

Eläinten hämäränäkö

Maiju Uusitalo

Luonnontieteiden kandidaatintutkielma

Oulun yliopisto

Kevätlukukausi 2017

Avainsanat: Sauvasolu, silmä, rodopsiini, valo, fysiologia

Sisällysluettelo

Johdanto	3
1. Valo	4
2. Silmän evoluutio	5
3. Silmän rakenne ja toiminta	6
3.1. Silmän rakenne	6
3.2. Silmän toiminta	8
4. Sauvasolun rakenne ja toiminta	10
4.1. Sauvasolun rakenne	10
4.2. Sauvasolun toiminta	12
5. Eläinten hämäränäkö	14
6. Tutkimukset	17
Lähteet	19

Johdanto

Näköaisti kuuluu erityisaisteihin. Näköaisti koostuu erikoistuneista soluista ja reseptoreista. Eläimet tarvitsevat näköaistia ruuan ja lisääntymiskumppanin löytämiseen sekä petojen välttämiseen. Hämärässä on vähemmän saalistajia ja kilpailua ruuasta. Silmän sopeutumista hämääseen kutsutaan skotopiaksi (eng. scotopia).

Tässä katsauksessa keskitytään selkärankaisten silmän evoluutioon sekä rakenteeseen ja toimintaan. Lisäksi sivutaan myös hyönteisten ja pääjalkaisten silmän rakenteita. Sauvasolu vastaa hämäärässä näkemisestä, joten tutustutaan sauvasolun rakenteeseen ja toimintaan hämäärässä eri eläinlajeilla. Lopuksi käsitellään tarkemmin hämäärän tutkimuksia sekä mihin tutkimuksia on hyödynnetty.

1. Valo

Yön lisäksi hämääriä elinympäristöjä ovat muun muassa merenpohja ja luolat. Tärkein valolähde maapallolla on aurinko ja sen valon heijastus tähtiin ja kuuhun. Tutkimusten mukaan kirkkaana yönä tähtien heijastama valo on noin 10^8 kertaa hämääriempi kuin kirkas auringon paiste. Tähtien luomaa valoa voivat pilvet vähentää jopa 100 kertaa tehottomammaksi. (Warrant, 2004.)

Jokaista sadan metrin syvyyttä kohti valon voimakkuuden lasku on suuruusluokaltaan noin 1.5 ensimmäisen sadan metrin jälkeen. Eli päivällä valo yltää noin 600 - 700 metrin syvyyteen. Päivänvaloa ei pääse noin 1000 metrin syvyyteen merissä, joten syvänmeren eliöt tuottavat bioluminesenssista valoa. (Warrant, 2004.)

Warrantin (2004) mukaan auringon ja kuun valon spektrit ovat lähes samanlaiset. Täydenkuun öinä valotaso on noin miljoona kertaa hämääriempi. Valon spektri muuttuu nopeasti syvyyksissä avomerellä.

Sinisen valon aallonpituus on 475 nanometriä ja se läpäisee kirkkaan veden parhaiten. Spektrin oranssi-punainen alue absorboituu meressä lähes kokonaan ensimmäisen 100 metrin syvyydessä. Kun vesi absorboi valon ja kaventaa valon spektrin, näkökyvylle tarjolla olevan valon määrä vähenee syvemmälle mentäessä. Vesi absorboi myös ultravioletti- eli UV-valoa, mutta heikosti. Kirkkaissa merissä UV-valon biologisesti merkitsevä voimakkuus ylettyy noin kahteensataan metriin. (Warrant, 2004.)

Eläinten silmiin on kehittynyt valoa aistia valoreseptoreita, joiden avulla auringon valo havaitaan ja näköaisti toimii. (Warrant, 2004.)

2. Silmän evoluutio

Ensimmäinen valoreseptori on kehittynyt yli 600 miljoonaa vuotta sitten. Silmät ja näkökyky ovat kehittyneet noin 540 miljoonaa vuotta sitten. Edellä mainittujen aikojen määrittämiseen on käytetty molekyylikelloa, jossa oletetaan geenimutaatioiden tapahtuneen arvioitavalla nopeudella. (Lamb et al. 2007.)

Monimutkaisen silmän on väitetty kehittyneen useita kertoja itsenäisesti. Kuitenkin tutkijat ovat todistaneet saman geenin (PAX 6) vaikuttavan erilaisten silmien kehitykseen. Silmän rakenteista voidaan kuitenkin nähdä todisteet evoluutiosta. Esimerkiksi tarkastelemalla, mihin suuntaan näköhermo tai -hermot lähtevät, tai missä kohtaa silmää sijaitsee verkkokalvon näköalue. Silmien tärkein tehtävä on ollut koko evoluutiohistorian ajan näkeminen. (Gehring, 2002.)

Silmän epäillään kehittyneen valoreseptorisolusta, johon on vaikuttanut PAX 6 -geeni tai muu läheinen kehitysgeeni, tai jopa yhdistyminen pigmenttisolun kanssa. PAX 6 -geeni on siis voinut vaikuttaa valoreseptoriin, josta on kehittynyt silmän esiaste. Esiasteesta ovat sittemmin kehittyneet erilaiset silmätyypit, kuten yksinkertainen ja kompleksinen kameranäkö, verkkosilmä ja peilisilmä. Silmän evoluution hypoteesit perustuvat silmän kehitykseen sekä valoreseptorien geenien homologiaan eri lajeilla. (Gehring, 2002.)

