

Görmenin Biyokimyası

BIOCHEMISTRY OF VISION

Dr. Emre KAMBUROĞLU,^a Dr. Kudret DÜRÜK,^a Dr. Erhan ÖZYOL^a

^aGöz Hastalıkları AD, Ankara Üniversitesi Tıp Fakültesi, ANKARA

Özet

Bu makalede görmenin biyokimyasal temellerini ve renkli görme mekanizmasını incelemek amaçlanmıştır. Rod hücreleri ve koni hücreleri olmak üzere 2 tip retinal reseptör hücresi vardır. Bu hücreler dış bölüm, iç bölüm, çekirdek ve sinaptik gövde olmak üzere 4 bölüme ayrılmaktadır. Dış segment fotosensitif pigmentler içerir. Bu bileşikler basillerde rodopsindir ve konilerde 3 adet renk pigmentinden biridir. Işık enerjisi rodopsin tarafından soğurulduğunda parçalanmaya başlar ve metarodopsin-2'ye dönüşür. Metarodopsin 2 basillerdeki elektriksel değişiklikleri uyarır ve görüntüyü merkezi sinir sistemine iletir. Renkli görme kırmızı, yeşil ve maviden ibaret monokromatik ışıkların farklı kombinasyonlarda karıştırılması ile elde edilen renklerin saptaması ile sağlanır.

Anahtar Kelimeler: Görmenin biyokimyası, rod, koni, rodopsin, renkli görme

Türkiye Klinikleri J Ophthalmol 2005, 14:180-187

Abstract

In this article, the biochemical bases of vision and the mechanism of the color vision is evaluated. There are 2 types of receptor cells in retina called rod and cone cells. These cells consist of 4 parts; outer segment, inner segment, nucleus and synaptic region. The outer segment has photosensitive pigments. These pigments called rhodopsin at rod cells and one of the 3 color pigments at cone cells. Rhodopsin transformed into metarhodopsin 2, when it absorbs light energy. Metarhodopsin-2 stimulates the electrical changes in rod cells and sends the image to central nervous system. Color vision is composed by mixture of the monochromatic lights which are red, green and blue in different composition.

Key Words: Biochemistry of vision, rod, cone, rhodopsin, color vision

Retina renkli görmeden sorumlu olan konileri ve esas olarak karanlıkta görmeden sorumlu olan basilleri içeren gözün ışığa duyarlı bölümüdür. Basil ve koniler uyarıldıklarında sinyaller retinadaki ardışık nöronlara ve sonuçta optik sinir liflerine ve beyin korteksine iletilir.¹

Reseptör Hücreler ve Yapıları

İki tip retinal reseptör hücresi vardır. Bunlar rod hücreleri ve koni hücreleridir. Bu hücreler retinaya dağılmış durumda bulunmazlar. Foveada

sadece koni hücreleri bulunur. Fovea retinanın en yüksek görme keskinliğine sahip alanıdır. Foveal alanın dışında görme keskinliği 10 kat daha düşüktür.² Retinanın periferinde koniler 5-8 µm çapında iken foveada 1.5 µm çapındadır. Foveadaki koniler retinanın periferinde yer alan ince uzun konilerin tersine özellikle silindirik şeklindeki gövdeleri ile görüntüdeki ayrıntıların saptanmasına yardım eden özel bir yapıya sahiptir. Bu bölgede kan damarları, ganglion hücreleri, hücrelerin iç nükleer tabakası ve pleksiform tabakalar konilerin üzerinde değildir ve bir tarafa doğru yer değiştirmişlerdir. Bu ışığın engellenmeden konilere geçmesini sağlar.¹

İnsan gözünde yaklaşık 6 milyon koni ile 120 milyon basil varken optik sinirde sadece 1.2 milyon sinir lifi olduğundan reseptörlerin bipolar hücreler aracılığı ile ganglion hücreleri üzerinde yaptı-

Yazışma Adresi/Correspondence: Dr. Emre KAMBUROĞLU
Ankara Üniversitesi Tıp Fakültesi
Göz Hastalıkları AD, ANKARA
erdalkamburoglu@myynet.com

