

GÖZÜN EVRİMİ

Şayeste Çağıl İnal

Uzm. Bio., Fizyoloji Anabilim Dalı
Tıp Fakültesi, Ankara Üniversitesi, Ankara
inalscagil@gmail.com

ÖZET

Evrim kuramının bugün geldiği noktada, canlılara ait bütün sistemlerin ve sistemlere ait tüm yapıların evrimini derinlemesine çalışmak mümkündür. Milyarlarca yıl önce yaşamını sürdüren mikroskobik organizmaların, çok karmaşık canlılara nasıl ve neden evrildiğinin morfolojik, fizyolojik, genetik ve moleküler olarak incelenmesi, organizmaların bugünkü fizyolojik sistemlerini anlamak bakımından oldukça önemlidir. Canlıların varlıklarını sürdürmesinde hayati işleve sahip olan duyu sistemlerinden birisi olan görme ve onun temel organı olan göz, bahsedilen bu ekseninde uzun süre boyunca çalışılmıştır. Morfolojik karşılaştırmalarla başlayan gözün evriminin anlaşılma süreci, moleküler ve genetik yöntemlerin gelişmesi ile birlikte hız kazanmış, evrim ağacındaki canlıların göz sistemlerinin hangi süreçlerden geçtiği anlaşılmaya çalışılmıştır. Geniş çerçeveden bakıldığında gözün belirli temel yapılara sahip olduğu gözlenmekte, milyarlarca yıl içerisinde de organizmaların buldukları çevreye bağlı olarak farklı göz yapılarına sahip olduğu anlaşılmaktadır. İlkel mikroorganizmalardan itibaren varlığını koruyan fotopigment opsin ve yüksek korunum gösteren, gözün gelişiminde yer alan pax6 geni gibi örnekler gözün evriminde ortak bir başlangıç olduğuna işaret etse de benzer göz tiplerinin evrim süresince farklı zamanlarda ve farklı canlı gruplarında tekrar tekrar ortaya çıkışı yakınsak ve paralel evrime de bir örnektir. Gözün evrimine dair birikimlerin oldukça yoğun olduğu bellidir, ancak henüz bilinmeyen pek çok nokta aktif olarak çalışılmaktadır.

Anahtar Kelimeler: Göz, Görme Sistemi, Evrim, Omurgalılar, Fotoreseptörler.

GİRİŞ

Yaşamın sürdürülebilirliğinde büyük önem taşıyan göz, yapısı ve mekanizması bakımından çok sayıda araştırmacının odak konusu olmuştur. Özellikle insan gözü fizyolojik olarak ayrıntılı bir şekilde çalışılmıştır. Gözün karmaşık yapısı ve gösterdiği çeşitliliğin yanı sıra, bazı hayvanlarda gözün kaybolmuş olması gözün geçirdiği evrimsel süreçlerin araştırılmasını gerekli kılmıştır. Bu bağlamda fosiller ile günümüzdeki organizmaların karşılaştırılması, bir zamanlar gözün nasıl çalıştığının ve evrimsel olarak geçirdiği süreçlerin anlaşılmasına büyük katkı

EVOLUTION OF THE EYE

ABSTRACT

In this day and age, the theory of evolution provides an extensive study ground for the evolution of all systems and their structures. Studying how and why billions of years old microscopic organisms have evolved into extremely complex living beings by using morphological, physiological, genetic and molecular approaches is important in order to understand the physiological systems of organisms today. One of the sensory systems, which has a vital role for organisms' survival, is vision and along with its main organs, eyes, it has been studied for a long time on this basis. The process of understanding the evolution of the eye started with morphological comparisons, gained momentum with the development of molecular and genetic methods and thus changes in the visual system of the organisms in the evolutionary tree were tried to be understood. From a broader perspective, it can be seen that the eye has basic structures and over billions of years, organisms developed different eye structures depending on their environment. Although findings like the photopigment opsin, which has been existing since primitive microorganisms, and the highly conserved gene pax6, which has a role in the development of the eye, indicate a common beginning in the evolution of the eye, the re-emergence of similar eye types at different times and in different organisms during evolutionary process provides an example to the convergent evolution. It is obvious that the knowledge on the evolution of the eye is quite dense, however many unknown subjects are still being studied actively.

Keywords: Eye, Visual System, Evolution, Vertebrates, Photoreceptors.

sağlamaktadır.

Charles Darwin, Türlerin Kökeni'nde, göz gibi mükemmel ve karmaşık bir yapının doğal seçimle açıklanabileceği düşüncesini kendi deyimiyle "absürd" bulduğunu söylemiş, hatta bunu bir itiraf olarak tanımlamıştır (Darwin, 1859; s. 154). Ancak Darwin bu "itirafın" devamında, uygun koşulların oluşması durumunda, gözdeki farklılıkların kullanışlı olduğu durumlarda doğal seçim üzerinden kompleks bir göz yapısının oluşabileceğinin teorik olarak mümkün olduğunu belirtmektedir. Mendel'in henüz yeniden keşfedilmediği bu dönemde Darwin'in karmaşık göz yapısına dair bu

söylemi, evrim karşıtlarının sıklıkla kullandığı bir alıntı olmuştur. Genetiğin ve moleküler biyolojinin giderek gelişmesi, yeni yöntemlerin ortaya çıkışı ve paleontoloji başta olmak üzere çeşitli disiplinler arası yaklaşımlarla günümüzde gözün evrimsel gelişimine dair önemli bilgiler elde edilmiştir.

GÖZE EVRİMSEL BAKIŞIN KISA BİR TARİHİ

1883'te Bristol'de göz cerrahı olan Richardson Cross, görmenin evrimine dair ilk derslerden birini vermiştir (Cross, 1915). Cross dersinde, en basit görme organında bir pigment birikimi olduğunu, bu duyarlı alanın üstünde kalınlaşan bir lens yapısı ile ışığı konsantre ettiğini belirtmiş, ayrıca bu basit yapıdan temel alan daha karmaşık bir göz yapısı olduğunu öne sürmüştür. Cross bu uzun derste tek hücreli canlılardan başlayarak insana kadar çok sayıda farklı şubeye ait canlıların göz yapısını ve benzerliklerini değerlendirmiştir.

