

RETİNA FİZYOLOJİSİ

Bayazıt İLHAN¹, Bora ELDEM²

ÖZET

Retina, ışık enerjisi halinde gelen uyarıları beynimize ulaşan anlamlı elektrik sinyallerine dönüştüren son derece özelleşmiş bir dokudur. Retinanın çalışma prensipleri ile ilgili pek çok araştırma yapılmış ve belli bir bilgi birikimi oluşmuştur. Ancak yine de retina fizyolojisi hakkında bilinmeyen pek çok karanlık nokta vardır. Bu derlemede retinanın hücre tabakaları, bu tabakalarda yer alan hücreler ve çalışma mekanizmaları, hücreler arası bağlantılar, görmenin foto kimyası, aydınlık-karanlık adaptasyonu, renkli görme, retina içerisindeki ileti mekanizmaları ve nörotransmitter ajanlar ile reseptif alanlar hakkındaki güncel bilgiler toparlanmıştır.

Anahtar kelimeler : Retina, Fotoreseptörler, Retina pigment epiteli, Elektronik ileti, Reseptif alan

SUMMARY

PHYSIOLOGY OF THE RETINA

Retina is a highly specialized tissue that converts the visual stimuli coming as light energy to meaningful electrical signals reaching the brain. Many studies concerning the mechanisms of action of the retina had been done and a considerable amount of knowledge had been collected on the subject. Still, many questions about the physiology of the retina have not been answered. In this paper current knowledge about cellular layers of the retina, cells present in these layers and their mechanisms of action, intercellular synaptic zones, photochemistry of vision, light-dark adaptation, color vision, electrical transmission mechanisms, neurotransmitter agents and receptive fields have been collected.

Ret-vit 1998;6:68-73

Key Words : Retina, photoreceptors, retina pigment epithelium, electrotonic transmission, receptive fields.

Göz, özellikle retina beynin bir uzantısı olarak bilinir. Bu bağlantı embriyolojik gelişimdeki ortaklıktan kaynaklanır. Gözün gelişimi embriyonel gelişimin 3. haftasında prozensefalon bölgesinden lateral çıkıntılar halinde başlar. Öncelikle optik vizikül, daha sonra da dış kısmın içe doğru katlanmasıyla "optic cup" oluşur. Beyin ventriküler sisteminin göze olan bağlantısı "optic stalk" ın kapanmasıyla kesilir ve gelişmiş bir gözde yalnızca subretinal saha bu sistemin bir uzantısı olarak varlığını sürdürür¹. "Optic cup" ın dışta kalan kısmı retina pigment epiteline (RPE), içte kalan kısmı ise sensorinöral retinaya farklılaşır. Arada oküler ventrikül yani subretinal saha kalır. Bu embriyonel benzerlik retinanın histolojik yapısına da yansır. Retina iç yüzeyi aslında optik vizikülün içe katlanmasıyla oluştuğu için histolojik olarak beyin pia yüzeyine, retina

dış yüzü ise beynin ventriküllere bakan iç yüzeyine benzerlikler gösterir. Retina dış yüzeyinde dış limitan membranı, Müller hücreleri ve fotoreseptör hücreleri arasındaki zonula adherans şeklindeki bağlantılar oluşturur. RPE hücreleri arasında ise sıkı bağlantılar bulunur ki bu da beyin ventriküler sistemindeki koroid pleksus epiteline benzerlik gösterir

Retinanın Hücre Tabakaları

Retinada üç adet nükleer tabaka bulunur. Dış nükleer tabakada fotoreseptörlerin hücre çekirdekleri yer alır. İç nükleer tabakada ise horizontal, bipolar, amakrin, interpleksiform ve Müller hücrelerinin gövdeleri yer alır. Onun iç kısmında da ganglion hücre tabakası bulunur. Hücre tabakaları arasında hücreler arası bağlantı sahaları yer alır.

Hücreler Arası Bağlantı Sahaları

Hücreler arası bağlantıların sağlandığı iki tabaka yer alır.