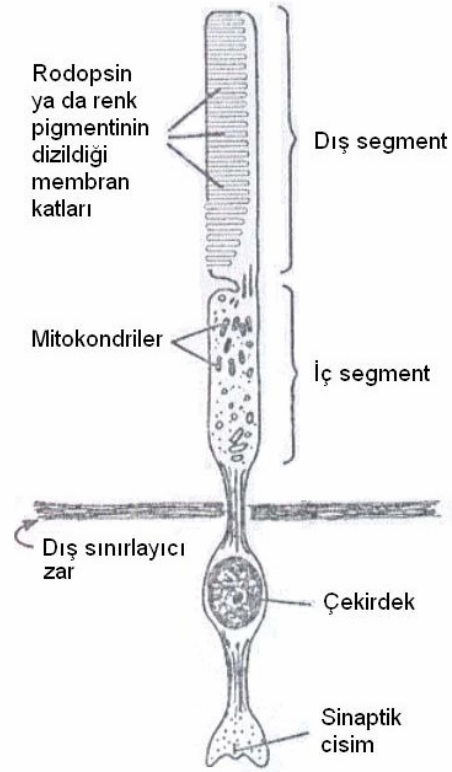
Copyright © 2005 by Türkiye Klinikleri

ğı genel kavuşum oranı (konverjans) 105:1'dir. Foveada her koni tek bir migget bipolar hücreye sahip olduğu için optik sinirdeki tek bir life bağlıdır. Retinanın periferinde basiller hakim olup yassı bipolar hücreler çok sayıda koni ile sinaps yaparken basil bipolar hücreleri de çok sayıda basille sinaps yapmaktadır (konverjans). Bununla beraber bu noktadan sonra bir ayrışma (diverjans) mevcuttur; genikülokalkarin traktusta optik sinirdekinin 2 katı lif vardır ve görme korteksindeki görmeyle ilgili nöronların sayısı optik sinirdeki liflerin 1000 katıdır.³

Retinadaki reseptör sistemleri farklı aydınlık düzeylerine adapte olmuşlardır. Bu reseptör sistemlerinden basiller ışığa son derece duyarlı olup gece görmesi (skotopik görme) reseptörleridir. Skotopik görme aygıtı, nesnelerin ayrıntılarını çözümlenmeyi ve bunların rengini saptamayı başaramaz. Konilerin çok daha yüksek bir eşığe sahip olmalarına karşın, koni sistemi çok daha büyük bir keskinliğe sahiptir ve parlak ışıkta görme (fotopik görme) ile renk görmeden sorumlu olan sistemdir. Yani gözden MSS'ne basillerden gelen girdiler ile konilerden gelen girdiler şeklinde 2 tür girdi sağlanmaktadır. Bu 2 tür girdinin varlığına duplisite kuramı denir.⁴

Bir basil ya da koni dış bölüm, iç bölüm, çekirdek ve sinaptik gövde olmak üzere 4 bölümden oluşmaktadır (Şekil 1).

Dış segmentler değişime uğramış siliyalar olup düzenli yassı kese grupları veya zardan yapılmış disklerden oluşmuştur. Bu kese ve diskler ışıkla reaksiyona girerek görme yollarında aksiyon potansiyellerini başlatan fotosensitif bileşikler içerir.³ Bu bileşikler basillerde rodopsindir, rodopsin konilerde 3 adet renk fotokimyasal maddeden biridir ve renk pigmenti olarak adlandırılır. Spektral duyarlılığındaki farklılıklar dışında her bir koni ya da basilde hücre zarından oluşmuş 1000 kadar disk bulunur. Konilerde keseler, hücre zarının katlanmasıyla dış segmentlerde oluşurken, basillerde diskler hücre zarından ayrıdır.¹ Basillerin dış segmentleri, segmentin iç yanında yeni disk oluşumu ile eski disklerin fagositozu ve dış



Şekil 1. Basil ve konilerin işlevsel bölümleri.

uçta pigment epitel hücreleri tarafından sürekli yenilenir. Konilerin yenilenmesi ise daha difüz bir süreç olup dış segmentin birçok noktasında görülür.³ Rodopsin ve renk pigmentleri konjuge proteinlerdir. Disklerin zarındaki lipid tabakasına gömülü durumda bulunurlar ve fotokimyasal ve biyokimyasal reaksiyonlar bu lipid tabakasının hidrofobik parçasında vuku bulur.⁵ Disklerdeki bu ışığa duyarlı pigmentler dış segmentin tüm külesinin %40 kadarını oluştururlar.¹ İleri ultrastrüktürel ve immünohistokimyasal çalışmalar hücre iskelet ağının rod hücresinin dış segmentini stabilize ettiğini kanıtlamaktadır.⁶

İç segmentte mitokondriler bulunur. Mitokondriler fotoreseptör işlevi için enerji sağlamada önemli rol oynamaktadır.