Cross'un ardından, 1926'da, yine bir cerrah olan Elliot Smith'in Cavendish'te görme ve evrim üzerine verdiği dersin bir kısmı British Medical Journal'da yayınlanmıştır (Smith, 1926). Smith'in konuşması Cross'unkinden farklı olarak, gözdeki ve görmedeki evrimin insanın diğer canlılardan ayrılmasındaki rolüne odaklanmıştır. Cross, insanların birbirinin davranışlarını gözlemleyerek alet kullanımı, yüz ifadeleri, cinsel seçim gibi hayatta kalımı ve sosyal hayatı düzenleyecek önemli koşulları öğrendiklerini belirtir. Bunun yanı sıra gözün dilin evriminde temel bir yer aldığını, işitsel sinyallerin görsel bir sembole çevrilmesinde ve iletişimin yazılı hale geçirilmesiyle toplumsal değişimlerin hızlanmasında yadsınamaz bir öneme sahip olduğuna işaret etmektedir. Cross'un bu konuşması göze yapısal olarak odaklanmasa da gözün evrimi ve beyin yapılarındaki ilişkili değişiklikleri içeren ilk metinlerden biri olması bakımından önemlidir.

1955'te Amerikalı John Zettel Jr., o döneme kadar çeşitli hayvanlardaki göz yapılarını karşılaştıran bir derleme yazmıştır. Bu derlemeye göre, Annelida (solucanlar), Arthropoda (eklembacaklılar) ve Mollusca (yumuşakçalar) dâhil çeşitli omurgasızlar ile bütün omurgalı hayvanların belirgin bir göz organizasyonu mevcuttur. Zettel, en basit omurgalının bile gözlerinde lens, kornea, retina, fotoreseptörler ve dış oküler kaslardan oluşan tam bir sistem olduğunu belirtmektedir. Bununla birlikte, omurgalı embriyolojisine bakıldığında, internal tübüler bir merkezi sistem olmaksızın kompleks bir göz yapısından bahsedilemeyeceğini söyler. Bu makalede çeşitli omurgalıların göz yapıları karşılaştırılmış, temel olarak gözün akomodasyonun (uyum sağlama)¹ farklı mekanizmalarından bahsedilmiştir.

Gözün morfolojik ve hücrel karşılaştırmalarla araştırılmasının üstüne, gelişen moleküler ve genetik yöntemler gözün evrimsel sürecinin anlaşılmasını

kolaylaştırmıştır. Özellikle 2000 yılından sonra gözün evrimine ait literatür büyük bir hızla genişlemiştir ve genişlemeye de devam etmektedir. Uzun bir süre, Ernst Mayr'ın de aralarında bulunduğu çoğu evrimsel biyolog, göz yapısının bütün hayvan şubelerinde en az 40 - 60 defa evrimleştiğini düşünmüştür (Gehring, 2005). Temelde ne kadar benzer olsa da farklı gruplarda farklı göz yapılarının varlığı gözlerdeki evrimsel değişikliklerin gruplar içinde bağımsız olarak gerçekleştiğinin düşünülmesine neden olmuştur. Ancak genetik ve moleküler çalışmalar sonucunda keşfedilen, bütün göz sistemlerindeki ortak gen ve transkripsiyon faktörlerinin sayısı giderek artmakta ve tüm hayvanlarda ortak bir görme sistemi olduğuna işaret etmektedir (Nilsson ve Arendt, 2008). Bütün bu çalışmalarla gözün temel yapısının ortak bir kökenden geldiği düşüncesi öne çıkmıştır (Gehring, 2005). Ernst Mayr de 2001 yılında yayınlanan *What Evolution Is* isimli kitabında bu görüşün artık doğru olmadığını belirtmektedir (Mayr, 2001).

GÖZÜN EVRİMİNDE TEMEL UNSURLAR

Fotoreseptörler

Hayvanları yalnızca Animalia alemi olarak ele almak, gözün evrimi konusunda yanıltıcı olur ve bu nedenle protist genel ismi ile anılan tek hücreli ökaryotlar da incelenmelidir. Elbette bu tek hücreliler içinde gerçek bir gözden bahsetmek mümkün değildir ancak öglena (*Euglena granolata*) gibi flagellat tipte tek hücrelilerde bulunan göz noktaları, gözün evriminin başlangıcı için önemlidir. Bitki ve hayvanlara çok uzak olan bu canlılar, endosimbioz sonucu evrimleşen kloroplastı içermektedir ve göz noktaları sayesinde ışığa doğru hareket edebilirler (fototaksi). Öglena ile birlikte, flagellat bir başka tek hücreli olan *Chlamydomonas eugametos* göz noktaları bakımından derinlemesine incelenmiştir (Walne ve Arnott, 1967). Öglena fotoreseptör olarak bir flavoprotein içerirken, *Chlamydomonas* retiniliden proteini içermektedir (Wolken, 1977; Suzuki ve ark., 2003).

Dünyanın ilkel koşulları göz önünde bulundurulduğunda, ışığa duyarlı bu sistemin tam olarak ışığın hangi dalga boyuna duyarlı olduğu da bir seçim sürecidir. X ışınları ve gama ışınları hücrelere zarar verip herhangi bir görüşü ortadan kaldırırken, radyo dalgaları gibi uzun dalga boyları ise yeterince enerji taşımadığından çevredeki farklılığın algılanmasını zorlaştıracaktır. Bu açıdan bir fotoreseptörün² en iyi bugün görülebilir ışık spektrumu olarak tanımladığımız dalga boylarında uyarılabilmesi daha olasıdır. Bu nedenle ilkel dönemdeki tek hücrelilerin sahip olduğu fotoreseptörlerin ilkel dönemin koşullarına uygun dalga boyuna duyarlı olması beklenmektedir (Schwab, 2018).

Hayvanlarda fotoreseptörlerde ışığa hassasiyet gösteren proteinler opsindir. En basit hayvanlar olarak kabul edilen placozoalar ve süngerler hariç bütün hayvan

1 Görme sırasında bir objenin bulunduğu mesafeye göre gözün odağını fizyolojik olarak netleştirilmesi.

2 Işığa tepki veren bir protein.

şubeleri opsin sınıfından yedi-transmembran-proteini kullanır (Porter ve ark., 2012). Opsinler tip I ve tip II olarak ikiye ayrılır; tip I opsinler tüm hayvan şubelerine yayılmıştır; tip II opsinler ise temel olarak mikroorganizmalarda bulunur. Bu iki tip opsin birbirine yapısal olarak benzese de, dizi olarak birbirinden çok farklıdır ve üst düzeyde moleküler yakınsak evrim³ olarak düşünülmektedir (Oakley ve Speiser, 2015). Bununla birlikte, bu iki grup proteinin ortak bir kökenden geldiğine dair öneriler de mevcuttur (Mackin ve ark., 2014).