1. Ar.Gör. Hacettepe Üni. Tıp fak. Göz Hast. ABD.

2. Prof. Hacettepe Üni. Tıp Fak. Göz Hast. ABD.

Dış pleksiform tabaka : Fotoreseptörler ile bipolar ve horizontal hücrelerarası bağlantılar (triad) burada sağlanır. Bipolar hücreler mesajı vertikal olarak iç pleksiform tabakaya aktarırlar. Horizontal hücreler ise isimlerinden de anlaşıldığı gibi horizontal olarak hücrelerarası bağlantıyı sağlarlar. İç pleksiform tabakadan dış pleksiform tabakaya inhibitör mesajlar taşıyan interpleksiform nöronlar da vardır.

İç pleksiform tabaka : Bu tabakada bipolar hücreler ile amakrin ve ganglion hücreleri arasındaki bağlantılar bulunur.

Nöral hücreler arasında yer alan Müller hücreleri ependimogial hücreler olarak bilinirler. Müller hücreleri sadece glial hücreler olarak bilinmezler. Bugün ışık enerjisinin elektrik sinyallerine dönüştüğü retina bu süreç içinde çeşitli iyon transferleri yaptıkları görülmüştür. Örneğin fotoreseptör hücreleri arasında K^+ iyonu transfer etmektedirler¹. Müller hücrelerinin bu süreçteki rolleri tam anlaşılmış değildir. İç limitan membran ve dış limitan membranın oluşmasını direk olarak sağlarlar, retinanın iç kısmından dış kısmına tam kat geçerler. Dış kısımlarında subretinal sahaya bakan yüzlerinde mikrovillusları vardır.

Retinal Bilginin Hedefleri

Retinal bilgi sadece görme korteksine değil beynin birçok kısmına aktarılmaktadır. Ganglion hücrelerinin aksonlarından oluşan optik sinir mesajları öncelikle lateral genikülat cisimdeki parvoselüler ve magnoselüler tabakalarda sinaps yaparak görme korteksine aktarılmaktadır.

Yine optik sinirden bazı lifler mezensefalonda süperior colliculus bölgesine ulaşmakta ve buradan serebellum, vestibuler sistem, işitme sistemi ve ekstraoküler adelelere mesajlar iletilmektedir¹. Yine pretektal sahaya ulaşan mesajlar pupilla ve silier cisime giden uyarılar oluşmasını sağlamaktadır. Hipotalamusun suprakiazmatik nukleusuna ulaşan mesajlar sirkadian ritmin oluşumunu temin etmektedir.

Fotoreseptörler

İki tür fotoreseptör hücre bulunur; rodlar ve koniler. Bunlar morfolojik terimlerdir ve fotoreseptör dış segmentin şeklinden kaynaklanır. Daha önce belirtildiği gibi hücre gövdeleri dış nükleer tabakada yer alır. Hücre gövdelerinin dış kısımlarında iç segment ve dış segment yer alır. İç segment hücre stoplazmasını oluşturur. İç ve dış segmentler arasında bağlantı kuran bir silium mevcuttur. Dış segment içinde membran katlantılarından oluşan diskler

vardır ve görme olayını başlatan pigmentleri içerirler. Her bir dış segmentte bin kadar disk bulunur. Dış segmentlerin rejenerasyonu mümkündür, ancak bunun için hücre gövdesinin canlılığını sürdürüyor olması gerekir. Örneğin retina dekolmanından sonra hücre gövdesi canlılığını yitirmeden, erken dönemde retinanın yatışması sağlanabilirse fonksiyonların en azından kısmen geri dönmesi mümkündür. Aynı şey vitamin A eksikliğinin erken dönemde giderilmesi ile de mümkündür. Ancak geç kalınırsa dış segment rejenerasyonu olmamakta ve fonksiyonlar geri dönmemektedir.

Fotoreseptör iç ve dış segmentlerinin çevresinde interfotoreseptör matriks yer alır. Bu matriks kondroidin-6-sülfat'tan zengindir. Rodlar ve konilerin çevresindeki interfotoreseptör matriks farklı lektinleri bağlar (PL, WGA gibi). Bu farklılığın önemi bilinmemektedir. Yine interfotoreseptör matriksin subretinal sahanın farklı yerlerinde farklı kimyasal yapıda olduğu dikkat çekmiştir². Interfotoreseptör matriks görme siklusu içinde çok önemli olan interfotoreseptör retinoid bağlayıcı proteini (IRBP) içerir. Bu molekül daha sonra da belirtileceği gibi retinoid moleküllerinin RPE hücreleri ile fotoreseptör dış segmentleri arasındaki transferini sağlar³.