Sinaptik gövde ise koni veya basilin horizontal ve bipolar hücreler ile bağlantısını sağlayan bölümdür.¹

Işığa Duyarlı Pigmentler ve Fotokimya

Gözler görünür spektrumdaki enerjii optik sinirdeki aksiyon potansiyeline çevirir. Görünür ışığın dalga boyu yaklaşık olarak 397 nm ile 723 nm sınırları arasındadır. Bu dalga boyları arasındaki ışık retinayı uyarır ve retinada ışığa duyarlı maddelerde yapısal bozulmaya yol açar. Işığın herhangi bir maddede yapısal bozulmaya yol açması için bu madde tarafından absorpsiyonu gerekir. Saydam maddeler ışığı absorbe etmedikleri için ışıktan kimyasal açıdan etkilenmezler. Bu fotokimyanın temel bir kuralıdır.⁷

Çevredeki nesnelere görüntüleri retina üzerinde odaklandığında, koni ve basillerin her ikisinde de kimyasal maddelerin parçalanmasına yol açar, basiller ve konilerde potansiyeller üretir ve sonuçta gözden çıkan sinir lifleri uyarılır.¹

Rodopsin ve Retinal Görme Döngüsü

İnsan ve diğer memelilerin çoğunun gözlerindeki fotosensitif bileşikler opsin adlı bir protein ile A1 vitamininin aldehid olan retinen-1'den yapılmıştır. Retinen-1 terimi bazı hayvan türlerinin gözlerinde bulunan retinen-2'den ayırt etmek için kullanılır. Retinenler aldehit olduklarından retinaler olarak da adlandırılır. A vitaminleri ise alkol olduklarından bunlara retinoller denir.³

İnsan rodopsininin molekül ağırlığı 41.000 daltondur. Rodopsinin 7 hidrofobik membran segmentinden oluştuğu düşünülmektedir. Bu segmentler 20-28 aminoasit uzunluğunda olup, valin, lösin, izoösin ve fenil alaninden zengin yapıdadır. Bunlar membran sınırlarının her iki yüzünde 3 hidrofilik parça ile birbirine bağlıdır.⁸

Basillerde bulunan retinalin 11-sis retinal adını alan özel bir tipi vardır. Çünkü yalnızca bu tipi, rodopsin sentezlemek üzere skotopsinle bağlanabilir. Işık enerjisi rodopsin tarafından soğurulduğunda saniyenin trilyonda biri kadar süre içinde (rodopsin izomerizasyonunun ömrü oda sıcaklığında 3-6 pikosaniye aralığındadır) parçalanmaya başlar.⁹ Bunun nedeni rodopsinin retinal bölümündeki elektronların ışıkla aktive olmasıdır

ki bu da retinalin sis şeklinin hep-trans şekline dönüşümüne yol açar, bu şekli de sis şeklinin aynı kimyasal yapısına sahiptir, fakat fiziksel yapısı farklıdır (açılı bir molekülden ziyade düz bir moleküldür). Hep-trans retinalin reaktif bölgelerinin üç boyutlu yönelimi artık skotopsin proteini üzerindeki reaktif bölgelere uymadığı için skotopsinden uzağa çekilmeye başlar. O an oluşan ürün hep-trans retinal ve skotopsinin kısmen parçalanmış bir kombinasyonu olan batorodopsindir.¹ Yapılan araştırmalarda batorodopsin yerine primer ürün olarak fotorodopsinin 25 ps'de oluştuğu ve daha sonra 40 ps de batorodopsine parçalandığı bulunmuştur.^{9,10}

Batorodopsinin absorpsiyon dalga boyu 540 nm olup son derece karasız bir bileşiktir ve nanosaniyeler içinde lümirodopsine bozular.¹¹ Bu daha sonra mikrosaniyeler içinde metarodopsin-2'ye ve sonuçta çok daha yavaş bir şekilde (saniyeler içinde) tamamen parçalanmış ürünlere, skotopsin ve hep-trans retinale bozular. Basillerdeki elektriksel değişiklikleri uyaran ve böylece daha sonra görüntüyü merkezi sinir sistemine ileten, aktive olmuş rodopsin de denilen metarodopsin-2'dir.¹