Opsinin G protein bağlı bir reseptörden evrimleştiği düşünülse de bunun öncesini ele alan evrimsel süreç henüz netleşmiş değildir. Bir kromofor⁴ olan ve A vitamininden çevrildiği bilinen retinal ile birleşen opsin, biyolojik olarak aktif bir şekilde ışığa duyarlı olan rhodopsini oluşturur ve bu rhodopsinin Archea'da enerji için proton pompası gibi görev yaptığı düşünülmektedir (Grote ve ark., 2014). Diğer ışığa duyarlı proteinler yerine opsinin seçiliminin sebeplerinden birisi, diğer moleküllerin farklı koşullarda hücre için zararlı olması, dolayısıyla rhodopsin kadar etkili ışık duyarlılığı sağlayamaması olarak düşünülmektedir (Schwab, 2018).

Opsin ve retinalin birleşimi iki farklı reseptör hücrelerine özgüdür. Bu hücreler, siliyer fotoreseptörler ve rhabdomerik fotoreseptörler, omurgalı ve omurgasızlarda bulunmaları açısından birbirlerinden farklıdır. Omurgalılarda siliyer fotoreseptörler, omurgasızlarda rhabdomerik fotoreseptörler daha sık gözlenmektedir ancak iki grupta da her iki reseptörün birlikte gözlenebileceğini öne süren araştırmacılar vardır (Lamb ve ark., 2008).

ORTAK GENETİK KÖKEN

Moleküler ve genetik çalışmalar, çeşitli gen ve transkripsiyon faktörlerinin gözün evriminde yer aldığını göstermektedir. Bu genlerden *pax* gen ailesinin daha erken ortaya çıktığı ve giderek evrime uğradığı düşünülmektedir; ilkel hayvanlardan süngerler ve sölenlerde *pax* ailesindeki ilkel formlardan biri olan *pax5*'in bulunması bu durumu desteklemektedir (Kozmik ve ark., 2003; Suga ve ark., 2010).

Meyve sineği *Drosophila* gözün gelişiminin incelenmesinde model bir canlı olmuştur ve detaylıca incelenmiştir (Baker ve ark., 2014). Bununla birlikte *Drosophila* genetik çalışmalarda eşsiz bir modeldir. Bu bakımdan gözün genetik temellerinin araştırılmasının *Drosophila* ile başlamış olması pek şaşırtıcı değildir. 1915'te genetikçi Mildred Hoge *Drosophila*'da kolayca fark edilebilecek bir gözsüzlük mutasyonu (*eyeless*; *ey* mutasyonu) bulmuştur. Bu mutasyona benzer bir mutasyon farelerde de bulunmuştur. İnsanlarda benzer bir fenotipe neden olan aniridia hastalığına neden olan mutasyon

3 Birbiriyle akraba olmayan türlerde gözlenen benzer biyolojik özelliklerin evrim süreci.

4 Moleküle rengini veren kısmı.

1991 yılında Ton ve ark. tarafından bulunmuştur. Aynı yıl, farelerdeki mutasyonun sebebi olan gen de tespit edilmiştir ve iki genin de oldukça korunmuş olan *Pax6* geni olduğu fark edilmiştir (Walter ve Gruss, 1991; Gehring, 2005). *Pax6* geni aynı zamanda *Drosophila*'daki *eyeless* genidir. *Drosophila* ile çalışan Gehring, aynı konuda farklı hayvan modelleri çalışan meslektaşlarının verileriyle birlikte böceklerden insanlara kadar oldukça korunmuş olan bu genin, gözün evrimi sırasında temel kontrol geni olduğunu öne sürmüştür (Gehring ve Ikeyo, 1999). Gehring'e göre *Pax6* anahtar genidir ve süreç boyunca farklı genler bu genin altındaki yolağa katılarak gözün yapısında değişimlere neden olmuştur.

Pax6 homolog genleri bilateral yapılı hayvanların hepsinde saptanmıştır. İlginç bir şekilde evrimsel süreçte gözlerini kaybetmiş olan *Caenorhabditis elegans* da *Pax6* genine sahiptir. Bu durum muhtemelen *Pax6* geninin farklı organlarda da anahtar gen olmasından kaynaklanmaktadır. Bu korunum, gözün ortak bir kökenden evrildiğini düşündürmektedir.

KAMERA GÖZ YAPISI VE BİLEŞİK GÖZ YAPISI

Basit gözlerden sonra gözlenen ilk ileri göz formu kamera stili göz yapısıdır. Fosillere bakıldığında en eski kamera göz tipi Kambriyen dönemi ortalarında sölenlerde gözlenmektedir ancak asıl ortaya çıkış zamanının Kambriyen'dan daha önce olduğu düşünülmektedir (Schoenemann ve ark., 2009; Zhao ve ark., 2013). Bu göz yapısı, kornea, lens, ekstraoküler kaslar ve bazılarında konjonktiva ile göz kapakları gibi aksesuar yapıları içerir. Bu gözlerle sahip tüm hayvanların birbirinden bağımsız ama yakınsak evrim geçirdiği düşünülmektedir (Ogura ve ark., 2004). Örneğin, insanda da, örümcekte de altı ekstraoküler kas vardır ancak embriyolojik ve fonksiyonel bakımdan bu kaslar birbirlerinden tamamen bağımsızdır.

Göz noktalarının üzerinde ışığa duyarlı hücrelerin yuvarı doğru bir kabartı oluşturması ile oluşan göz yapısına daha sonra bir lens, sıklıkla da ilk lensin proksimalinde⁵ kalan ikinci bir lens eklendiğinde ortaya "bileşik göz" yapısı çıkmaktadır. Her bir kabartıdaki kitin korneadan geçen ışık sekiz optik hücre üstüne düşer ve böylece her biri birbirinden bağımsız, kendi içinde kalan görsel birimler meydana gelir (Schwab, 2018). Her bir birime "ommatidium" adı verilmiştir. Her bir ommatidium bir "piksel" gibidir ve ommatidium miktarı elde edilen görselin keskinliğini etkiler (Nilsson, 2021). Bileşik tip gözün morfolojisi, altı farklı yapıya sahiptir ve her biri temelde aynı olsa da, organizmanın yaşadığı çevreye en iyi uyum sağlayacağı şekilde özelleşmiştir. Bu göz tipi temel olarak antropodlarda gözlenir.