Retina Pigment Epiteli (RPE)

Retina pigment epiteli hücreleri arasındaki sıkı bağlantılar dış kan-retina bariyerini oluşturur. Görme siklusu içinde 11-cis-Retinal'in tekrar oluşumunda izomerizasyon işlemi RPE içinde olmaktadır, bu yönüyle de hayati bir fonksiyonu vardır. Yine fotoreseptör dış segmentlerinin ihtiyaç duyduğu vitamin A kan yoluyla RPE'e gelmekte ve buradan da dış segmentlere aktarılmaktadır³. RPE hücrelerinde yer alan melanin ışığın saçılımını önlemekte ve böylece oluşabilecek olan görsel aberasyonların önüne geçilmektedir. Bunun önemi albinizmde açık bir şekilde ortaya çıkmaktadır. Bu hastalar RPE'ndeki melanin eksikliğinden dolayı ışıktan çok rahatsız olmakta ve albinizmdeki görmeyi azaltan diğer faktörlere ek olarak bu sebeple de görmeleri düşük olmaktadır.

RPE'nin fagositoz fonksiyonu da vardır. Sürekli yapılıp dökülmekte olan fotoreseptör dış segmentleri diskleri RPE tarafından fagosite edilmektedir⁴. Rodlarda diskler alt kısımda hücre zarı ile bağlantılı iken dış kısımlarda hücre zarından ayrılmış olarak hücre içinde durmaktadırlar. Konilerde ise dış segment boyunca diskler ile hücre zarı bağlantılıdır. Bun-

dan dolayı verilen radyoaktif madde işaretli aminoasitler rodlarda bant şeklinde dağılırken konilerde difüz dağılım göstermektedir¹. Yapım dökülme dengesi önemlidir. Bu dengedeki bozulmanın retinitis pigmentosa patogenezinde önemli oluşu düşünülmektedir. Bu grup hastalara ileride yardımcı olmak amacıyla retina iç yüzeyini uyarma temeline dayanan, hayvan deneyi düzeyinde deneysel çalışmalar yapılmaktadır⁵.

Fotoreseptör hücrelerinde taurin aminoasiti-ne yoğun olarak raslanmaktadır. Bu aminoasit anne sütünde yeterli derecede bulunmaktadır. Taurinden yoksun diyetle beslenen maymunlarda fotoreseptör dış segmentlerinin dejenerasyonları ortaya çıkmıştır¹.

Retinayı RPE'ne bağlayan hücresel bağlantı gösterilememiştir. Aslında retinayı yerinde yastı olarak tutan faktörler tam olarak anlaşılabilmiş değildir, ancak muhtemel faktörler vardır. Bunların başında subretinal sahadaki sıvı hacmini kontrol eden faktörler gelir. Bu faktörlerin en önemlisi de RPE hücrelerinin pompa fonksiyonudur. Yine subretinal sahadaki asit mukopolisakkaritlerin adhezif etkisi önemli olabilir. RPE hücrelerinin özellikle mikrovilluslarındaki melanozomlar fotoreseptör dış segmentleri çevresine bir kanca gibi sarılmakta ve retinayı yerinde tutmaktadır. Değişik canlılarda bu bağlantılar değişik kuvvettedir. Örneğin sincaplarda bu bağlantı o kadar kuvvetlidir ki retina yerinden ayrılmak istediğinde fotoreseptör dış segmentleri kopmakta ve yerlerine bağlı olarak kalmaktadırlar¹.

Retinanın farklı bölgelerinde rod ve konilerin dağılımı farklıdır. Maküla bölgesi santral 5.5 mm. çaplı sahadır ve koniden zengin bölge olarak bilinir. Bu bölgedeki hücrelerin içerdiği zeksantin pigmenti nedeniyle çevre retinadan farklı bir refleksi vardır, bu nedenle de maküla lutea adını alır. Daha santralde kalan yaklaşık 1.5 mm. çaplı saha foveadır. Burada koniler daha da yoğundur. En ortada, foveola denilen, yaklaşık 260 mikron çaplı sahadaki ise hiç rod bulunmaz. En santralde retina çok incedir. Sadece iç limitan membran ve bunun altında fotoreseptör hücreler yer alır. Diğer hücre tabakaları yanlara doğru deplase olmuşlardır. Bu sayede ışık daha az engellenerek fotoreseptörlere ulaşır ve santral görmede oluşabilecek aberasyonlar önlenir⁶.