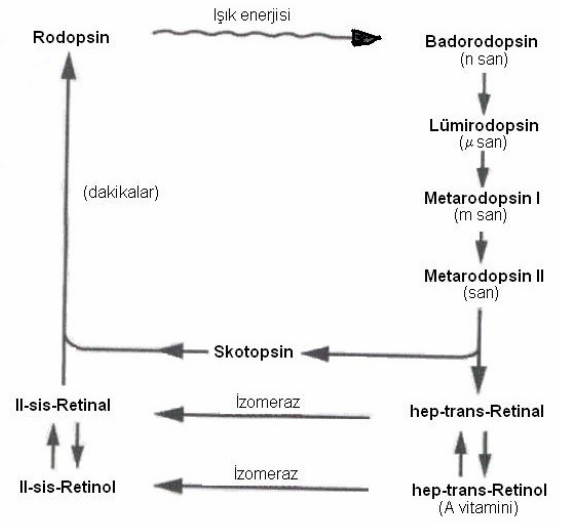
Ara ürünler olan batorodopsin, metarodopsin-1 ve metarodopsin-2 düşük sıcaklıklarda ya da kinetik spektroskopide tanımlanmışlardır.¹² Bu ara ürünlerin absorpsiyon dalga boylarında moleküler yönelimlerinde, yapılarındaki hareket serbestliğinde ve aromatik yan zincirlerinde değişiklikler meydana gelir. Ancak belirgin biçimsel değişiklikler meydana gelmez.¹³

Rodopsinin yeniden oluşumunda ilk aşama, hep-trans retinalin 11-sis retinale yeniden dönüşümüdür. Bu süreç metabolik enerji gerektirir ve retinal izomeraz enzimi ile katalize edilir.¹ Bununla birlikte all-trans retinol ile ilgili reaksiyonda rol alan izomerazın retina pigment epitelinde lokalize olduğu kanıtlanmıştır.¹⁴ İzomeraz sadece retinol üzerine etki eder ve all-trans izomerine spesifite gösterir.¹⁵ 11-sis retinal bir kez oluşunca otomatik olarak rodopsini yeniden oluşturmak için skotopsinle birleşir. Oluşan rodopsin, parçalanması

ışık enerjisinin soğurulması ile tetikleninceye kadar kararlı kalır.¹

A vitamininin 4 formu bulunur. Bunlar retinoik asit, retinaldehid, retinol ve retinil esteridir. Gözdeki başlıca geometrik izomerleri 11-cis ve all-trans şeklindedir ve all-trans retinalin 11-sis retinale dönüşebilmesi için ikinci bir kimyasal yola olanak sağlar. Bu yol hep-trans retinalin ilk olarak A vitaminin bir şekli olan hep-trans retinole dönüşümüdür. Fotolize memeli rodopsininin reaktivasyonu için all-trans retinolün 11-cis retinale dönüşümü şarttır.⁵ Sonra hep-trans retinol, izomeraz enziminin etkisiyle 11-sis retinole dönüştürülür ve en son olarak 11-sis retinol rodopsin oluşturmak üzere skotopsinle birleşen 11-sis retinale dönüştürülür.¹ Dowling'in klasik çalışmasından (1960) bu yana bu döngünün birçok ögesi açığa çıkarılmıştır: All-trans retinolün indirgenmesi, retina pigment epiteline migrasyonu, palmitat ya da stearat esteri olarak depolanması ve görme pigmentlerini tekrar oluşturmak için fotoreseptörlere geri dönüşü.¹⁶ Retinol, hücreler için litik olduğundan ester olarak depo edilir ve hücre içi seviyeleri spesifik bağlayıcı protein seviyeleri tarafından belirlenir. Hücrede her an hazır bulunan retinol bağlayıcı proteinlere ilaveten retina pigment epiteli 11-cis izomere spesifik olan retinal bağlayıcı protein içerir.¹⁷ Retinol açıl transferazın spesivitesi düşüktür. All-trans ve all-cis retinol ile 3,4-didehidro-retinol (vitamin A2) muhtemelen aynı enzim tarafından esterleştirilir.¹⁸ Diğer taraftan ester hidrolazın daha seçici olduğu öngörülmüştür.