Nykyään tiedetään, että PAX 6 -geenin perustehtävä eläimillä on aloittaa valoreseptorien muodostaminen, riippumatta valoreseptorin tyypistä. Yoshida ym. (2014) tutkimuksen mukaan neljä erilaista PAX 6 -geenin silmukoitumismuunnosta vaikuttaa selkärankaisten silmän kehitykseen. Geenistä on myös löydetty kaksinkertaistunut muoto hyönteisiltä. Tutkimuksessaan Yoshida ym. (2014) löysivät kalmarilta viisi PAX 6 silmukoitumismuunnosta. PAX 6 -geenin on todettu olevan tärkeä silmän muodostumisessa kaksikylläisillä eläimillä. Kyseisellä geenillä on erillinen rooli syntymän jälkeisessä iiruksen muodostumisessa. Lisäksi PAX 6 on välttämätön sarveiskalvon, linssin ja verkkokalvon rakenteellisessa eheydessä

selkärankaisilla. Erilaiset PAX 6 -geenin transkriptit ovat tarpeellisia selkärankaisten ja selkärangattomien silmien kehityksessä. (Yoshida et al. 2014.) Yoshida ym. (2014) tutkimuksesta lisätietoa tämän katsauksen luvussa 6.

Toinen silmän kehitykseen välttämätön geeni on retinaalinen homeobox-geeni (RX tai RAX -geeni). RX -geeni on tarpeellinen retinaalisten kantasolujen (eng. retinal progenitor cells, RPCs) määrittelyyn ja ylläpitoon. RX -geenin toiminnan heikkeneminen aiheuttaa puutoksia silmän kehitykseen, esimerkiksi sammakoilla, kaloilla, hiirillä ja ihmisillä. Silmän kehitykseen liittyvistä geeneistä RX -geeni on yksi varhaisimmin määritellyistä. Verkkokalvon uusiutumisessa RX on myös tarpeellinen retinaalisten kantasolujen ylläpidon vuoksi. (Martinez-De Luna et al. 2011.)

Artikkelissaan Gehring (2002) toteaa, että *Drosophilan* verkkosilmän muodostukseen vaikuttaa PAX 6 -geenin lisäksi kaksituhatta muuta geeniä. Myös *sine oculis* -homeobox-geeni, joka on transkriptiotekijä, vaikuttaa silmän kehitykseen. Gehringin (2002) mukaan PAX 6 -geeni ja *sine oculis* ovat silmän evoluutiossa erittäin konservoituneita, sekä rakenteellisesti että tehtävällisesti.

3. Silmän rakenne ja toiminta

3.1. Silmän rakenne

Selkärangattomille on kehittynyt elin valon havaitsemiseen. Laakamadoilla on yksinkertaiset pistesilmät, joiden avulla laakamadot suunnistavat vedessä. Laakamato vertaa pistesilmistä tulevia aktiopotentiaaleja ja liikkuu pois päin valosta, kunnes löytää varjoisan piilopaikan saalistajilta. *Planaria torva* -laakamatolaji on hyvä esimerkki yksinkertaisesta silmärakenteesta, koska sillä on vain kolme valoreseptorisolua ja yksi värisolu. (Gehring, 2002.)

Selkärankaisten silmää kutsutaan kamerasilmäksi. Silmää suojaavat vahingoittumiselta kallon luut sekä silmäluomet. Kyynelrauhasten tuottama kyynelneste suojaa myös silmää kosteuttaen sekä poistaen pienet roskat. Kyynelneste sisältää entsyymiä, lysosyymiä, joka hajottaa materiaalia bakteerien soluseinästä. (Hill et al. 2012.)

Silmämunaa ympäröi kolme kalvoa: kova-, suoni- ja verkkokalvo. Kovakalvo on uloin kerros ja sen etuosaa kutsutaan sarveiskalvoksi. Suonikalvossa on runsaasti verisuonia, jotka kuljettavat ravintoa ja happea silmään. Kyynelneste kuljettaa sarveiskalvon uloimmille soluille ravintoa. Verkkokalvo eli retina on silmän aistiva osa, jossa sijaitsevat aistivat solut eli tappi- ja sauvasolut. Esimerkiksi ihmisen silmässä on 125 miljoonaa sauvasolua ja 6 miljoonaa tappisolua. Verkkokalvolle tuleva valo taitetaan sarveiskalvon, kammionesteen, mykiön eli linssin ja lasiaisen läpi. Heijastumien syntymisen estää verkkokalvon takaseinän musta pigmenttikerros. (Hill et al. 2012.)

Värikalvo eli iiris on silmän osa, joka säätelee valon pääsyä silmään. Pupilli eli mustuainen on värikalvon aukko, jonka takana on linssi. Fernaldin (2006) mukaan linssi mahdollistaa valon keräämisen silmään, mikä lisää silmän herkkyyttä. Esimerkiksi yksinkertaisessa silmärakenteessa ei ole pupillia tai linssiä (Fernald, 2006). Sädelihas muuttaa linssin muotoa, jotta linssi voi tarkentaa nähtävää kuvaa. Silmän liikuttajalihas muuttaa silmämunan asentoa. Keltatäplä on tarkimman näkemisen aluetta, jossa on noin 150 000 tappisolua neliömillimetrillä, eikä lainkaan sauvasoluja. Näköalueen reunoilla on puolestaan vain sauvasoluja. Tappi- ja sauvasolujen sijaintien vuoksi esine näkyy terävästi valossa suoraan katsoessa siihen, mutta hämärässä esineen näkee paremmin sivusilmällä katsottaessa. Sokeatäplä on näköhermon lähtökohta, josta puuttuvat sekä sauva- että tappisolut. Näköhermo puolestaan siirtää tietoa isoivojen näköalueelle. (Lamb et al. 2007.)