Merkeze gidildikçe konilerin çapları küçülüp boyları uzar. Tüm bunların santraldeki görme keskinliğinin fazla olmasına katkısı vardır. Santralde bir ganglion hücresi yalnız bir koni ile bağlantı kurarken perifere doğru

gidildikçe bir ganglion hücresi giderek daha fazla hücre ile bağlantı kurar. En periferde bir ganglion hücresinin 200 kadar rodla bağlantıda olduğu bilinmektedir.

Görmenin Fotokimyası

Görme pigmentleri bir retinoid molekülü ve buna bağlı bir proteinden (opsin) oluşmaktadır. Retinoid kısmı rodlarda ve konilerde aynıdır. Rodlardaki opsin kısmı skotopsin iken konilerde değişik dalga boyundaki ışığa duyarlı üç farklı opsin bulunmaktadır (mavi, yeşil, kırmızı). Bunun dışındaki tüm biyokimyasal faaliyetler iki hücre tipinde aynıdır. Burada sadece rodlardaki olaylar zincirine değinilecektir.

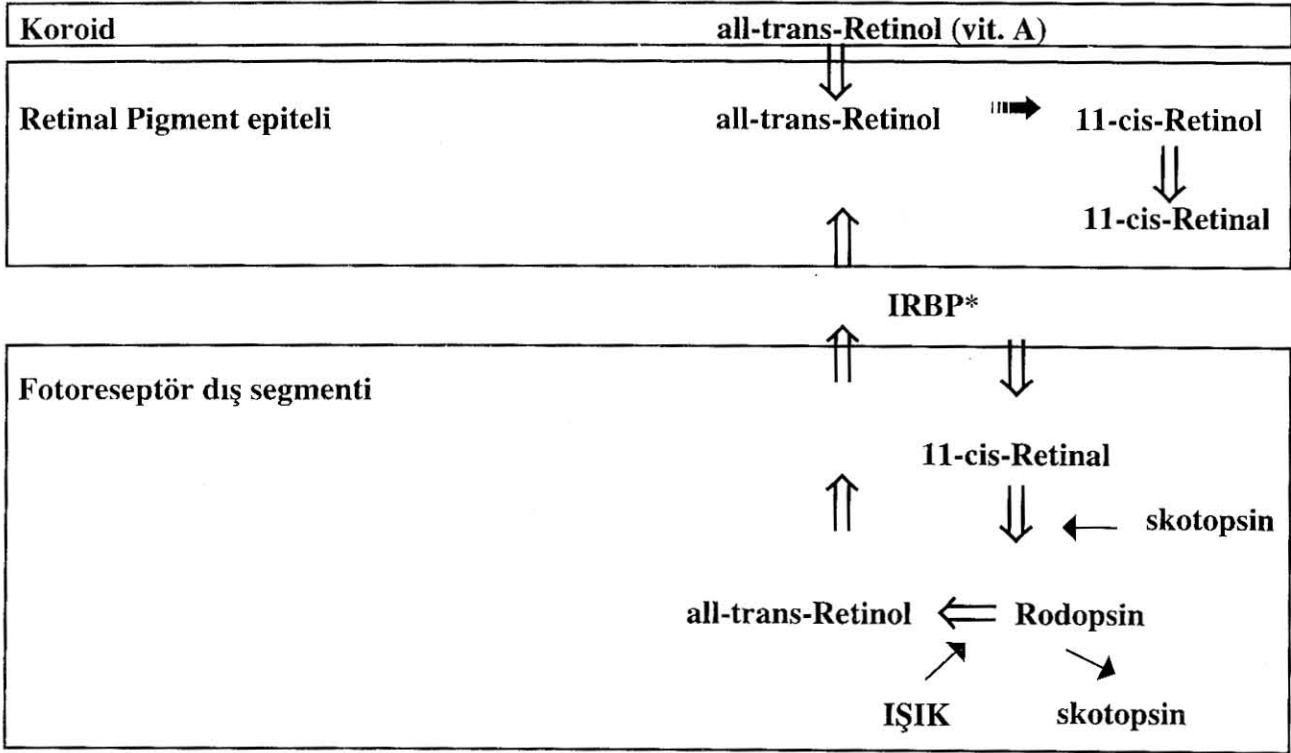
Rodlardaki görme pigmenti olan rodopsin 11-cis-Retinalın ile skotopsin kombinasyonundan oluşmaktadır. Skotopsinin bağlanması için retinoid kısmının 11-cis-retinal olması gerekmektedir. Rodopsin ışığa maruz kalınca sırasıyla batorodopsin, lumirodopsin, metarodopsin I ve metarodopsin II oluşmaktadır. Bundan sonra skotopsin bu molekülden ayrılmakta ve all-trans-Retinal ortaya çıkmaktadır. II-cis-Retinal izomeraz enzimi ile tekrar oluşması işlemi ise RPE hücrelerinde olmaktadır. Daha öncede belirtildiği gibi retinoid moleküllerinin bu aradaki transferleri IRBP tarafından yapılmaktadır. Vitamin A'nın bir formu all-trans-Retinol'dür ve plazmadaki plazma retinoid bağlayıcı proteinleri tarafından taşınıp RPE hücrelerine verilirler. Hücre içinde muhtemelen hücresel retinoid bağlayıcı protein (CRBP) tarafından taşınır^{4,7}. RPE hücresi içinde önce 11-cis-Retinol'e dönüşmekte, daha sonra da aldehit formu olan 11-cis-Retinal oluşmaktadır. Plazmadan gelen veya tekrar döngüye uğrayan 11-cis-Retinal fotoreseptör dış segmentine taşınır ve burada skotopsin ile birleşince rodopsin yeniden oluşur. Böylece siklus yeniden başlamış olur⁴. (Şekil-1)