A vitamini hem basillerin stoplazmasında hem de retinanın pigment tabakasında bulunur.¹ Vitamin A döngü esnasında, retina ve retina pigment epiteli arasında, bu 2 tabaka arasını dolduran ve interfotoreseptör matriks olarak adlandırılan amof bir maddeyi geçer.¹⁹ A vitamininin gereksinim duyulduğunda yeni retinalin yapılmasını sağlayacak şekilde her zaman hazır bulundurulması önemli bir avantajdır. Öte yandan retinada fazla retinal bulunduğu fazla miktar A vitaminine geri dönüştürülür. Böylece retinadaki ışığa duyarlı pig-



Şekil 2. Basildeki rodopsin-retinal döngüsü.

ment miktarı azaltılır. Retinal ve A vitamini arasındaki bu karşılıklı dönüşüm, farklı ışık şiddetlerine retinanın uzun süreli adaptasyonunda özellikle önemlidir (Şekil 2).¹

Aktive Rodopsin (Metarodopsin-2) ve Basilin Uyarılması

Basil reseptör potansiyeli depolarize edici değil hiperpolarize edicidir. Basil ışığa maruz kaldığında oluşan reseptör potansiyeli hemen hemen diğer tüm duysal reseptörlerinkinden farklıdır. Bu fark basilin uyarılmasının basil membran potansiyelinde artmış negativiteye yol açmasıdır ki bu bir hiperpolarizasyon olayıdır. Bu hemen hemen tüm duysal reseptörlerde meydana gelen azalmış negativitenin yani depolarizasyonun tam tersidir. Rodopsinin aktivasyonunun hiperpolarizasyona yol açma mekanizması, rodopsinin parçalandığında basilin dış segment membranının sodyum geçirgenliğini azaltmasıdır. Basilin iç segmenti sürekli olarak sodyumu basilin içinden dışına pompalar, böylece tüm hücrenin içinde negatif bir potansiyel yaratır. Bununla beraber ışığa duyarlı disklerin yer aldığı basilin dış segment membranı karanlıkta sodyum iyonlarını çok sızdırır. Böylece tüm hücrenin içindeki negativitenin çoğunu nötralize eder.

Sonuçta normal karanlık koşullarında basil uyarılmadığında basil membranının iç tarafında azalmış bir negativite vardır. Çoğu duysal reseptörlerde bulunan -70 ile -80 mV'luk alışılmış rakamlardan ziyade -40 mV gibi ölçümler yapılır. Basilin dış segmentindeki rodopsin ışığa maruz kalıp parçalanmaya başlayınca, basilin iç segmentinden dışarı doğru sodyum pompalanması devam ettiği halde, bu durum basilin içine doğru olan dış segmentin sodyum iletkenliğini azaltır. Böylece içeri doğru sızanlardan daha fazla sodyum iyonu basili terk eder. Pozitif iyon olduklarından basilin içinde eksilmeleri membran içinde negativiteyi artırır ve basile gelen ışık enerjisi ne kadar büyük olursa o kadar büyük elektronegativite meydana gelir, yani hiperpolarizasyonun derecesi daha fazla olur. Maksimum ışık şiddetinde membran potansiyeli -70 ile -80 mV yaklaşır. Bu da potasyum iyonunun membran denge potansiyeline yakındır.¹

Kaskad Reaksiyonlar

Mümkün olan en küçük kuantal ışık enerji birimi olan tek bir ışık fotonu en uygun koşullar altında, basilde yaklaşık 1 mV'luk ölçülebilir bir reseptör potansiyeline yol açar. Yalnızca 30 ışık fotonu basilin yarısının doyumluğuna yol açacaktır. İşte böylesi küçük miktarda ışık bu kadar büyük bir uyarılmayı çok hassas bir dizi kimyasal reaksiyonla gerçekleştirmektedir.⁴ Basilin 3 stoplazmik dirsek bölgesi amplifikasyon kaskadındaki enzimler için reseptör görevini üstlenmiştir.²⁰

1. Foton rodopsinin 11-sis retinal parçasında bir elektronu uyarır. Rodopsinin aktif şekli olan metarodopsin oluşumuna yol açar.

2. Uyarılmış rodopsin basilin disk ve hücre membranlarında inaktif şekilde bulunan bir protein olan transdusinin çok sayıda molekülünü uyaracak bir enzim gibi işlev görür.¹ Yapılan çalışmalar transdusin ile diğer G proteinleri arasında güçlü benzerlikler olduğunu ve özellikle alfa alt ünitesi ve ras gen ürünleri arasında yüksek derecede yapısal benzerlik olduğunu göstermiştir.¹⁹

3. Fosfodiesteraz ile metarodopsin-2 arasındaki bağlantı G-bağlayıcı protein ya da transdusin olarak bilinen guanil nükleotid bağlayıcı protein tarafından sağlanır. Bu protein alfa (39.000 dalton), beta (36.000 dalton) ve gama (8.000 dalton) olmak üzere 3 alt gruptan oluşur. Fosfodiesterazı aktive etmek için GTP, GDP'ye alfa alt grubunda dönüşür. Bu aktivasyon gama alt ünitesinden gelen inhibitör uyarıların azaltılmasıyla gerçekleşir.¹⁹ Uyarılmış transdusin de çok daha fazla sayıda fosfodiesteraz molekülünü uyarır.¹