Eläinkunnassa on myös muunlaisia silmän rakenteita kuin edellä kuvattu kamerasilmä. Esimerkiksi pääjalkaisilla, kuten mustekaloilla, silmä on ovaalin muotoinen ja näköhermo on moninkertainen eli lähteviä hermoja

valoreseptoreista on useita. Lisäksi mustekaloilla valoreseptorien ulkosegmentit ovat valoa kohti, toisin kuin esimerkiksi ihmisellä. (Fernald, 2006.)

Kärpäsillä puolestaan on verkkosilmät, joka koostuu useammasta ommatidistä eli verkkosilmän osasilmästä. Jokaisessa ommatidissä on päällimmäisenä sarveiskalvo, jonka alla on kolmion muotoinen tappisolu. Sarveiskalvo ja tappisolu muodostavat yhdessä linssin, joka on yhteydessä kahteen pystysuuntaiseen valoreseptoriin, joita tukee kaksi sauvasolua. Yhdestä ommatidistä lähtee kaksi näköhermoa kohti aivoja. (Warrant, 2004.)

Joillekin lajeille, kuten kissoille ja koirille, on kehittynyt erillinen kerros, *tapetum lucidum*. Kyseinen kerros esimerkiksi heijastaa salamavalon takaisin valokuvatessa eläintä (Huck et al. 2016; Lesiuk & Braekevelt 1982). Kyseinen kerros lisää retinaalin valoherkkyttä, koska valo heijastuu takaisin valoreseptorikerroksesta. Selkärankaisilta on löydetty kahdenlaisia *tapetum lucidum* rakenteita. Ensimmäisessä rakenteessa heijastava pinta on verkkokalvon epiteelillä eli pintakudoksessa (*retinal tapetum lucidum*). Toisessa rakenteessa heijastava pinta on verkkokalvon ulkopuolella eli suonikalvolla (*choroidal tapetum lucidum*), josta on vielä kaksi erikoistunutta muotoa: *tapetum lucidum fibrosum* ja *tapetum lucidum cellulosum*. (Lesiuk & Braekevelt, 1982.) Lesiukin ja Braekeveltin (1982) tutkimuksesta kerrotaan tarkemmin tämän katsauksen luvussa 6.

3.2. Silmän toiminta

Selkärankaisten verkkokalvolla on neljää erilaista yhdistymislutyyppiä valoreseptorien lisäksi. Uloimpana ovat siis valoreseptorit eli sauva- ja tappisolut, jotka kiinnittyvät horisontaalisiin ja bipolaarisiin soluihin. Bipolaariset solut ovat yhteydessä amakriinisoluihin sekä hermosolmuihin eli gangliosoluihin. Hermosolmut ovat yhteydessä näköhermoon. (Lamb et al. 2007.) Kissoilta, jäniksiltä ja kädellisiltä on löydetty erilaisia valoreseptoreiden

muodostamia yhteyksiä yhtymissolutyyppeihin tähtien valossa ja iltahämärässä. Tähtien valossa sauvasolut ovat yhteydessä sauvasolujen bipolaarisiin soluihin, jotka ovat yhteydessä AII amakriineihin, jotka edelleen tappisolujen bipolaarisiin soluihin. Aamu- ja iltahämärässä sauvasolut ovat yhteydessä tappisoluihin, jotka ovat yhteydessä tappisolujen bipolaarisiin soluihin. (Tsukamoto et al. 2001.)

Tsukamoto yms (2001) tutkivat kahden eri-ikäisen hiiren retinasta mikroreittejä, jotka vaikuttavat eläinten hämäränäköön. Sauva- ja tappisolut muodostavat kemialliset synapsit eri luokkiin kuuluviin bipolaarisiin soluihin. Tsukamoto ym. (2001) toteavat tutkimuksessaan, että sauvasolut voivat myös muodostaa sähköisiä synapseja tappisolujen kanssa. Sähköisen yhteyden avulla sauvat pääsevät epäsuorasti olemaan yhteydessä tappien bipolaarisiin soluihin hämärässä. Tähtien valossa sauvasolut ovat puolestaan yhteydessä epäsuorasti hermosolmuihin interneuronien välityksellä. Edellä kuvatut yhteydet on tunnistettu ja määritelty kissoilta, jäniksiltä sekä kädellisiltä. Toisin kuin edellä mainituilla lajeilla, kaloilla sauva- ja tappisolut muodostavat kemialliset synapsit samoille bipolaarisille soluille. (Tsukamoto et al. 2001.)

Selkärankaisen kameran silmän valoreseptorista lähtevä aktiopotentiali kulkee kaikkien edellä mainittujen yhdistymissolutyyppeiden läpi kohti näköhermoa, joka kuljettaa viestin isoaivojen kuorikerroksen näköalueelle. Silmän oikeasta reunasta lähtee näköhermo aivojen oikealle puolelle. Samalla tavalla vasemmasta reunasta lähtee näköhermo aivojen vasemmalle puolelle. Vasemman ja oikean silmän näköhermot risteävät osittain optisessa kiasmassa. Optisessa kiasmassa oikeanpuoleisen silmän vasemmasta reunasta lähtevä näköhermo risteää aivojen vasemmalle puolelle. Samoin vasemmanpuoleisen silmän oikeasta reunasta lähtevä näköhermo risteää optisessa kiasmassa aivojen oikealle puolelle. Silmän verkkokalvolle muodostuva kuva on kaksiulotteinen ja ylösalaisin. Aivoissa kuitenkin tajunta kääntää kuvan oikeinpäin, kuva muuttuu kolmiulotteiseksi ja reunojen vääristymät sekä heijastumat korjataan. (Hill et al. 2012.)