Burada oluşan ara ürünler içindeki metarodopsin II aktive rodopsin olarak bilinir ve bir sonraki aşama olan elektriksel olayları başlatan moleküldür⁶.

Fotoreseptörler ışık ile uyarılınca ortaya çıkan potansiyel vücudun başka yerlerindeki nöronlardakinin aksine hiperpolarizasyondur.

Hiperpolarizasyon Oluşum Mekanizması

Fotoreseptör iç segmentinden sürekli olarak hücre dışına Na⁺ pompalanmaktadır. Dış segmentten ise ışık şiddetine göre değişen oranda Na⁺ iyonu hücre içine girmektedir. Rodop-



Şekil 1. Görme siklusundaki biyokimyasal olaylar

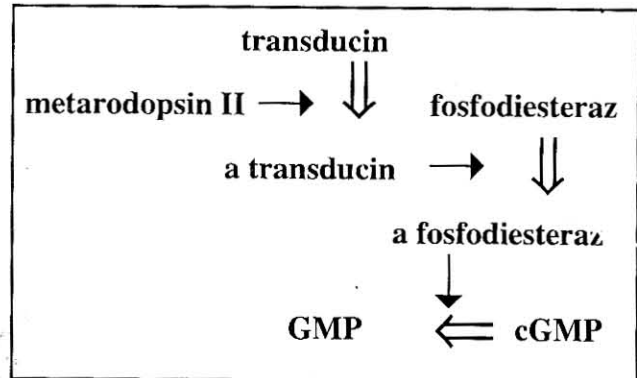
sin ışığa maruz kalınca dış segmentin Na^+ geçirgenliği azalır, böylece bir hiperpolarizasyon oluşur. Karanlıkta ise Na^+ geçirgenliği daha fazladır. Hiperpolarizasyon rodalarda 0.3 saniyede maksimuma ulaşır. Konilerde bu olaylar dört kat daha hızlıdır. Reseptör potansiyelinin değeri ışık şiddetinin logaritması ile orantılıdır⁶.

Işık fotoreseptörleri uyarınca Na^+ geçirgenliği nasıl etkilenmektedir? Daha önce belirtildiği gibi metarodopsin II aktive rodopsindir ve hücre içinde "transducin" isimli proteini aktive eder. Aktive "transducin" fosfodiesterazı aktive eder. Aktive fosfodiesteraz cGMP'yi GMP'ye dönüştürür. cGMP Na^+ geçirgenliğini artıran bir moleküldür. Işık gelince cGMP azalmakta, buna paralel olarak da Na^+ geçirgenliği azalmaktadır (Şekil 2). Retina ganglion hücrelerinde de cGMP ile ayarlanan katyon kanalları bulunmuştur⁸. Birtek foton milyonlarca Na^+ iyonun hücre içine girmesini engeller. Rodlar ışığa konilere göre 30-300 kat daha duyarlıdır.

