

ОБЗОРЫ АКТУАЛЬНЫХ ПРОБЛЕМ

Поляризационная физиологическая оптика

Н.Д. Жевандров

Рассмотрены два связанных между собой аспекта — поляризационная чувствительность органов зрения и применение поляризационно-оптических методов для исследования глазных сред, а также принципиальные возможности их практического использования в офтальмологии. Использованы многочисленные статьи из различных физических, биологических и медицинских журналов за много лет. Обзоров такого профиля в мировой литературе в настоящее время нет.

PACS numbers: 42.25.Ja, 42.66.-p

Содержание

1. Введение (1193).
 2. Дирекциональный эффект и поляризация (1193).
 3. Поляризация света, отраженного от глазного дна (1197).
 4. Дихроизм фоторецепторов (1199).
 5. Энтоптические поляризационные явления (1202).
 6. Двупреломление роговицы (1206).
 7. Поляризационные свойства хрусталика (1208).
 8. Поляризационная чувствительность беспозвоночных (1209).
- Список литературы (1212).

1. Введение

Предлагаемое название этого обзора в настоящее время, по-видимому, нельзя считать общеупотребительным и принятым. Между тем, оно уместно и достаточно точно определяет содержание обзора, органично соединяя в себе два вполне установившихся понятия: "поляризационная оптика" и "физиологическая оптика".

Поляризационно-оптические методы исследования конденсированных молекулярных неоднородных и анизотропных сред широко используются в физике, химии и биологии. Здесь речь пойдет об их применении к глазным средам. Пользуясь выражением С.И. Вавилова по другому поводу — визуального метода измерения флуктуаций светового потока — можно сказать, что эти методы могут служить еще одним "весьма тонким средством для исследования недр живого глаза".

Обзор содержит два аспекта. Один — поляризационная чувствительность органов зрения человека и других живых существ и ее физические и фотохимические механизмы. Другой — исследование структуры и анизотропии глазных сред поляризационно-оптическими

методами (дихроизм, двойное преломление, поляризация и деполяризация при рассеянии света, офтальмоскопия в скрещенных поляризаторах, исследования дирекционального эффекта и др.). Эти два аспекта тесно связаны между собой. Они будут освещены в рамках оптики, отчасти фотохимии, но без рассмотрения чисто физиологических проблем связи глаз — мозг.

В обзоре использованы материалы довольно многочисленных статей, опубликованных в разных физических, биологических и офтальмологических журналах за многие годы, начиная с классических работ Г. Гельмгольца и С.И. Вавилова, в том числе и сравнительно редких публикаций на русском языке.

В годы становления лазерной офтальмологии такой обзор может быть небезыntenесен. Насколько нам известно, в настоящее время в мировой литературе обзоров такого профиля нет.

2. Дирекциональный эффект и поляризация

Глазное яблоко и его главная часть — сетчатка устроены на первый взгляд странно. Светочувствительные окончания фоторецепторов — колбочек и палочек — не только максимально удалены от падающего света, но, что особенно удивительно, вместо того, чтобы быть повернутыми к нему, они отвернуты от него. Таким образом, глаз "устроен наоборот"! Вот что по этому поводу сказано в недавних монографиях:

"Строение сетчатки человека и позвоночных животных на первый взгляд может показаться парадоксальным. Светочувствительные клетки находятся в заднем слое сетчатки. Прежде чем свет попадет на них, он должен пройти через несколько слоев нервных клеток. Мало того, сами палочки и колбочки ориентированы к свету своим внутренним сегментом, не содержащим зрительного пигмента. Однако такая организация не снижает существенно чувствительность глаза к свету, так как нервные клетки и внутренние сегменты самих светочувствительных клеток прозрачны для видимого света" [1].

"В человеческом глазу фоторецепторы запряты в самой глубине, и свет вначале проходит через все другие

Н.Д. Жевандров. Физический институт им. П.Н. Лебедева РАН
117924 Москва, Ленинский просп. 53
Тел. (095) 135-78-60

Статья поступила 23 февраля 1995 г.

слои. Возможно, в этом и заключен особый смысл, но пока он не известен; более того, у некоторых животных (например, кальмара) имеется прямо противоположное расположение нервных и светочувствительных клеток" [2].

Итак, такое "устройство глаза наоборот" вызывает у авторов законное удивление, но никакого ответа на вопрос "зачем?" у них нет. Одни говорят, де, ничего страшного, свет все же доходит, куда надо. Другие — да, мол, может, смысл и есть, но неизвестен. А, впрочем, может, и нет, вот ведь кальмар устроен "нормально".