Sopeutuminen eli adaptaatio valon määrään on edellytys silmän toiminnalle. Silmään pääsevää valoa säädellään himmentimenä toimivan värikalvon avulla. Valon voimakkuuteen reagoivat värikalvon sileät tahdosta riippumattomat lihakset, jotka supistuvat automaattisesti suurentaen pupillia pimeässä ja pienentäen sitä kirkkaassa valossa. Tätä supistumista kutsutaan mustuaisrefleksiksi. (Hill et al. 2012.)

4. Sauvasolun rakenne ja toiminta

4.1. Sauvasolun rakenne

Selkärankaisilla on kaksinkertainen eli duplexi retina, mikä tarkoittaa, että silmässä on kahdenlaisia valoreseptoreita eli sauva- ja tappisoluja (Warrant, 2008). Sauvasolut sijaitsevat silmän verkkokalvon uloimmassa kerroksessa kaukana valonlähteestä. Sauvasolut ovat adaptoituneet hämärässä näkemiseen. Solujen avulla havaitaan hämärässä harmaan eri vivahteita ja heikkojakin valonlähteitä. Tappisolut ovat puolestaan valossa ja värien näkemiseen kehittyneitä valoreseptoreita. (Lamb et al. 2007.)

Sauvasolu koostuu ulkosegmentistä, sisäsegmentistä eli soomasta ja synaptisesta päätteestä. Ulkosegmentissä on muutamasta sadasta tuhanteen kappaletta kalvomaisia kiekkoja, joiden solukalvolla on valoherkkää rodopsiinia. Warrantin (2004) mukaan sauvasolun ulkosegmentti on syvänmeren eliöillä yli 100 mikrometriä pitkä, kun taas ihmisellä ulkosegmentin pituus on 26 mikrometriä. Sisäsegmentissä eli soomassa on solun tuma, mitokondrioita sekä muita soluelimiä. Synapsinen pääte puolestaan kuljettaa viestejä sauvasolusta kemiallisesti tai sähköisesti bipolaariseen soluun. (Warrant, 2008.)

Rodopsiini eli näköpurppura koostuu opsiinista, joka on glykoproteiinimolekyyli, ja valoherkästä retinaalista, joka puolestaan on A-vitamiinin johdannainen. Opsiinin tyyppi määrittää, minkä aallonpituiselle valolle retinaali on herkkä. Sauvasolut ovat herkkiä laajalle spektrialueelle ja niiden absorptiomaksimi on 500 nm. Opsiineja on neljä eri tyyppiä, joista yhtä on sauvasoluissa. Kolmea muuta opsiinin muotoa on tappisoluissa. Pimeässä opsiini on purppuran värinen, koska se on sitoutunut retinaaliin *cis*-isomeerinä. Opsiini ja retinaali erkanevat toisistaan valon vaikutuksesta, jolloin retinaali muuttaa muotoaan *all-trans*-isomeeriksi. Nisäkkäillä rodopsiinin retinaali on muotoa *11-cis*, hyönteisillä retinaali on puolestaan *3-hydroksyyli-11-cis* ja joillakin makean veden selkärangkaisilla on *3-dehydro-11-cis* retinaali. (Bickelmann et al. 2015.; Hill et al. 2012.; Campbell et al. 2015.)

Rodopsiini koostuu 348 aminohaposta (Kazmin et al. 2015) ja on herkkä muutoksille aminohapposekvenssissään. Muutos sekvenssissä voi aiheuttaa rodopsiinissa rakenteellisia sekä funktionaalisia muutoksia, jotka puolestaan vaikuttavat eliön näköön (Bickelmann et al. 2015). Bickelmann ym. (2015) tutkimuksessa selvisi, että rodopsiini on 95 prosenttia samankaltaista vesikalvolisten (*Amniota*) ja nisäkkäiden (*Mammalia*) esi-isällä. 95 prosentin samankaltaisuus tarkoittaa 18 aminohapon eroa aminohapposekvenssissä. Vesikalvolisten ja istukka- ja pussinisäkkäiden (*Theria*) samankaltaisuus rodopsiinissa oli 92 prosenttia, mikä puolestaan vastaa 28 aminohapon eroa sekvenssissä. Nisäkkäiden ja istukka- ja pussinisäkkäiden välinen samankaltaisuus oli 97 prosenttia, mikä vastaa 10 aminohapon eroa aminohapposekvenssissä. Eräässä toisessa tutkimuksessa (Kazmin et al. 2015) todettiin, että nautaeläinten (*Bovinae*) ja ihmisten rodopsiinin samankaltaisuus on 93,4 prosenttia, joka tarkoittaa vain 23 aminohapon muutosta aminohapposekvenssissä. Prosenttilukujen perusteella voidaan todeta, että edellä mainittujen eläinryhmien rodopsiinit ovat polveutuneet samasta esimuodosta. Tutkimuksessa (Bickelmann et al. 2015) todettiin myös, että rodopsiinin retinaalin vaikutus on hitaampaa *Mammalia* ja *Theria* ryhmissä verrattuna *Amniota* ja *Bovinae* rodopsiineihin. On kuitenkin vielä epäselvää,

miten retinaalin vaikutus biokemiallisiin ominaisuuksiin ja näön fysiologinen puoli ovat yhteydessä toisiinsa.