Aydınlık-Karanlık Adaptasyonu

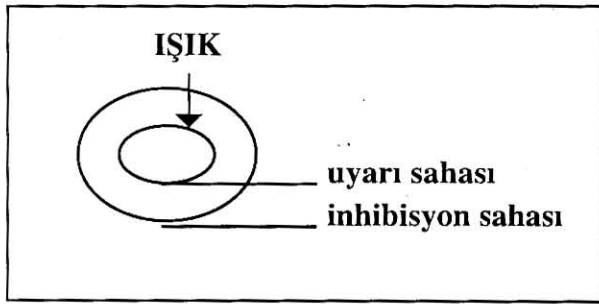
Aydınlık-karanlık adaptasyonunu sağlayan çeşitli mekanizmalar vardır. Bunlardan birincisi fotoreseptörlerdeki görme pigmentlerinin durumudur. Aydınlighta fotoreseptörler sürekli

olarak all-trans-Retinol'e dönüşmekte. Buna paralel olarak da ışığa duyarlılık azalmaktadır. Karanlıkta ise işlem ters yönde işlemekte all-trans-Retinol'den 11-cis-Retinal'e doğru olan faaliyetler baskın gelmektedir. Bu şekilde ışığa karşı duyarlılık artmaktadır. Görme pigmentlerine bağlı karanlık adaptasyonunun miktarı fazladır, ancak gerçekleşmesi için nisbeten daha uzun zaman gerekmektedir. Aydınlightan karanlığa girince ışığa duyarlılık bir dakikada 10 kat, 20 dakikada 6000 kat, 40 dakikada 25000 kat artmaktadır. Bu sayede çok değişik ışık düzeylerinde görme mümkün olabilmektedir. Konilerin adaptasyonu daha erken olmaktadır⁶.



cGMP'nin azalması Na^+ geçirgenliğini azaltır!

Şekil 2. Hiperpolarizasyon oluşum mekanizması



Şekil 3. Bir "receptive" alan ve ışık geldiğinde uyarıya ve inhibisyona sebep olan sahalalar

Karanlık adaptasyonu yapan diğer iki mekanizma pupilla çapı ve nöral adaptasyondur. Bu iki mekanizma çok daha çabuk adaptasyon sağlar ancak yapabildikleri adaptasyon miktarı kısıtlıdır. Örneğin, pupilla çapına bağlı adaptasyon ancak 30 kat olabilmektedir. Bunların dışında koniler içindeki bazı hücreler mekanizmaların da karanlık adaptasyonunda rol aldığını düşündüren çalışmalar vardır⁹. Daha sonra bahsedilecek olan "receptive" alanlarının büyüklüğüne göre ilgili ganglion hücrelerinin karanlık adaptasyonunda farklı cevaplar verdikleri düşünülmüştür¹⁰.

Renkli Görme

Daha öncede belirtildiği gibi konilerde üç çeşit görme pigmenti yer almaktadır. Bunlar farklı dalga boylarındaki ışığa duyarlıdır. İçerdikleri görme pigmentine paralel olarak koniler de bu açıdan üçe ayrılırlar:

Mavi :445 nm

Yeşil : 535 nm

Kırmızı : 570 nm

Farklı koniler farklı ganglion hücrelerine mesajlarını iletmekte ve böylece farklı renklere ait mesajlar beyine iletebilmektedir. Ara renklerin seçilmesi ise bu renklerin değişik konileri değişik oranlarda uyarmalarına bağlıdır. Örneğin, sarı renk kırmızı konileri %83, yeşil konileri %83, mavi konileri de %0 düzeylerinde uyarmaktadırlar. Böylece ortaya çıkan 83:83:0 oranlarındaki uyarım beyinde sarı ışık olarak algılanmaktadır⁶. Her üç koninin eşit oranlarda uyarımı beyaz ışık olarak algılanır.

Değişik horizontal hücrelerin farklı dalga boylarından etkilendiğini gösteren çalışmalar vardır¹¹.

Görsel Uyarıların Retina İçerisinde İşlenmesi

Bu kısımda fotoreseptörlerce alınan mesajların hangi işlemlere tabi tutulup beyine iletilen mesajlar haline getirildiğini inceleyeceğiz.