На самом деле, все же есть в физиологической оптике такие явления и эксперименты, которые прокладывают пути к объяснению этой загадки. Речь идет прежде всего об исследованиях так называемого дирекционального эффекта, в том числе и с помощью поляризации света. По именам первооткрывателей это явление называют эффектом Стайлса–Кроуфорда [3]. Эффект заключается в том, что луч света, входящий в глаз через центр зрачка, в несколько раз эффективнее для ощущения видения, чем луч, входящий через периферию зрачка (рис. 1) [4]. Эффект относится главным образом к светоадаптированным колбочкам на фовеальной (центральной) области глазного дна. В области слабого палочкового видения эффект отсутствует. Эффект был подтвержден многими авторами и разными методами, например методом вспышечной фотометрии, причем реперный пучок света проходит через центр зрачка глаза, а измеряемый (сравниваемый) — на некотором расстоянии от центра зрачка того же самого глаза. Применялся также метод бинокулярного сравнения, в котором поле, видимое левым глазом, сравнивается с полем, видимым правым глазом, причем левый действует, как стандартный сигнал, а в правом участок зрачка варьируется.

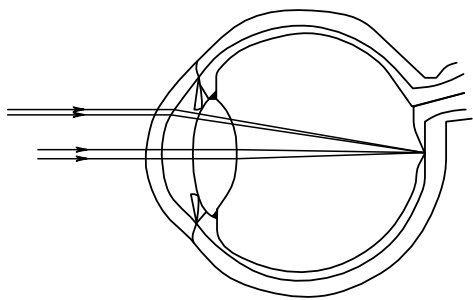


Рис. 1. Схема глазного яблока и путей осевого и внеосевого пучков света, фиксируемых на центральной ямке желтого пятна (фовеа)

Типичные экспериментальные результаты для двух испытуемых субъектов показаны точками на рис. 2 [5]. По оси ординат — логарифм обратной величины светового потока, необходимого для создания постоянного визуального ощущения, по оси абсцисс — линейное и угловое расстояния от центра зрачка. Например, на расстоянии 3 мм от центра свет вдвое менее эффективен, чем в центре.

Эффект этот не может быть объяснен поглощением в глазных средах. Например, самый серьезный (опасный) поглотитель — хрусталик — на периферии имеет, наоборот, меньшую толщину, чем в центре. Давно стало понятно, что причина эффекта заключается в наклонном падении периферийного луча на сетчатку.

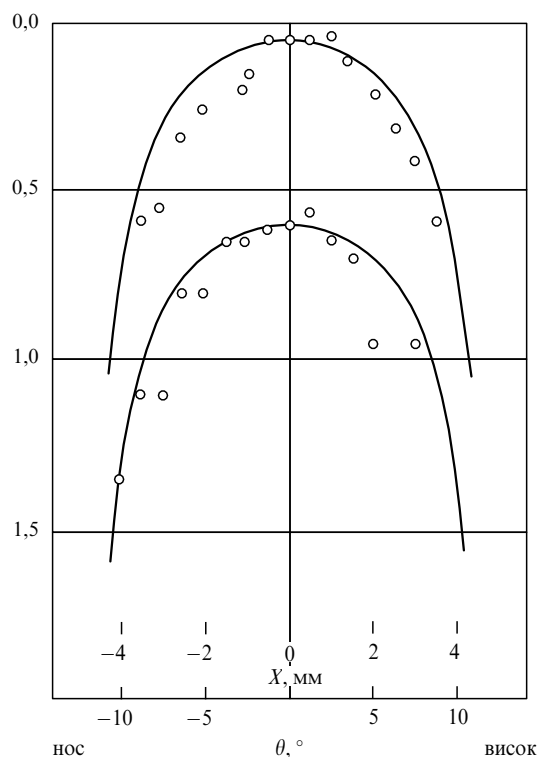


Рис. 2. Дирекциональный эффект

Предложено физическое объяснение эффекта, основанное на структуре индивидуальной колбочки [5]. Ее светочувствительный конец, повернутый от падающего света в противоположную сторону, состоит из двух последовательных цилиндрических частей (рис. 3а) — внутреннего (AB) и внешнего (CD) сегментов, причем диаметр последнего примерно вдвое меньше первого. Они соединяются промежуточной конусообразной (воронкоподобной) перемычкой (BC), которая называется колбочковым эллипсоидом. Давно установлено, что показатель преломления вещества колбочки выше показателя преломления окружающей среды. Поэтому для луча света, идущего вдоль оси колбочки, эта часть работает, как световод (рис. 3б). Осевой луч (сплошная стрелка) в точках B и C' испытывает полное внутреннее отражение, и весь свет попадает во внешний сегмент, где и содержатся светочувствительные рецепторы. Если же луч падает наклонно, под некоторым углом к оси колбочки (стрелка штриховая), то в точках B и C'' условия полного внутреннего отражения уже не будут соблюдаться, и часть светового потока выйдет в окру-

