της θάλασσας (όπως τα ψάρια) όσο και σε σπονδυλωτά της ξηράς οι οφθαλμοί είναι απλοί διαθλαστικοί, αλλά στην περίπτωση των απλών οφθαλμών σε υδρόβια είδη η διάθλαση γίνεται σχεδόν εξ ολοκλήρου από τον φακό ενώ στην περίπτωση των απλών οφθαλμών σε είδη της ξηράς το μεγαλύτερο μέρος της διάθλασης γίνεται από τον κερατοειδή (στον άνθρωπο τα 2/3 της συνολικής διαθλαστικής ισχύος). Παραμένει όμως στον ανθρώπινο οφθαλμό ένα ιδιαίτερο χαρακτηριστικό του φακού των υδρόβιων σπονδυλωτών ειδών, δηλαδή η δυνατότητα μεταβολής της διαθλαστικής ισχύος (προσαρμογή) που προσφέρει ισχυρό εξελικτικό πλεονέκτημα, αν και στον άνθρωπο γίνεται με τελείως διαφορετικό τρόπο (μεταβολή του πάχους του φακού) από τους θαλάσσιους σπονδυλωτούς οργανισμούς (προσθιοπίσθια μετατόπιση του φακού). Στην πραγματικότητα ο ανθρώπινος οφθαλμός υπολείπεται σε εξειδικευμένες οπτικές ικανότητες υψηλού επιπέδου σε σχέση με άλλα ζωικά είδη, π.χ. δεν έχει την εξαιρετική οπτική οξύτητα των πτηνών-θηρευτών ούτε το ευρύ οπτικό πεδίο των θηραμάτων. Ωστόσο, αυτό που του λείπει σε εξειδικευμένη ικανότητα το κερδίζει σε δυνατότητα εκτέλεσης πολλών διαφορετικών λειτουργιών (ικανοποιητική οπτική οξύτητα και σχετικά ευρύ οπτικό πεδίο, χρωματική αντίληψη, διαθλαστική μεταβολή σε διαφορετικές αποστάσεις προσήλωσης, προσαρμογή στο φως και το σκοτάδι). Αυτή η πολυεπίπεδη λειτουργικότητα και ευελιξία του οπτικού συστήματος αποτέλεσε μηχανισμό συνεξέλιξης με τις νοητικές λειτουργίες συμβάλλοντας στη βιολογική και πολιτισμική ταυτότητα του σύγχρονου ανθρώπου.

1.2 Εμβρυολογία του οφθαλμού

Στο εμβρυολογικό στάδιο του γαστριδίου (gastrula), δηλαδή 14-15 ημέρες μετά τη γονιμοποίηση, διακρίνονται 3 βλαστικά στρώματα ή δέρματα, το εκτόδερμα (το στρώμα πιο κοντά στο άμνιο που θα δημιουργήσει το νευρικό σύστημα, το δέρμα και τα περισσότερα τμήματα του οφθαλμού), το μεσόδερμα (μια μέση στιβάδα που θα δημιουργήσει τα αιμοφόρα αγγεία, τους μύες, μέρος του ουροποιογεννητικού συστήματος, τα οστά του οφθαλμικού κόγχου και τους εξοφθάλμιους μύες) και το ενδόδερμα (μια εσωτερική στιβάδα που θα δημιουργήσει το μεγαλύτερο μέρος του πεπτικού και αναπνευστικού συστήματος αλλά δεν θα συμμετάσχει στη δημιουργία του οφθαλμού). Η γένεση του οφθαλμού στο ανθρώπινο έμβρυο αρχίζει λίγες εβδομάδες μετά τη γονιμοποίηση ως μια συρροή κυττάρων στην πρόσθια επιφάνεια του αρχέγονου νευρικού σωλήνα. Η δημιουργία του νευρικού σωλήνα (neurulation) εκκινά κεφαλικά και προχωρεί ουραία με εκτοδερμικά κύτταρα (νευροεκτόδερμα), που δημιουργούν πάχυνση δεξιά και αριστερά ενός κεντρικού άξονα, ώστε δημιουργούνται παράλληλες νευρικές πτυχές που διαχωρίζονται από αύλακα (neural groove). Η αύλακα αυτή σταδιακά κλείνει μετατρέπόμενη σε νευρικό σωλήνα (neural tube). Κατά τη σύγκλιση κύτταρα μεταναστεύουν παράλληλα και κατά μήκος του σωλήνα δημιουργώντας τη νευρική ακρολοφία (neural crest) από την οποία θα προκύψουν τα γάγγλια του αυτόνομου συστήματος, τα περισσότερα σωματικά νεύρα, οι ινοβλάστες στον κερατοειδή, σκληρό και στρώμα της ίριδος, το ενδοθήλιο του κερατοειδή και οι μυοβλάστες από τους οποίους θα δημιουργηθεί ο ακτινωτός μυς. Αντιθέτως, ο εγκέφαλος, ο νωτιαίος μυελός, τα οφθαλμοκινητικά νεύρα, ο αμφιβληστροειδής, ο σφιγκτήρας και διαστολέας μυς της ίριδας και το μελάγχρουν επιθήλιο του αμφιβληστροειδή θα δημιουργηθούν από το νευροεκτόδερμα. Μετά την ολοκλήρωση της διαμόρφωσης του νευρικού σωλήνα, το εκτόδερμα στο έμβρυο έχει διαχωριστεί σε 2 περιοχές, μια εν τω βάθει (νευροεκτόδερμα, που αντιστοιχεί στον νευρικό σωλήνα) και μια επιτολής (επιφανειακό εκτόδερμα). Από το επιφανειακό εκτόδερμα θα προκύψουν το επιθήλιο κερατοειδή και επιπεφυκότα, το δέρμα και οι αδενικοί σχηματισμοί των βλεφάρων, ο φακός και το μεγαλύτερο μέρος της αποχετευτικής δακρυϊκής οδού.