4.2. Sauvasolun toiminta

Warrantin (2004) mukaan valoreseptorit toimivat ihanteellisesti, kun ne eivät tuota aktiopotentiaalia silloin, kun säteilyhiukkasia ei ole läsnä.

Valon muuttaminen elektroniseksi signaaliksi eli aktiopotentiaaliksi tapahtuu sauvasoluissa kolmessa vaiheessa. Ensimmäiseksi sauvasolun kiekkorakenteessa oleva rodopsiini aktivoituu valon vaikutuksesta. Toisessa vaiheessa aktivoitunut rodopsiini stimuloi G-proteiinin, joka puolestaan aktivoi syklisen GMP:n (cyclic guanosine monophosphate) hajottajaentsyymin (phosphodiesterase, PDE). Syklinen GMP on sauvasolujen solunsisäinen lähetti, joka kuljettaa viestejä kiekkoista sauvasolun ulkokalvolle. Kolmannessa vaiheessa PDE -entsyymi hajottaa syklisen GMP:n 5'GMP:ksi, jolloin konsentraatio laskee sytoplasmassa ja sauvasolun ulkokalvon ionikanavat sulkeutuvat. Valoreseptorit hyperpolarisoituvat eli jännite-ero solun sisä- ja ulkopuolella on normaalia suurempi, koska natrium-ionien (Na^+) virtaus vähenee kanavien sulkeuduttua. (Warrant, 2008.)

Pimeässä sauvasolun solukalvon kanavat ovat auki syklisen GMP:n vaikutuksesta ja natrium-ionit virtaavat vapaasti soluun. Pimeässä selkärankaisen sauvasolun depolarisaatio pysyy -30 millivoltin tasolla, kun taas hyönteisillä vastaava luku on -60 millivolttia. Lepopotentiaalia pidetään yllä, kun Na^+ -ionit pumpataan sisäsegmentin solukalvon Na^+/K^+ ATPaasien kautta ulos solusta. Pimeässä sauvasolun synapsisesta päätteestä virtaa glutamaattia, joka on aivojen välittäjäaine, bipolaariseen soluun. Valon osuessa sauvasoluun, glutamaatin erityys pysähtyy. (Warrant, 2008.)

Sauvasolun synapsisessa päätteessä depolarisaatiota pidetään yllä, kun Ca^{2+} -ionit virtaavat vapaasti soluun kohti matalampaa konsentraatiota. Ca^{2+} pumpataan pois solusta Ca^{2+} ATPaasien avulla. (Warrant, 2008.)

Nisäkkäiden elimistössä eniten aineenvaihduntaa tapahtuu juuri sauvasoluissa pimeässä. Tämä perustuu siihen, että ionipumput vaativat energiaa sauvasolun valmiusasennon ylläpitoon. Yhdellä ATP-molekyylillä saadaan pumpattua kolme Na^+ -ionia ja yksi Ca^{2+} -ioni pois solusta. Warrantin (2008) katsausartikkelissa todetaan, että tutkimusten mukaan nisäkkäiden sauvasoluissa kokonaisenergian kulutus laskee, kun valon määrä nousee. Sauvasoluissa käytetään ATP:tä jopa viisi kertaa vähemmän kirkkaassa valossa kuin pimeässä. Tappisolut puolestaan kuluttavat lähes yhtä paljon energiaa valossa kuin pimeässä, joten sauvasolut ovat energiakustannuksiltaan edullisempia valoreseptoreita. Pimeässä sauva- ja tappisolujen ionipumppujen energiankulutus vaatii molemmilta soluilta yhtä paljon energiaa. Valoreseptorien energiankulutuserot ovat vaikuttaneet päätelmiin, jotka on tehty selkärankaisten dupleksisen retinan morfologiasta ja evoluutiosta, sekä valoreseptorin hyperpolarisoitumisesta valon vaikuttaessa soluun. Valoreseptorien kokonaiskustannuksista ja näön suorituskyvystä voidaan ottaa kaikki irti yli 24 tunnin ajanjaksolla, kun silmässä on kahdenlaisia eri valotasoille sopeutuneita valoreseptoreita, joista suurin osa käyttää vain vähän energiaa puolet vuorokaudesta. (Warrant, 2008.)

Toisin kuin nisäkkäillä, hyönteisillä sauvasolun depolarisaatio on vaste valoon ja solun energiakustannukset nousevat valossa. Muun muassa yöaktiivisilla niveljalkaisilla on strategia optimoida näkeminen pimeässä. Niveljalkaiset voivat joko käyttää pupillejaan vähentääkseen valon pääsemistä verkkokalvolle, jolloin valotransduktiivisten kalvojen massa vähenee ennen auringon sarastusta tai sitten niveljalkaiset vetäytyvät piiloon pimeään. (Warrant, 2008.)