KAMBRIYEN PATLAMASI EKSENİNDE GÖZÜN EVRİMİ

540 ile 530 milyon yıl Kambriyen döneminde gözlenen

5 Bir merkeze (genellikle vücuda) yakınlığı gösteren anatomik terim. Proksimal yakın, distal uzak olduğunu ifade eder.



Şekil 1. (Sol) Bir siğir sineğinde bileşik tipte göz yapısı. (Sağ) İnsan gözü kamera tipte göz yapısındadır.

çeşitlilikteki patlamının gözle ilişkili olduğuna dair bir hipotez mevcuttur. Gözdeki evrim ile birlikte çevresinin daha fazla farkında olan canlılar, avcıdan kaçmak, daha uygun saklanma yerleri keşfetmek, yeni besinleri bulmak gibi avantajlara sahip olurken, bir yandan da bu duruma bağlı olarak giderek artan rekabet nedeniyle daha fazla seçilimle karşılaşmışlardır.

Bu dönemde görmedeki iyileşmenin, Kambriyen döneminde farklı türlerin açığa çıkmasını tetiklediği düşünülmektedir. Günümüzde yaklaşık 36 şubeden (bu sayı 31 ile 36 arasında değişmektedir) oluşan hayvanlar alemi içinde 3 tanesi (arthropoda (eklembacaklılar), mollusca (yumuşakçalar), chordata (omurgalılar)) bugünkü modern tanımıyla görmeyi sağlayan gözlerle sahip canlıların %96'sını oluşturmaktadır ve Kambriyen patlamasının yaşandığı dönemde var olmuşlardır.

İlkel göz yapılarının evrimsel olarak incelenmesi, gözün yumuşak dokusunun fosilize olmaması nedeniyle oldukça zordur. 1970'te Seilacher tarafından *Konservat-Lagerstätten* olarak tanımlanan, yumuşak dokulu fosil biyotalarının varlığı, bu tür organların incelenmesinde oldukça önemlidir. Çin'de bulunan Chengjiang bölgesindeki Chengjiang biotası, Erken Kambriyen fosilleri bakımından oldukça zengindir. Yaklaşık 520 milyon yıl öncesinden fosilleri barındıran bu biota incelendiğinde, göz yapılarının büyük bir çeşitlilik gösterdiği gözlenmiştir. Ayrıca bu fosiller, hayvanlar âleminin en eski göz yapılarını barındırması bakımından büyük öneme sahiptir. Bu biota içerisinde 230'dan fazla hayvan türü tanımlanmıştır (Zhao ve ark., 2012). Bu biotada saptanmış göz tipleri, daha yeni hayvan türlerinde, özellikle artropodlarda gözlenmektedir.

Bilinen en ilkel göz fosili *Olenellus fowleri* adlı trilobitler (Schwab, 2018). Arthropodadaki bileşik göz üniteleri olan ommatidumlardaki kalsitlerin taşı yapılarının korunması ile fosillerde net bir şekilde gözlenebilmiştir. Trilobitlerin Kambriyen'dan önce ortaya çıktığı düşünülse de *Olenellus*'taki bu yapının erken Kambriyen döneminden olduğu varsayılmaktadır.

Chengjiang biotasında oldukça baskın olan artropodların gözleri, çeşitli göz yapılarının neden ortaya çık-

tığını ve neden kaybolduğunu açıklayabilmektedir. Bileşik göz yapısının ilk olarak Kambriyen döneminde açığa çıktığı düşünülmektedir. Bu göz tipi annelidler ve yumuşakçalarda da gözlenmektedir, ancak bu tip gözün en üst düzey hali arthropodada mevcuttur. İki sınıfa ayrılan bileşik göz yapısı bu sınıflar içinde de farklılıklar gösterir. Bileşik gözler arasında en eski yapı apozisyon gözlerdir ve diğer tipte bileşik gözlerle evrimleştiği düşünülmektedir (Gaten, 1998). Ancak daha uzak akrabalarda bile benzer göz yapılarının gözlenmesi nedeniyle bu düşünce henüz netlik kazanmamıştır. Yine de bileşik gözler bütünüyle düşünüldüğünde anatomik ve fizyolojik araştırmalara göre bütün bileşik göz tiplerinin homolog olduğu kesindir (Land ve Nilsson, 2002).

BİR GÖZ NOKTASINDAN BİR GÖZÜN OLUŞUMUNA

İlginç bir şekilde, tek hücreliler içinde bulunan dinoflagellatlarda bahsedilen basit göz noktalarının aksine, kamera tipi göze oldukça benzeyen kompleks yapılar vardır (Hayakava ve ark., 2015). Bu canlılarda sinir sistemi olmadığından gerçek bir imge algısı olmadığı düşünülmekte, ancak görsel mekanizmanın veya işlevinin ne olduğu tam bilinmemektedir.