Θα μπορούσε να ειπωθεί ότι η εμβρυολογική διάπλαση του οφθαλμού μοιάζει με αυτή της διάπλασης του εμβρύου συνολικά με την έννοια ότι και οι 2 διαδικασίες εμπεριέχουν τη διαδικασία της γεω-

μετρικής μεταβολής από μια επίπεδη πλάκα κυττάρων σε μια κοίλη δομή, με κύρια διαφορά όμως ότι στην περίπτωση του εμβρύου πρόκειται για σωλήνα (ενθυλάκωση γύρω από άξονα) ενώ στην περίπτωση του οφθαλμού πρόκειται για σφαιροειδή σχηματισμό (εγκύστωση γύρω από σημείο). Η ανάπτυξη του οφθαλμού ξεκινά στον αρχέγονο πρόσθιο εγκέφαλο (forebrain) ως εντυπώματα (pits) που μετατρέπονται σε κυστίδια (vesicles) συνδεδεμένα με μίσχο (optic stalk) με τον νευρικό σωλήνα (**Εικόνα 1.3**). Η σύγκλιση του οφθαλμικού κυστιδίου προάγει και τον σχηματισμό του φακού από το επιφανειακό εκτόδερμα μέσω της δημιουργίας μιας εκτοδερμικής πάχυνσης του πλακωδίου του φακού (lens placode) στο σημείο που το οφθαλμικό κυστίδιο είναι εγγύτερα στο επιφανειακό εκτόδερμα. Το πλακώδιο μετατρέπεται σε κυστίδιο φακού (lens vesicle) που εμβυθίζεται στο οφθαλμικό κυστίδιο μετατρέποντάς το σε κύπελλο (optic cup). Αυτό το οπτικό κύπελλο είναι ασύμμετρο στον κατακόρυφο άξονα, με μια βαθιά εντομή στην κατώτερη επιφάνειά του, τη λεγόμενη χοριοειδική σχισμή (choroidal fissure). Αυτή η ασυμμετρία οφείλεται σε ασύγχρονο κυτταρικό πολλαπλασιασμό στα τοιχώματα



Εικόνα 1.3. Εμβρυολογία οφθαλμού. Εντύπωμα (pit) αρχέγονο πρόσθιο εγκέφαλο συνδεδεμένο με μίσχο με το νευρικό σωλήνα (A), μετατροπή σε κυστίδιο (B) που συγκλείεται (C), Πράγμα που οδηγεί στο σχηματισμό του φακού από το επιφανειακό εκτόδερμα μέσω της δημιουργίας μιας εκτοδερμικής πάχυνσης του πλακωδίου του φακού (D).