4. Işıқта sodyum kanalının kapanmasında görevli olan transmitterlerden biri kalsiyumdur. Işığa maruz kalmış rodlarda absorbe edilen kuvantum başına yaklaşık onbin kalsiyum iyonu akımı olur ve ışıkta intrasellüler kalsiyum miktarı düşer. Işıқта kalsiyumun dışarı akımından sonra tekrar rod içine girmesi aynı kanaldan gerçekleşir. Diğer bir transmitter ise cGMP'dir. Bu transmitter karanlıkta iyon kanallarının açık kalmasını sağlar. Ancak bu transmitter ışıkla aktive olan fosfodiesteraz tarafından aktive edildiğinden kanallar ışıkta kapanır.¹⁹ Her bir uyarılmış rodopsin molekülü için yüzlerce kanal kapanır. Bu kanalların her birinden sodyum geçişi çok hızlı olduğundan kapanmış bir kanal tekrar açılana kadar 1 milyondan fazla sodyum iyonunun geçişi önlenmiş olur. Sodyum iyonlarının akışındaki bu azalma basilleri uyarana ana nedendir.¹ Pek çok yayında cGMP duyarlı olağan olmayan iyon kanallarının rodlarda ve kon dış segmentlerinde mevcut olduğu gösterilmiştir.¹⁹

5. Yaklaşık 1 saniye içinde basilde her zaman bulunan rodopsin kinaz enzimi rodopsini (metarodopsin-2) inaktive eder ve şelale tarzındaki tüm olaylar geri dönerek açık sodyum kanalları ile normal duruma gelinir. Basiller bu şekilde tek bir ışık fotonunun etkisini milyonlarca sodyum iyonunun hareketine yol açacak şekilde yükselten önemli bir kimyasal şelale yaratmışlardır. Bu basillerin karanlık koşullarındaki aşırı hassasiyetini açıklar. Koniler basillerden 30 ile 300 kez daha az duyarlıdır, fakat bu bile çok loş olan alaca karanlıktan biraz daha fazla olan ışıkta renkli görmeyi sağlar.¹

Renkli Görme

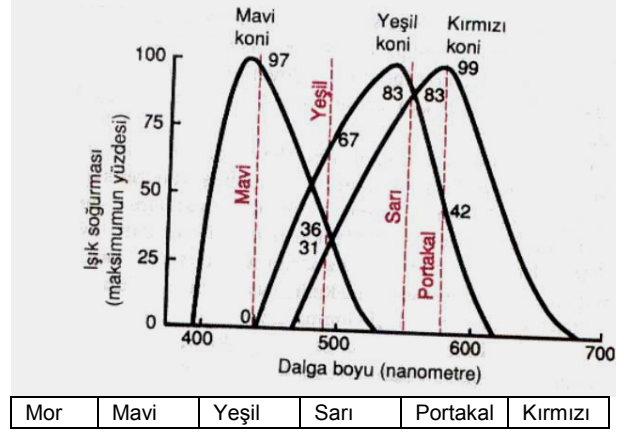
Renğin Özellikleri

Renğin ton, yoğunluk ve doygunluk (beyaz renkle seyreltmeden serbestlik derecesi) gibi 3 bileşeni vardır. Herhangi bir renk için kendisiyle uygun şekilde karıştırıldığı zaman beyaz duyumu veren bir tamamlayıcı (komplementer) renk vardır. Siyah, ışık yokluğu tarafından oluşturulan bir duygu olup, muhtemelen pozitif bir duygudur zira kör bir göz siyah yerine -hiçbir şey- görür. Ard arda veya eş zamanlı kontrast uygulanması, renk yokken renk duygusu uyandıran optik oyunlar, negatif ve pozitif ard hayaller ve renk görmenin çeşitli psikolojik yönleri gibi çeşitli süreçler de söz konusudur.³