İlkel hayvanlardaki göz noktasının üstünde konkav bir kup oluşmasıyla uzaysal enformasyonun duysal olarak işlenmesi başlamıştır. Bu tip göz yapıları çoğunlukla yumuşakçalarda gözlenmektedir ve yaklaşık 10 farklı göz tipi tanımlanmıştır. Bunların arasında en ilginç göz yapısı deniztaraklarında bulunur. Bu canlılarda kristalize lens ve iki retina katmanı ile görselin en dıştaki katmana yansıtılması ile görüş sağlanır. İki katmandaki reseptörler de birbirlerinden farklıdır. Yapıdaki bu detaylı değişikliğin aksine, deniztaraklarında gerçek bir beyin yapısı bulunmadığından bu gözler yalnızca ışık varlığı ve harekete ilişkin enformasyon sağlayabilmektedir. Yine yumuşakçalardan notilus, iğne başı (pinhole) tipi göze sahiptir ancak bu gözde lens ve kornea yoktur; bu canlıların yaklaşık 500 milyon yıl önce ortaya çıktığı düşünülürse bu basit yapı daha iyi anlaşılabilir. Evrimsel olarak daha genç olan ahtapotlar ise daha karmaşık bir göz yapısına sahiptir ve lens, göz bebeği (pupilla) ile gelişkin bir ekstraoküler kas yapısını içerir. Bu ekstraoküler kas miktarı 7 ile 14 arasında değişirken, oluşan görüntü de daha detaylı elde edilmektedir. Deniz salyangozları (limpetler) bu tip göze sahip canlılardır. Bu konkav yapının birleşerek ortada iğne deliği kadar boşluk bıraktığı gözler yumuşakçalardan deniz kulaqları ve notiluslarda gözlenir. Kristalleşmiş lenslerin eklenmesi ise evrimsel süreçte daha geç gerçekleşmiştir ve bu durum farklı organizmalarda lenslerin farklı maddelerle oluşturulmasıyla açıklanmıştır. Omurgasızlarda lens çoğunlukla çeşitli kristalinler ve özgün proteinler içerirken, omurgalılarda kristalinlerin yanı sıra sıklıkla ısı şok proteinleri içermektedir. Lenslerdeki bu farklılık onların fiziksel özelliklerini de değiştirdiğinden, gözlerin yapısında değişimler de kaçınılmaz olmuştur (Shwab, 2018).

Omurgalılarda Gözün Evrimi

Kambriyen patlaması omurgalılarının başlangıcı için önemli bir dönemdir. Konodontlar (ilkel yılan balıkları) omurgalılarının evrimindeki ilk canlılar olarak kabul edilmektedir. Omurgalılarda gözün evriminin günümüzden yaklaşık 500 milyon yıl önce kemikli yapıların evrilmesinden önce başlaması nedeniyle fosil kayıtlar oldukça azdır. Bu nedenle evrimsel süreçte omurgalılarda açığa çıkan ve devamında daha iyi bir alternatif nedeniyle ortadan kaybolan göz tiplerinin bilinmesi mümkün değildir. Bu nedenle dönemdeki omurgalılara en yakın canlıların ve onların yakın akrabalarını göz bakımından değerlendirmek, evrimsel süreci anlayabilmek açısından yararlıdır.

Omurgalılarının evrimine kadarki süreçte fotoreseptörler, retina, lens gibi kompleks göz yapıları oluşmuş olsa da gelen bilginin tam anlamıyla bir görsel olarak değerlendirilmesi için gerekli kompleks sinir sistemi henüz yoktur. Bu nedenle omurgalılardaki gözün evrimini, sinir sistemi evrimi ile birlikte incelemek gereklidir. Yaklaşık 550 milyon yıl önce, omurgalılarda nöral dokunun bir nöral tüp oluşturarak beyin ve omuriliği meydana getirdiği düşünülmektedir. Lamb ve arkadaşları, çoğu omurgasızda belirgin olan siliyer fotoreseptörler ile birlikte, omurgalılarda öne çıkacak olan rhabdomerik fotoreseptörlerin bu tüp içerisinde belirgin bir yerleşimi olduğunu öne sürmüştür. Buna göre, nöral tüp duvarında bulunan siliyer fotoreseptörler, tüpün dış tarafında bulunan rhabdomerik fotoreseptörlerle sinaps yapar halde bulunur ve bu reseptörler projeksiyon yaparak beyne gidecek duyu aksonlarını meydana getirir (Lamb ve ark., 2008).

Kambriyen dönemindeki omurgalılara en çok benzeyen bugünkü çenesiz balıklar, bugünkü kafatasızların (cephalocordata) en yakın akrabaları olarak tanımlanmaktadır. Bu canlılarda gözler kamera tipidir ve bu tip göz omurgalılarda baskın halde devam eder. Taşemenler (dişli çenesiz balıklar) en ilkel omurgalı ailesi olarak düşünülmektedir ve göz tipleri ilkel omurgalılar için önemli bir örnektir. Bu canlıların gözleri olgun kamera tipidir ve 3 veya 4 tanesi daha ileri balıklarda bulunan beş fotopigment içermektedir. Yetişkin taşemenlerin gözlerinde bulunan retina balıklardakine ve hatta bazı memelilerinkine benzerlik gösterir. Bu kamera tipi göz şekli her ne kadar modifikasyonlara uğrasa da evrim süreci boyunca temelde değişim göstermez. Balıklarda da benzer göz tipi mevcuttur ancak daha karmaşık damarlanma ve retina yapısına sahiptir. Devonian döneminde oldukça gelişen balıklardaki kamera göz yapısı vücuda göre daha büyük, sabit göz bebeği (pupilla), yassı kornea, büyük, yuvarlak ve hareketli lensi içermektedir.

Temelde bilinen haliyle fotoreseptör aracılı transdüksiyon üzerinden görüşün gerçekleşmesine dair tasarım, omurgalılarda da büyük oranda değişime uğramamıştır. Omurgalılardaki gözün evrimi sucul hayata veya karasal

hayata adaptasyon ekseninde gerçekleşmiştir. Bununla birlikte kara hayvanlarındaki diurnal (gündüzcül) ve nokturnal (gececi) yaşama farklılığına bağlı olarak, gözlerin ortamdaki ışığa göre en iyi şekilde görüş sağlamak üzere evrimleştiği gözlenir. Örneğin, ışığa oldukça hassas olan ve renkli görüşün sağlanmasında rol alan koni hücreleri diurnal canlılarda daha fazla bulunurken, kısıp ışıkta ışığa yüksek hassasiyet gösteren çubuk hücreleri nokturnal canlılarda daha baskın gözlenmektedir. Benzer modifikasyonlar, denizin daha derin ve dolayısıyla daha karanlık kısmında yaşayan su omurgalılarında da gözlenmektedir.

Tetrapodların (dört ayaklılar) karaya çıkışı ile birlikte omurgalılarının göz yapısı ciddi anlamda değişikliğe uğramıştır. Sucul hayvanlardan kara hayvanlarına geçiş formu olarak görülen Tiktaalik, amfibilerin karasal ortama adaptasyonda geçirmek zorunda kaldığı temel değişikliklerin anlaşılmasında yardımcı olmuştur. Su ortamından hava ortamına geçişle birlikte buna uyum sağlamak için gözde çeşitli değişiklikler gerçekleşmiştir. Sudan karaya geçişte göz için iki problem vardır; gözün kuruması ve ortam geçişinden dolayı odaklanma⁶. Bu problemlerin giderilmesi, korneanın daha dik konuma gelmesi ve daha şeffaf olması, lensin düzleşmesiyle birlikte, ikinci göz kapağı adı verilen niktitanlar ve dış göz kapaklarının oluşumuyla sağlanmıştır (Mohun ve Davies, 2019).