5. Eläinten hämäränäkö

Eläimillä on laaja valikoima erilaisia hermostollisia ja näköön liittyviä strategioita, joiden avulla eläimet selviytyvät hämärissä elinympäristöissä. Esimerkiksi syvänmeren eliöt tuottavat bioluminesenssista valoa, joiden avulla ne saalistavat. Bioluminesenssia tuottavia eliöitä tavataan merenpohjaosassa, jossa on 300 kertaa hämärämpää kuin lähempänä pintaa. (Warrant, 2004.) Widderin (2010) katsausartikkelin mukaan bioluminesenssivalon yleisimmät värit meressä ovat sininen ja vihreä. Valoa tuottavat eliöt joko purskauttavat bioluminesenssikemikaalit suoraan veteen tai pitävät ne erillisissä soluissa. Bioluminesenssista on eläimen selviytymiselle hyötyä monella tapaa. Valon avulla voidaan esimerkiksi paikantaa ruoka tai lisääntymiskumppani, suojautua saalistajilta tai voidaan merkitä oma reviiri. Katsausartikkelissaan Widder (2010) toteaa, että bioluminesenssin on arvioitu kehittyneen itsenäisesti noin 40 kertaa eläinkunnassa. Luonnonvalinta on saattanut suosia herkän silmän kehittymistä ja tehostanut näköön liittyvien signaalien huomiota, kun eläimet ovat ajautuneet pimeisiin vesiin. (Widder, 2010.)

Maaeläimistä suurin osa on pääosin hämäräaktiivisia. Hämräaktiivisten eläinten silmän on oltava erityisen herkkä ja iso voidakseen kerätä vähäisenkin valon reseptoreihin. Hämräaktiivisilla eläimillä silmä on adaptoitunut havaitsemaan mahdollisimman monta säteilyhiukkasta kerrallaan (Warrant, 2004). Päiväaktiivisilla eläimillä on verkkokalvolla pääosin tappisoluja, kun taas yöaktiivisilla suurin osa tai kaikki ovat sauvasoluja, kuten rasvalinnulla (*Steatornis caripensis*) ja yöapinalla (*Aotus trivirgatus*). (Hill et al. 2012.)

Pupillin koolla ja muodolla on suuri vaikutus pimeässä näkemiseen. Joillakin yöaktiivisilla lajeilla on vertikaaliset eli pystysuuntaiset pupillit, kun taas toisilla lajeilla on suuret ja pyöreät pupillit. Brischouxin ym. (2010) tutkimuksessa tutkittiin, miten pystysuuntaiset pupillit ovat sopeutuneet australialaisten käärmeiden aktiivisuusaikaan ja ruuanhankintaan. Brischouxin ym. (2010) tutkimus tehtiin australialaisista käärmeistä sekä

muutamista *Elapidae* ryhmään kuuluvista käärmelajeista, joista tutkimusmateriaali koottiin kirjallisuudesta ja museoihin säilötyistä näytteistä. Tutkimuksessa (Brischoux et al. 2010) todetaan, että pystysuuntaisten pupillien sulkeminen päivänvalossa on täydellisempää, koska kaksi sivuttaista lisälihasta puristaa pupillin kokoon. Pyöreää pupillia pienentää vain yksi renkaan muotoinen lihas. Yöaktiiviset eläimet, kuten kissat, pystyvät suojaamaan herkän verkkokalvon kirkkaassa päivän valossa sulkemalla pupillinsa lähes kokonaan (Warrant, 2004).

Esimerkiksi pimeään adaptoituneilla ihmisillä pupilli on noin 8 millimetriä, mikä havaitsee useampien tuhansien tähtien valon. Pienempisilmäiset ja -pupilliset ruskealepakot näkevät vain muutamia satoja tähtiä. (Warrant, 2004.)

Vertikaaliset pupillit omaavat yöeläimet pystyvät näkemään yhtä hyvin valossa sekä pimeässä juurikin pupillin muodon ansiosta. Kirkkaassa valossa eläin pystyy hyödyntämään koko linssin halkaisijan pystysuuntaisten pupillin ansiosta, kun taas pyöreä pupilli peittää linssistä reunaosat. Tutkimuksessaan Brischoux ym. (2010) saatiin selville, että yöaktiivisilla käärmeillä on useimmiten vertikaaliset pupillit, ja käärmeet saalistavat väijymällä saalistaan. Päiväaktiivisilla käärmeillä havaittiin olevan pyöreät pupillit ja tapa saalistaa on aktiivinen. Eli käärmeillä aktiivisuusajalla ja saalistustavalla on yhteys pupillin muotoon. Samaa yhteyttä pupillin muodon ja saalistustavan välillä on havaittu myös lihaa syöville nisäkkäillä, kuten kesykissalla (*Felis catus*) on vertikaaliset pupillit ja ne saalistavat vaanimalla. Toinen esimerkki on kettu (*Vulpes vulpes*), jolla on tapana väijyä saalistaan pystypupillisilla silmillään. (Brischoux et al. 2010.)

Monilla meren pääjalkaisilla pupillit ovat huomattavasti suuremmat verrattuna yöaktiivisiin selkärangaisiin. Maailman herkimmät kamerasilmät ovatkin syvänmeren jättiläiskalmarilla (*Architeuthis dux*), jonka erään yksilön pupillin halkaisijaksi on mitattu 37 senttimetriä. Yöeläimillä on hyvin kaareva ja tehokas sarveiskalvo verrattuna päiväeläimiin. Kaareva sarveiskalvo lähentää linssiä ja

verkkokalvoa, mikä vaikuttaa silmän herkkyyteen ja kuvaan verkkokalvolla. Yöeläimillä on myös laajemmat valoreseptorit. (Warrant, 2004.)