Young-Helmholtz Kuramı-Renkli Görmenin Mekanizması

Young-Helmholtz kuramı; insanda 3 tür koni bulunduğunu, bunların her birinin farklı bir fotopigment içerip 3 temel renkten bir tanesine doruk duyarlılık gösterdiğini, herhangi bir renk duygusunun bu koni sistemlerinin her birinden çıkan impulsların bağıl frekansları tarafından saptandığını varsayar. Bu kuramın doğruluğu, 3 pigmentten her birinin rekombinan DNA yöntemleriyle kimliklendirilip, kimyasal olarak nitelendirilmesiyle gösterilmiştir.³ Yapılan çalışmada tavuk kon pigment izolasyonunda kullanılan %0.75 3-dimetilammonio-1-propan sülfonat ve 1.0 mg/mL fosfatidil kolin karışımından oluşan yeni bir çözücü bulunmuştur ve tavuklarda mor, mavi, yeşil ve kırmızı olmak üzere 4 çeşit kon pigmenti bu çözücü madde sayesinde izole edilmiştir.²¹ Tavukta kırmızı pigment iodopsine karşılık gelir. 1990 yılında iodopsinin aminoasit sırası cDNA analizi ile gösterilmiştir.²⁰ Yine 3 cDNA klonu ile tavuktaki mor, mavi ve yeşil pigmentlerdeki aminoasit sırası da gösterilmiştir.²²

Bir pigment (maviye duyarlı veya kısa dalga pigment), en çok renk skalasının mavi-menekşe bölümündeki ışığı absorbe ederken, diğeri (yeşile duyarlı veya orta dalga pigment) skalanın yeşil bölümünde doruk absorpsiyon yapmaktadır. Üçün-



Şekil 3. Farklı renklere duyarlı konilerin monokromatik 4 renk (mavi, yeşil, sarı ve portakal) ışıkla uyarılma derecesi.

cü pigment (kırmızıya duyarlı veya uzun dalga pigment) skalanın sarı bölümünde azami absorpsiyon yapmaktadır.

Renkli görmenin tüm teorileri, insan gözünün yalnızca kırmızı, yeşil ve maviden ibaret monokromatik ışıkların farklı kombinasyonlarda uygun şekilde karıştırılması ile elde edilen renklerin hemen hemen tüm derecelerini saptaması esasına dayanmaktadır.¹

İnsan rodopsini ve 3 kon pigmentinin tek bir homolog protein ailesi içerdiği bildirilmiştir.²³ Tek farklılık protein bölümleri opsinlerdedir. Konilerdeki fotopsinler basillerin skotopsininden farklıdır. Konilerdeki tüm görme pigmentlerinin retinal bölümü basillerdeki ile tümüyle aynıdır. Bu nedenle konilerin renge duyarlı pigmentleri retinal ve fotopsinlerin bileşenidir.¹ İnsanda rodopsin geni 3., maviye duyarlı pigmenti geni ise 7. kromozomdadır. Diğer 2 kon pigmenti X kromozomun q kolu üzerinde beraber bulunacak şekilde düzenlenmiş genler tarafından kodlanır. Yeşile duyarlı ve kırmızıya duyarlı pigmentler çatı yönünden birbirlerine çok benzer; bunların opsinleri aminoasit dizgisi yönünden %96 tıpkılığa sahipken, bu pigmentlerin her birinin maviye duyarlı pigmentin opsini ile gösterdiği tıpkılık sadece %43 kadardır ve bu 3 pigmentin tümü rodopsin ile %41 kadar tıpkılık gösterir.³

Maviye duyarlı pigment, yeşile duyarlı pigment ve kırmızıya duyarlı pigmentlerin soğurma özellikleri sırasıyla 445-535-570 nanometre ışık dalga boylarında soğurma tepe değeri gösterir. Bunlar aynı zamanda her bir tip koni için tepe ışık duyarlılığının dalga boyları olup retinanın renkleri nasıl ayırt ettiğini açıklamaya başlamaktadır.

580 nanometre dalga boyundaki portakal rengi bir monokromatik ışığın 99 gibi bir uyarı değerine (optimum dalga boyundaki tepe uyarımın yüzde 99'u) kadar kırmızı konileri uyarırken, yeşil konileri 42 gibi bir uyarı değerine kadar uyarır, fakat mavi konileri hiç uyarır. Sinir sistemi bu uyarı şeklini portakal rengi duyusu olarak yorumlar. Öte yandan 450 nanometre dalga boyundaki monokromatik bir mavi ışık, kırmızı konileri 0 uyarı değerine, yeşil konileri 0 uyarı değerine ve mavi konileri 97 yarı değerine uyarır. 0-0-97 oran dizisi sinir sistemi tarafından mavi olarak yorumlanır. Benzer şekilde 83-83-0 oranı sarı, 31-67-36 oranı ise yeşil olarak yorumlanır (Şekil 3).