Bazı amfibiler, binoküler⁷ görmeye doğru evrimleşme göstermiştir. Çoğu balıkta görmede tam bir çaprazlaşma gözlenirken, çoğu memeli kısmi çaprazlaşmaya sahiptir. Bu kısmi çaprazlaşmanın erken amfibilerde gerçekleştiği düşünüldüyse de evrimsel süreçte en az dört defa optik çaprazlaşmanın ortaya çıktığı görüşü öne çıkmıştır (Larsson, 2013). İribaşlarda, balıklar gibi tam çaprazlaşma mevcutken, metamorfoz sırasında kiazma noktasında eşit sayıda iki tarafa doğru giden retinal çıktılar gözlenir (Skarf ve Jacobson, 1974). Bu çaprazlaşma ile birlikte görülen cismin üç boyutlu şekilde algılanması sağlanmaktadır.

Amniyotik yumurtanın evrimleşmesiyle birlikte, üremek için suya bağlı kalmayan hayvanlar karada yayılmaya başlamış ve sinapsidler (memeli öncülleri) ile sauropsidlere ait çok sayıda farklı türün evrimi gerçekleşmiştir (Schwab, 2018). Sauropsidler içinde bulunan sürüngenler ve kuşların sklerasında kıkırdaksı yapılar gelişmiştir ve daha hızlı, daha kesin ve daha aydınlık görüntülerin oluşumu için akomodasyonda yer alırlar. Bu akomodasyonda lens memelilerde olduğu gibi yuvarlaklaşmaz, aksine siliyer cisimcik ve kornea arasında sıkışır (Shimizu ve ark., 2009). Yer

6 Işığın yönü farklı ortama girdiğinde, ortamın özelliğine bağlı olarak yön değiştirir. Bu durum kırılma olarak adlandırılır. Bu kırılma, ışığın tam retina üzerine düşüşünü, yani görüşün netliğini değiştirir. Sudan karaya geçişte bu durum oldukça belirgin hale gelmiştir ve bunu düzeltmek üzere gözde çeşitli değişimler meydana gelmiştir.

7 İki gözle birlikte bir cismin tek görülmesi. Her iki gözden gelen bilgi birleştirilerek tek bir görsel olarak algılanır.

altında yaşama sürecinde akomodasyon özelliğini kaybeden yılanlar, yeryüzüne çıktıkları zaman lenslerin hareketiyle akomodasyon sağlamaya evrimsel olarak geri dönmüşlerdir (Blackburn, 1984; Simoes ve ark., 2015). Bu akomodasyon şekli balıklardakine analogdur fakat homolog değildir (Schwab, 2018). Kuşlardaki sklerada pekten adı verilen bir yapı mevcuttur. Pekten yüksek damarlanma gösteren ve oldukça pigmentli bir yapı olup, insanlardaki gibi damarlı bir retinaya sahip olmayan kuşlarda gözün iç kısımlarının beslenmesinde rol oynadığı düşünülmektedir (Shimizu ve ark., 2009). Tüm bunların yanı sıra, kuşlar özellikle göz büyüklüğünün beyin büyüklüğüne oranı bakımından büyük farklılık göstermektedir. Kuşlar, karasal omurgalılar arasında en büyük gözlere sahiptir ve gözün beyne oranı insanlardan çok daha büyüktür. Kuşlardaki göz büyüklüğünün sebebi, hızlı hareket eden hayvanların gözlerinin büyük olması gerektiğini öne süren Leuckart'ın Kuralı ile ilişkilendirilmektedir ve kuşlarda özellikle uzaysal çözünürlükteki keskinliğinin artışı bunun bir sonucu olarak düşünülmektedir (Hall ve Heesy, 2011). Bununla birlikte kuşlarda beyin ve göz büyüklüğünün birlikte evrimleştiği, bunun nedeninin de nokturnal aktivite ve avın hareketliliği olduğu öne sürülmüştür (Garamszegi ve ark., 2002).



Şekil 2. Nokturnal olan baykuşlar, kuşlarda büyük göz ve avlanma ilişkisinin önemli örneklerindedir.

Synapsidler amniyotlardır ve önce monotremelere (yumurtlayan memeliler), ardından memelilere doğru evrim sürecinden geçmişlerdir. Monotremeler sürüngen ve kuşlara daha yakın göz yapısına sahiptir. Monotremeleri skleradaki kırırdağı kaybeden keseliler takip eder.

Plasentalı memelilerin evrimsel gelişimi, Meksika'nın Yucatan Yarımadası'na düşen meteor sonrasında oldukça hızlanmıştır ve çeşitlilikleri giderek artmıştır (Springer ve ark., 2017). Dinozorların yok oluşundan önce memeliler gece yaşamaya alışmış, göz yerine koku, işitme gibi duyuların evrimleşmesi gerçekleşmiştir (Maor ve ark., 2017). Yine ilgili olarak, ışığı daha fazla almak için kornea genişlemiştir. Memeli gözleri nokturnal sürüngen ve kuşlara benzer bir yapıda olsa da primat ve insanlarda gündüz ışığına uyum sağlamış gözler olduğu saptanmıştır (Hall ve ark., 2012). Suda yaşayan memeliler ise hem sudaki yaşama, hem su dışındaki görüşe adaptasyon sağlamıştır. Çoğu su memelisinde su içinde ışık kırılarak retina üzerine düşer ve su memelilerinin gözlerinde, hava ortamına geçtiğinde kırılmadığı değişime rağmen ışığın retinaya düşmesini sağlayacak mekanizmalar gelişmiştir. Ayrıca ışığın miktarını ayarlamak için türlere özgü göz bebeği (pupilla) ve iris kasları gözlenmektedir. Bu canlılarda gözün yapısı nokturnal memelilere oldukça benzerdir (Mass ve Supin, 2007).