Isot pupillit ja herkät kameranilmät ovat myös kaloilla, jotka voivat sukeltaa satojen metrien syvyyksiin. Tällaisia lajeja ovat muun muassa tonnikala (*Thunnus thynnus*), kettuhai (*Alopias vulpinus*) ja nokkakala (*Belone belone*). Warrantin tutkimusten (2003 ja 2004) mukaan syvänmeren kalojen silmän koko suurenee mentäessä lähemmäs 1000 metrin syvyyttä, jonka jälkeen silmän koko pienenee taas. 1000 metrin syvyydessä pupillin koko kuitenkin suurenee verrattuna silmän kokoon. 1000 metrin syvyydessä elävillä kaloilla on rakenteellisesti kahdenlaisia silmiä: joko pään päällä olevat dorsaaliset eli selänpuoleiset putkimaiset (tubulaariset) silmät, tai pään sivuilla olevat eli lateraaliset silmät, joiden näkökenttä on eteen ja sivulle päin. Dorsaaliset silmät ovat laajapupilliset sekä paksulinssiset ja niiden näkökenttä on rajoittunut ylöspäin. Kuitenkin dorsaaliset silmät ovat erittäin herkät ja tarkat näkökentältään, koska näkevät yläpuolellaan uivasta eliöstä vain heikon siluetin. Kaksi tubulaarista silmää kerää kaksi kertaa enemmän valohiukkasia kuin yksi silmä, joten kaksi silmää näkee saman alueen tehokkaammin. Lateraaliset silmät ovat myös erittäin herkät, koska pupillit ovat laajemmat kuin linssit. (Warrant, 2004.)

Warrantin (2015) eräässä toisessa katsausartikkelissa todetaan, että leuallisilla selkärankaisilla valoreseptoreiden suurin morfologinen ero on ulkosegmentin kalvojen rakenteessa. Sauvasolussa on toisistaan irralliset ja kiekkomaiset kalvorakenteet ulkokalvon sisällä, kun taas tappisolulla ulkokalvo muodostaa porrasmaisen rakenteen. Sauva- ja tappisolujen synapsiset päätteet voidaan myös erottaa morfologisesti toisistaan, kuten merinahkiaisella (*Petromyzon marinus*) ja pussinahkiaisella (*Geotria australis*). Warrantin (2015) katsausartikkelin mukaan sauvasolut ja hämärään sopeutunut eli skotooppinen (eng. scotopic) näkö ovat olleet jo olemassa ennen kuin leualliset ja leuattomat kalat ovat eronneet toisistaan. Sauvasolujen olemassaoloa on tutkittu nahkiaisilla, joilla on kahdenlaisia valoreseptoreita eli pitkiä ja lyhyitä.

Nahkiaisien lyhyet valoreseptorit toimivat samalla lailla kuin nykyiset sauvasolut selkärangaisilla, eli lyhyet valoreseptorit luovat samanlaisen vasteen yksittäisille valohiukkasille kuin sauvasolut. Tutkimusten perusteella voidaan sanoa, että myös nahkiaisella on tappi- ja sauvasolut. Lopulta voidaan todeta, että selkärankaisten dupleksisen retinan evoluutio on alkanut ennen leuattomien ja leuallisten kalojen eroamista. Lisäksi skotooppinen näkö on ollut jo leuattomien ja leuallisten kalojen yhteisillä esi-isillä eli leuattomilla (*Agnatha*) ja leuallisilla selkärangaisilla (*Gnathostomata*). (Warrant, 2015.)

6. Tutkimukset

Tässä luvussa on tarkempaa tietoa aikaisemmin mainituista tutkimuksista, sekä lyhyesti kerrottu hämäränäön tutkimuksen merkityksestä ihmiselle.

Eläinten hämäränäön tutkimusta voidaan hyödyntää esimerkiksi käyttäytymistutkimuksissa. Huck yms (2016) tutkivat oselotin (*Leopardus pardalis*) ja sen saaliseläinten käyttäytymismalleja suhteessa kuunvaloon. Tutkijat kuvasivat eläinten käyttäytymistä ilta- ja aamuhämärän välisenä aikana sekä eri kuunkierron vaiheissa. Tarkoituksena oli pyrkiä selittämään saaliseläinten käyttäytyminen kahden hypoteesin avulla, joko petojen välttely-hypoteesilla (the predator-avoidance hypothesis) tai näön tarkkuus-hypoteesilla (the visual-acuity hypothesis). Tutkijat olettivat, että kuunvalon ja käyttäytymisen välillä on yhteys lajien hämäränäköön. (Huck et al. 2016.)

Lesiuk & Braekevelt (1982) tutkivat *tapetum lucidum* -kerrosta. Tutkimuksessa koe-eläiminä olivat kuusi sekarotuista koiraa, joiden silmistä kerros irrotettiin. Tapetum lucidumin tarkasteluun ja kuvaamiseen tutkijat käyttivät Philips EM201 elektronimikroskooppia. Tutkimuksessa todettiin, että kyseinen kalvorakenne on kehittynyt laajentamaan eläimen aktiivisuusaikaa, koska tapetum lucidum nostaa verkkokalvon herkkyyttä valolle. (Lesiuk & Braekevelt, 1982.)