Tüm kırmızı, yeşil ve mavi konilerin yaklaşık eşit uyarımları kişiye beyaz görme hissi verir. Beyaza karşılık gelen ışığın dalga boyu yoktur, bunun yerine beyaz spektrumdaki tüm dalga boylarının bileşimidir. Yani ilgili koni tiplerini eşit şekilde uyaran yalnız bu 3 seçilmiş rengin uygun bileşimi ile retina uyarılarak beyaz duyusu yaratılabilir.¹

Land tarafından gösterilen diğer bir önemli bir nokta ise, algılanan rengin kısmen görme alanındaki diğer nesnelere rengine bağımlı olduğudur. Bir diğer deyişle örneğin yeşil veya mavi ışıkla aydınlatılmış bir ortamda kırmızı bir nesne kırmızı olarak görünürken ortamın kırmızı ışıkla aydınlatılması halinde soluk pembe veya beyaz renkte görülecektir. Farklı koniler ışığın farklı renklerine duyarlıdır.³

KAYNAKLAR

- Guyton AC. Textbook of Medical Physiology. 16th ed. 2002. p.534-69.
- Johnson LR. Essential Medical Physiology. 22th ed. 1998. p.703-11.
- Ganong WF. Ganong Medical Physiology. 13th ed. 1996. p.80-207.
- Schmidt RF, Thews G. Human Physiology. 7th ed. 1993. p.234-73.
- Tripathi RC. Fundamentals and Principles of Ophthalmology (Basic and Clinical Science Course). 2th ed. 2000-2001. p.344-9.
- Wong S, Molday RS. A spectrin-like protein in retinal rod outer segments. Biochemistry 1986;25:6294-300.
- Moses RA. Adler Physiology of the Eye. 7th ed. 1977. p.478-97.
- Hargrave PA, McDowell JH, Curtis DR, et al. The structure of bovine rhodopsin. Biophys Struct Merch 1983;9:235-44.
- Becker RS. The visual process: Photophysics and photoisomerization of model visual pigments and the primary reaction. Photochem Photobiol 1988;48:369-99.
- Schichida Y. Primary intermediates of photobleaching of rhodopsin. Photobiochem Photobiophys 1986;13:287-307.
- Palings I, Pardo JA, van den Berg E, Winkel C, Lugtenburg J, Mathies RA. Assignment of fingerprint vibrations in the resonance Raman spectra of rhodopsin, isorhodopsin and bathorhodopsin: Implications for chromophore structure and environment. Biochemistry 1987;26: 2544-56.
- De Grip WJ. Recent chemical studies related to vision. Photochem Photobiol 1988;48:799-810.
- Einterz CM, Lewis JW, Kliger DS. Spectral and kinetic evidence for the existence of two forms of bathorhodopsin. Proc Natl Acad Sci 1987;84:3699-703.
- Berstein PS, Law WC, Rando RR. Isomerization of all-trans-retinoids to 11-cis-retinoids in vitro. Proc Natl Acad Sci 1987;84:1849-53.
- Berstein PS, Law WC, Rando RR. Biochemical characterization of the retinoid isomerase system of the eye. J Biol Chem 1987;262:16848-57.
- Clare VM. The cell biology of the retinal pigment epithelium. Retina 1986;2:129-68.
- Saari JC, Bredberg DL. Photochemistry and stereoselectivity of cellular retinaldehyde-binding protein from bovine retina. J Biol Chem 1987;262:7618-22.
- Saari JC, Bredberg DL. CoA-and non CoA-dependent retinol esterification in retinal pigment epithelium. J Bio Chem 1988;263:8084-90.
- Bridges CD. Biochemistry of vision-a perspective. Vision Res 1986;26:1317-37.

20. Kuwata O, Imamoto Y, Okano T, et al. The primary structure of iodopsin, a chicken red sensitive cone visual pigment. *Febs Lett* 1990;272:128-32.
21. Okano T, Fukuda Y, Artamonov ID, Yoshizawa T. Purification of cone visual pigments from chicken retina. *Biochemistry* 1989;28:8848-56.
22. Okano T, Kojima D, Fukada Y, Shichida Y, Yoshizawa T. Primary structures of cone visual pigments. *Proc Natl Acad Sci* 1990;89:5932-6.
23. Nathans, Thomas JD, Hogness DS. Molecular genetics of human color vision: The genes encoding blue, green and red pigments. *Science* 1986;232:193-202.