Gözün evrimi süresince koni ve çubuk fotoreseptörlerinin retinadaki dağılımı türlere ve yaşam biçimlerine bağlı olarak farklılık göstermektedir. Nokturnal hayvanlar daha çok renksiz görüşle ilişkili çubuk reseptörlere sahipken, gün ışığında yaşayan ve keskin renkli görüşlü hayvanlarda koni reseptörler yaygın bulunmaktadır (Jacobs, 2009). Bununla birlikte renkli görüş tanımının, bilindik üç renkli görüşten farklı olduğuna dikkat edilmelidir. Renkli görüş balık, sürüngen ve kuşlarda morötesi ışık ile kızılötesi ışık arasında duyarlılığa sahip dört farklı fotopigment sayesinde mevcuttur. Memeliler, nokturnal dönemde bu pigmentlerin ikisini kaybetmiş, primatlar ise üçüncü pigmente sahip olacak şekilde evrimleşmişlerdir (Arrese ve ark., 2002). Yüksek primatlar haricinde plasentalı memelilerde üçlü pigment bulunmadığı bilinmektedir (Regan ve ark., 2001). 77 milyon yıl önce ortaya çıkan ve primatları oluşturan proprimatların dikromatik olduğu, Yeni Dünya maymunlarından ayrılan Eski Dünya maymunlarının bu üçüncü pigmente sahip olduğu düşünülmektedir. Ayrıca bu pigment balıklarda, sürüngenlerde ya da kuşlarda bulunan üçüncü tip pigmente benzememektedir (Schwab, 2018). Bu üçüncü tip pigmentin bu primatlarda orman içinde meyve arayışında evrimsel olarak avantaj sağladığından seçildiği düşünülmektedir (Surridge ve ark., 2003). Trikromasi üç fotopigment haricinde, gelen görselin yorumlanması ve karşılaştırılması için uygun nöral mekanizmayı da gerektirdiğinden, beyin ve gözün ya birlikte evrimleştikleri ya da duyuusal mekanizmaların evrimini uygun nöral mekanizmaların evriminin takip ettiği sanılmaktadır (Schwab, 20018).

İnsan ve primat göz yapısı birbirine oldukça benzer olsa da temel bazı yapılar bakımından birbirlerinden farklılık gösterirler. İnsanlarda sklerada pigmentasyon yoktur ve sklera dışarıya daha açıktır. Bu iki farklılığın temelinin davranış olduğu düşünülmektedir.

Sklerada pigmentasyon ve beyazlığın gözlenmemesi ile primatların bakışları diğerlerinden saklanır, böylece diğer bireylerle göz göze gelme veya avcılar tarafından fark edilme en aza indirilir. İnsanda ise gözde beyazlığın seçilebilmesi, sosyal açıdan önemlidir ve bakış ile iletişim kurma üzerinden avantajlı olduğu düşünülmektedir (Kobayashi ve Koshima, 2001).

SONUÇ

Göz yalnızca insanlar için değil, tüm canlılar için yaşamsal öneme sahip olan görme sisteminin başlıca organıdır ve ilkel tek hücrelilerin göz noktalarından bugüne evrim süreci içinde sürekli değişime uğramıştır. Gözün evrim sürecini tüm organizmalar açısından morfolojik, moleküler, fizyolojik ve genetik temelde anlatabilmek, kapsamının genişliği sebebiyle mümkün değildir. İnsanda gözün yapısı ve fizyolojik mekanizmaları oldukça detaylı bir şekilde aydınlatılmış olsa bile, yüz milyonlarca yıl içerisinde evrim ağacının basamaklarına yayılmış olan farklılıkların yakından incelenmesi evrim mekanizmalarının geçmişe dönük gözlemine sağlamakta yararlı olacaktır. İnsanda göz çalışmalarının artık sinirbilim çerçevesinde, üst düzey bilişsel işlevlerdeki yerine doğru yöneldiği düşünüldüğünde, gözün evrimi ile beynin evriminin ortak bir ekseninde değerlendirilmesi, insandaki bu işlevlere yeni bakış açıları kazandırması bakımından değerli olacaktır.

KAYNAKLAR

- Arrese, C. A., Hart, N. S., Thomas, N., Beazley, L. D. ve Shand, J. (2002). Trichromacy in Australian marsupials. *Current Biology*, 12(8), 657-660.
- Baker, N. E., Li, K., Quiquand, M., Ruggiero, R. ve Wang, L. H. (2014). *Eye development. Methods*, 68(1), 252-259.
- Blackburn, D. G. (1984). From whale toes to snake eyes: comments on the reversibility of evolution. *Systematic Zoology*, 33(2), 241-245.
- Cross, F. R. (1915). The Long Fox Lecture: The Evolution of the Sense of Sight. *Bristol Medico-chirurgical Journal* (1883), 33(129), 163.
- Darwin, C. (1859). *On the Origin of Species by Means of Natural Selection*. New York: D Appleton and Company.
- Garamszegi, L. Z., Møller, A. P. ve Erritzøe, J. (2002). Coevolving avian eye size and brain size in relation to prey capture and nocturnality. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 269(1494), 961-967.
- Gaten, E. (1998). Optics and phylogeny: is there an insight? The evolution of superposition eyes in the Decapoda (Crustacea). *Contributions to Zoology*, 67(4), 223-235.
- Gehring, W. J. (2005). New perspectives on eye development and the evolution of eyes and photoreceptors. *Journal of Heredity*, 96(3), 171-184.
- Gehring, W. J., & Ikeo, K. (1999). Pax 6: mastering eye morphogenesis and eye evolution. *Trends in Genetics*, 15(9), 371-377.
- Grote, M., Engelhard, M. ve Hegemann, P. (2014). Of ion pumps, sensors and channels—Perspectives on microbial rhodopsins between science and history. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, 1837(5), 533-545.
- Hall, M. I. ve Heesy, C. P. (2011). Eye size, flight speed and Leuckart's Law in birds. *Journal of Zoology*, 283(4), 291-297.
- Hall, M. I., Kamilar, J. M. ve Kirk, E. C. (2012). Eye shape and the nocturnal bottleneck of mammals. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1749), 4962-4968.