Yoshida ym. (2014) tutkivat pohjoisen kääpiökalmareista (*Idiosepius paradoxus*) otettuja näytteitä, jotka olivat kerätty Nagoya -kaupungin läheisestä Chita -lahdesta Japanista. Tutkijat saivat kerätyt kudokset näkyviin käyttämällä kaksi prosentista etanolia sisältävää merivettä. Pohjoisen kääpiökalmarilta tutkijat löysivät neljä vaihtoehtoista silmukointimuunnelmaa IpPAX-6 geenistä. Tutkijat saivat selville, että PAX-6 geenin silmukointimuunnelmat ovat itsenäisesti hankittuja sekä pääjalkaisilla että selkärankaisilla. Pääjalkaisten silmän muodostumisen aikana geenin silmukointimuunnelmia kontrolloitiin ajallisesti. Tutkijat totesivat, että pääjalkaiset ovat saaneet PAX-6 geenin variantit esivanhemmiltaan. Ei kuitenkaan vielä tiedetä, miten pääjalkaiset ovat hankkineet kamerasilmät. (Yoshida et al. 2015.)

Eläinten hämäränäön tutkimuksesta on ollut hyötyä ihmisille, koska on voitu kehittää laitteita, joiden avulla ihminen voi nähdä pimeässä. Katsausartikkelissaan Chrzanowski (2015) käsittelee hämäränäön metrologiaa eli mittaustiedettä joka on kehittynyt vähän muutamassa vuosikymmenessä, toisin kuin paljon kehittynyt hämäränäkäteknologia. Hämäränäkölaitteet tuottavat kuvia, joita voi havaita ihmissilmällä. Tutkijan mukaan hämäränäkölaitteet ovat alun perin kehitetty armeijan käyttöön. (Chrzanowski, 2015.)

Pleşa ym. (2015) toteavat tutkimuksessaan, että hämäränäkäteknologiassa hyödynnetään sekä kuvan tehostusteknologiaa että infrapunasensoritekniologiaa. Kuvan tehostus vahvistaa valon kirkkaustasolle, jonka ihmissilmä voi havaita. Infrapunalämpösensorit puolestaan aistivat erot säteilyenergioissa. (Pleşa et al. 2015.)

Lähteet

Bickelmann C, Morrow JM, Du J, et al (2015) The molecular origin and evolution of dim-light vision in mammals. *Evolution*, **69**, 2995-3003.

Brischoux F, Pizzatto L, Shine R (2010) Insights into the adaptive significance of vertical pupil shape in snakes. *Journal of Evolutionary Biology*, **23**, 1878-1885.

Campbell N, Reece J, Urry L, Cain M, Wasserman S, Minorsky P, Jackson R (2015) *Biology: A Global Approach*. Boston, Mass, Pearson.

Chrzanowski K (2015) Review of night vision metrology. *Opto-electronics Review*, **23**, 149-164.

Fernald RD (2006) Casting a Genetic Light on the Evolution of Eyes. *Science*, **313**, 1914-1918.

Gehring WJ (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.

Hill R, Wyse G, Anderson M (2012) *Animal Physiology*. Sunderland, MA, Sinauer Associates.

Huck M, Juárez CP, Fernández-Duque E (2017) Relationship between moonlight and nightly activity patterns of the ocelot (*Leopardus pardalis*) and some of its prey species in Formosa, Northern Argentina. *Mammalian Biology*, **8**, 57-64.

Kazmin R, Rose A, Szczepek M, et al (2015) The activation pathway of human rhodopsin in comparison to bovine rhodopsin. *Journal of Biological Chemistry*, **290**, 20117-20127.

Lamb TD, Collin SP, Pugh EN (2007) Evolution of the vertebrate eye: opsins, photoreceptors, retina and eye cup. *Nature Reviews Neuroscience*, **8**, 960-975.

- Lesiuk TP, Braekevelt CR (1983) Fine structure of the canine tapetum lucidum. *Journal of Anatomy*, **136**, 157-164.
- Martinez-De Luna RI, Kelly LE, El-Hodiri HM (2011) The Retinal Homeobox (Rx) gene is necessary for retinal regeneration. *Developmental Biology*, **353**, 10-18.
- Pirhofer-Walzl K, Warrant E, Barth FG (2007) Adaptations for vision in dim light: impulse responses and bumps in nocturnal spider photoreceptor cells (*Cupiennius salei* Keys). *Journal of Comparative Physiology A*, **193**, 1081-1087.
- Pleşa C, Turcanu D, Todirică C, Nicola I (2015) Investigations On Infrared Chalcogenide Glasses Used In Night Vision Devices. *Chalcogenide Letters*, **12**, 633-638.
- Tsukamoto Y, Morigiwa K, Ueda M, Sterling P (2001) Microcircuits for Night Vision in Mouse Retina. *Journal of Neuroscience*, **21**, 8616-8623.
- Warrant E (2008) Mammalian Vision: Rods Are a Bargain. *Current Biology*, **19**, R69-R71.
- Warrant E (2015) Photoreceptor Evolution: Ancient 'Cones' Turn Out to Be Rods. *Current Biology*, **25**, R148-R151.
- Warrant E (2004) Vision in the dimmest habitats on earth. *Journal of Comparative Physiology A*, **190**, 765-789.
- Widder EA (2010) Bioluminescence in the Ocean: Origins of Biological, Chemical, and Ecological Diversity. *Science*, **328**, 704-708.
- Yoshida M, Yura K, Ogura A (2014) Cephalopod eye evolution was modulated by the acquisition of Pax-6 splicing variants. *Scientific reports*, **4**, 4256.