Fotoreseptör hücreleri aldıkları mesajları horizontal ve bipolar hücrelere iletirler. Horizontal hücreler adlarından anlaşıldığı gibi retina içerisinde lateral bağlantıyı sağlayan hücrelerdir. İnhibitör tarzda etki gösterirler. Primatlarda 2 çeşit horizontal hücre tesbit edilmiştir. Bipolar hücreler ise aldıkları sinyalleri vertikal olarak iç pleksiform tabakaya aktarırlar. Rodların ve konilerin bağlantı kurdukları bipolar hücreler farklıdır. İnsanda en az dört çeşit bipolar hücre tesbit edilmiştir. Rodlardan alınan mesajlar muhakkak iç pleksiform tabakada amakrin hücrelere iletilirken, konilerden alınan mesajlar amakrin hücrelerine uğrayabilir veya direkt olarak ganglion hücrelerine iletilir. Bipolar hücreler uyarıldıkları zaman bazıları depolarize olurken bazıları hiperpolarize olur. Her iki tür mesaj da görmenin oluşumunda önemlidir ve anlam taşır. Lateral inhibisyonda bunda rol oynadığı düşünülmektedir.

İç pleksiform tabakada bipolar hücreler yukarıda belirtildiği gibi ya amakrin hücreleri ya da ganglion hücreleri ile bağlantı kurarlar. Amakrin hücreler insanda yaklaşık 30 çeşittir. Bir çoğunun fonksiyonu net anlaşılmış değildir. Bir çok dendritleri bulunur ve çok sayıda hücre ile bağlantı gösterilmiştir. Bu hücrelerin iç pleksiform tabakada lateral inhibisyona katkıda buldukları düşünülmektedir¹. Amakrin hücreleri de aldıkları mesajları ganglion hücrelerine aktarırlar.

İnsanda en az üç çeşit ganglion hücresi olduğu bilinmektedir⁶.

W Hücreleri : Ganglion hücrelerinin %40'ını oluştururlar. Küçük çapta hücrelerdir. Yavaş ileti yaparlar (8m/sn). Belli yönlerdeki hareketi fark etme ve karanlıkta görme için gerekli sinyalleri taşırlar.

X Hücreleri : P hücreleri olarak da bilinirler¹. Lateral genikülat cisiminde parvoselüler tabakada sinaps yaparlar. Ganglion hücrelerinin %55'ini oluştururlar. Orta boydadırlar ve orta hızda ileti yaparlar (14m/sn). Renkli görme ve form görme mesajlarını taşırlar.

Y Hücreleri : M hücreleri de denilmektedir. Magnoselüler tabakada sinaps yaparlar. Büyük hücrelerdir. Ganglion hücrelerinin %5'ini oluştururlar ve hızlı ileti yaparlar (50m/sn). Görsel uyarılardaki hızlı değişimler ile hızlı hareket ve ışık şiddetindeki hızlı değişimlere ait mesajları taşıyan hücrelerdir.

Nörotransmitter Ajanlar

Fotoreseptörlerin kullandığı nörotransmitter glutamattır. Amakrin hücrelerinde asetilkolin, glisin, taurin, seratonin, dopamin, GABA tes-

bit edilmiştir. Bu ajanların hangilerinin ne amaçla kullanıldığı anlaşılmış değildir. Retinada varlıkları anlaşılan adenoazin ve melatoninin de fonksiyonları bilinmemektedir¹.

Elektronik İleti

Retinada vücudun diğer kısımlarından farklı olarak gördüğümüz bir olgu da elektronik iletidir^{6,12}. Fotoreseptörler ile horizontal, bipolar ve amakrin hücrelerin çoğunda bu ileti görülür. Burada elektriksel akım sitoplazma boyunca ilerler ve derecelendirilmiş ileti mümkündür. Ne kadar uyarı olursa o kadar potansiyel oluşur ve o oranda iletilir. Aksiyon potansiyelinde olduğu gibi ya hep ya hiç kuralına göre olmaz. Bunun gelen ışık şiddetine paralel olarak cevap oluşmasındaki fonksiyonel rolü açıktır.

Amakrin hücrelerinin bazıları ile gaglion hücrelerinin tümünde ise aksiyon potansiyeli ile ileti olmaktadır. Çünkü gaglion hücreleri mesajlarını uzak mesafelere iletmektedirler ve bunun temelde yavaş bir ileti olan elektrotonik ileti ile yapılması mümkün değildir.