- Hayakawa, S., Takaku, Y., Hwang, J. S., Horiguchi, T., Suga, H., Gehring, W., ... ve Gojobori, T. (2015). Function and evolutionary origin of unicellular camera-type eye structure. *PLoS One*, 10(3), e0118415.
- Hoge, M. A. (1915). Another gene in the fourth chromosome of *Drosophila*. *The American Naturalist*, 49(577), 47-49.
- Jacobs, G. H. (2009). Evolution of colour vision in mammals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364(1531), 2957-2967.
- Kobayashi, H. ve Kohshima, S. (2001). Unique morphology of the human eye and its adaptive meaning: comparative studies on external morphology of the primate eye. *Journal of Human Evolution*, 40(5), 419-435.
- Kozmik, Z., Daube, M., Frei, E., Norman, B., Kos, L., Dishaw, L. J., ... ve Piatigorsky, J. (2003). Role of Pax genes in eye evolution: a cnidarian PaxB gene uniting Pax2 and Pax6 functions. *Developmental Cell*, 5(5), 773-785.
- Lamb, T. D., Pugh, E. N. ve Collin, S. P. (2008). The origin of the vertebrate eye. *Evolution: Education and Outreach*, 1(4), 415-426.
- Land M. F., Nilsson D.E. (2002) *Animal Eyes*. Oxford University Press: New York, NY, USA.
- Larsson, M. (2013). The optic chiasm: a turning point in the evolution of eye/hand coordination. *Frontiers in Zoology*, 10(1), 1-12.
- Mackin, K. A., Roy, R. A. ve Theobald, D. L. (2014). An empirical test of convergent evolution in rhodopsins. *Molecular Biology and Evolution*, 31(1), 85-95.
- Maor, R., Dayan, T., Ferguson-Gow, H. ve Jones, K. E. (2017). Temporal niche expansion in mammals from a nocturnal ancestor after dinosaur extinction. *Nature Ecology & Evolution*, 1(12), 1889-1895.
- Mass, A. M. ve Supin, A. Y. (2007). Adaptive features of aquatic mammals' eye. *The Anatomical Record: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology*, 290(6), 701-715.
- Mayr, E. (2001). *What evolution is*. Basic Books. New York.
- Mohun, S. M. ve Davies, W. I. L. (2019). The evolution of amphibian photoreception. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7, 321.
- Nilsson, D. E. (2021). The Diversity of Eyes and Vision. *Annual Review of Vision Science*, 7.
- Nilsson, D. E. ve Arendt, D. (2008). Eye evolution: the blurry beginning. *Current Biology*, 18(23), R1096-R1098.
- Oakley, T. H. ve Speiser, D.I. (2015). How complexity originates: the evolution of animal eyes. *Annu Rev Ecol Syst* 46:237-60.
- Ogura, A., Ikeo, K. ve Gojobori, T. (2004). Comparative analysis of gene expression for convergent evolution of camera eye between octopus and human. *Genome Research*, 14(8), 1555-1561.
- Porter, M. L., Blasic, J. R., Bok, M. J., Cameron, E. G., Pringle, T., Cronin, T. W. ve Robinson, P. R. (2012). Shedding new light on opsin evolution. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1726), 3-14.
- Regan, B. C., Julliot, C., Simmen, B., Viénot, F., Charles-Dominique, P. ve Molon, J. D. (2001). Fruits, foliage and the evolution of primate colour vision. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 356(1407), 229-283.
- Schoenemann, B., Liu, J. N., Shu, D. G., Han, J. ve Zhang, Z. F. (2009). A miniscule optimized visual system in the Lower Cambrian. *Lethaia*, 42(3), 265-273.
- Schwab, I. R. (2018). The evolution of eyes: major steps. The Keeler lecture 2017: centenary of Keeler Ltd. *Eye*, 32(2), 302-313.
- Shimizu, T., Patton, T. B., Szafranski, G. ve Butler, A. (2009). Evolution of the visual system in reptiles and birds. Binder, M. D., Hirokawa, N., & Windhorst, U. (Eds.). (2009). *Encyclopedia of Neuroscience*. Berlin, Germany: Springer. 161(638), 5-24.
- Simões, B. F., Sampaio, F. L., Jared, C., Antoniazzi, M. M., Loew, E. R., Bowmaker, J. K., ... ve Gower, D. J. (2015). Visual system evolution and the nature of the ancestral snake. *Journal of Evolutionary Biology*, 28(7), 1309-1320.
- Skarf, B. ve Jacobson, M. (1974). Development of binocularly driven single units in frogs raised with asymmetrical visual stimulation. *Experimental Neuro-*

logy, 42(3), 669-686.

Smith, E. (1926). The Eye and Evolution. *British Medical Journal*, 1(3413), 950.

Springer, M. S., Emerling, C. A., Meredith, R. W., Janečka, J. E., Eizirik, E. ve Murphy, W. J. (2017). Waking the undead: Implications of a soft explosive model for the timing of placental mammal diversification. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 106, 86-102.

Suga, H., Tschopp, P., Graziussi, D. F., Stierwald, M., Schmid, V. ve Gehring, W. J. (2010). Flexibly deployed Pax genes in eye development at the early evolution of animals demonstrated by studies on a hydrozoan jellyfish. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(32), 14263-14268.

SurrIDGE, A. K., Osorio, D. ve Mundy, N. I. (2003). Evolution and selection of trichromatic vision in primates. *Trends in Ecology & Evolution*, 18(4), 198-205.

Suzuki, T., Yamasaki, K., Fujita, S., Oda, K., Iseki, M., Yoshida, K. ve Takahashi, T. (2003). Archaeal-type rhodopsins in Chlamydomonas: model structure and intracellular localization. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 301(3), 711-717.

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

Walne, P. L. ve Arnott, H. J. (1967). The comparative ultrastructure and possible function of eyespots: *Euglena granulata* and *Chlamydomonas eugametos*. *Planta*, 77(4), 325-353.

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

Wolken, J. J. (1977). *Euglena*: the photoreceptor system for phototaxis. *The Journal of Protozoology*, 24(4), 518-522.

Zettel Jr, J. (1955). Evolution and the human eye. *Optometry and Vision Science*, 32(7), 343-353.

Zhao, F., Hu, S., Caron, J. B., Zhu, M., Yin, Z. ve Lu, M. (2012). Spatial variation in the diversity and composition of the Lower Cambrian (Series 2, Stage 3) *Chengjiang Biota, Southwest China*. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 346, 54-65.