"Receptive" Alanlar

Retina üzerinde, uyarıldığında görme sisteme ait bir hücrenin aktivitesini etkileyen, reseptör hücrelerden oluşan saha, söz konusu hücrenin "receptive" alanıdır. Bu fizyolojik bir kavramdır. Söz konusu hücre retina içinde görsel uyarımı değerlendiren hücrelerden herhangi biri olabilir (bipolar hücre, ganglion hücresi gibi). Değişik "receptive" alanlar birbirleriyle çakışır. Herbirinde bir merkez ve çevre vardır. Merkezin uyarımı ilgili hücreyi uyarırken çevrenin uyarımı inhibe eder. Basitleştirilmiş olarak bir "receptive" alan Şekil 3' de görüldüğü gibidir⁶.

Her iki bölgenin aynı anda uyarılması birbirlerinin etkisini azaltırken biri uyarılıp diğeri uyarılmazsa aradaki kontrast artmış olur (contrast enhancement). Böylece değişik aydınlatmalardan oluşan sınırlar keskinleşmiş olur¹³. Bu alanların genişliği uzaysal rezolüsyonun bir belirleyicisidir. "Receptive" alan küçüldükçe o sahanın rezolüsyonu yani görme keskinliği artar. Nitekim retinada merkeze doğru gittikçe bu sahalar küçülür ve görme keskinliği artar. "Receptive" alanlar değişik hayvan deneylerinde farklı çaplarda uyarılar kullanılıp ölçümler yapılarak ortaya konmuştur. Bu alanlardaki çevre - merkez ilişkisi lateral inhibisyonun bir göstergesidir¹³.

KAYNAKLAR

1. Cohen A I : The retina In Hart WM : Adler's Physiology of the Eye. Ninth ed. Mosby Year Book, Missouri 1992;579-615.
2. Porello K, La Vail MM: Histochemical demonstration of spatial heterogeneity in the interphotoreceptor matrix of the rat retina. *Investigative Ophthalmology and Visual Science* 1986;27:1577-1586.
3. Saari SJ: The biochemistry of sensory transduction in vertebrate photoreceptors. In Hart WM: Adler's Physiology of the Eye. Ninth ed. Mosby Year Book, Missouri 1992;460-484.
4. Roof DJ, Heth CA: Photoreceptors and retinal pigment epithelium; transduction and renewal mechanisms. In Albert DM, Jacobiec FA, Robinson NA: Principles and Practice of Ophthalmology, Basic Sciences. W.B. Saunders, Pennsylvania 1994;309-332.
5. Humayun M, Propst R, de Juan E, Mc Cormick K, Hickingbotham D : Bipolar surface electrical stimulation of the vertebrate retina. *Archives of Ophthalmology* 1994;112:110-116.
6. Guyton AC, Hall JE : The eye : II. Receptor and neural function of the retina. In Guyton AC, Hall JE : Textbook of Medical Physiology. Ninth ed. W. B. Saunders, Pennsylvania 1996;637-650.
7. Bok D : Retinal photoreceptor-pigment epithelium interactions. *Investigative Ophthalmology and Visual Science* 1985;26:1659-1694.
8. Ahmad I, Leinders ZT, Kocsis JD, Shepherd Gm, Zuggall F, Bornstable CJ : Retinal ganglion cells express a cGMP-gated cation conductance activable by nitric oxide donors *Neuron* 1994;12:155-65.
9. Gurkhard DA : Light adaptation and photopigment bleaching in cone photoreceptors in situ in the retina of the turtle. *Journal of Neuroscience* 1994;14:1091-105.
10. Enroth-Cugell C, Shapley RM : Flux, not retinal illumination, is what cat retinal ganglion cells really care about. *Journal of Physiology* 1973;233:311-326.
11. Dacey DM, Lee BB, Stafford DK, Pokomy J, Smith VC : Horizontal cells of the primate retina : Cone specificity Without spectral opponency. *Science* 1996;271:(5249):616-7.
12. Ganong WF : Vision In : Review of Medical Physiology. Appleton and Lange, Connecticut 1991;136-157.
13. Hart WM : Visual adaptation. In Hart WM : Adler's Physiology of the Eye. Ninth ed. Mosby Year Book, Missouri 1992;502-630.