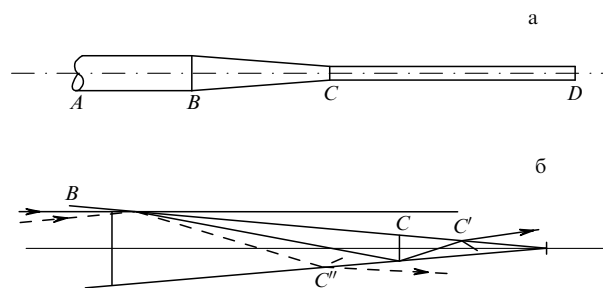


Рис. 3. Световодная схема колбочки

жающую среду и для видения будет потеряна. Таким образом, для физиологически активного осевого луча осуществляется высокая концентрация светового потока именно во внешних сегментах колбочек и позволяет обходиться минимальными концентрациями там зрительного пигмента. При этом "экономия" составляет ни много ни мало 10^4 раз! Данное устройство объясняет целесообразность "глаза наоборот" и имеет важное значение для таких вопросов физиологической оптики как острота зрения, образование изображений на сетчатке, а также цветовое зрение, ибо давно уже установлена зависимость эффекта Стайлса–Кроуфорда от длины световой волны. Изложенное схематическое описание поясняет также, почему этот эффект отсутствует (или мал) в отношении палочек, у которых диаметры внутреннего и внешнего сегментов примерно одинаковы.

Биологическая важность дирекциональной чувствительности заключается и еще в некоторых обстоятельствах. Это уменьшение влияния диффузного света при сильных освещенностях. Падение роли периферии зрачка способствует также ослаблению эффекта аббераций. Можно сказать, что колбочки с направленной чувствительностью сами "приготавливают" зрачок с диаметром иным, чем анатомический. С другой стороны, в скотопическом зрении (при малых освещенностях), где требуется экономия интенсивности, а четкие контуры не необходимы, полная площадь зрачка будет эффективна, поскольку палочки чувствительностью к направлению не обладают.

Обратимся теперь в связи со сказанным к вопросу, наиболее интересному для нашей темы и который давно уже интересовал экспериментаторов — как связан этот эффект с поляризацией света. Первая попытка ответить на него была сделана в работе Барани [6]. Автор исходил из того, что при переходе от центрального луча к периферическому, т.е. от полного отражения к неполному, отношение энергий преломленного и отраженного лучей должно зависеть от положения плоскости поляризации света. Поэтому наблюдатель при периферическом луче, проходящем через вращающийся поляризатор, должен видеть периодические вариации в интенсивности светового потока. Периферичность луча достигалась посредством подвижной диафрагмы, укрепленной на резиновой присоске, фиксированной непосредственно на роговице (сам автор при этом существенно повредил роговицу, и в дальнейшем опыт проводил другой субъект). Для увеличения контрастной чувствительности наблюдение малого освещенного поля с переменной поляризацией проводилось на фоне значительно большего окружающего поля (экрана) с такой же, но заведомо постоянной освещенностью. Опыт дал отрицательный результат — ни при каких скоростях вращения поляризатора вариаций интенсивности света не наблюдалось.

Другой автор О'Брайен [7], указав, что количественный расчет ожидаемого эффекта — задача достаточно трудная, предложил и экспериментально осуществил модельный способ изучения влияния поляризации света на дирекциональный эффект. Он разработал искусственную пластмассовую модель колбочкового эллипсоида с соответствующей геометрией и показателем преломления. Дело, однако, осложнялось тем, что прозрачные пластмассы обладают в той или иной степени двупреломлением, что, конечно, исказило бы результаты поляризационных опытов. Поэтому модель делалась из

прозрачной изотропной жидкости, налитой в ячейку из прозрачной пластмассы с меньшим показателем преломления, чем у жидкости. В этом случае двупреломление пластмассы не имело значения. Схема модели показана на рис. 4. В цилиндрическом корпусе из лутита (полимеризованного метилметакрилата) *C* высверлена и отполирована коническая полость с соответствующим углом. Она заполнена указанной жидкостью и закрыта прижатыми прозрачными окнами *O*. Ячейка может освещаться светом от источника *S* под нужным углом θ к оси. Поляризатор *P* позволяет поворачивать плоскость поляризации входящего луча. Выходящий свет принимается фотоприемником *B*. Возможные погрешности из-за влияния на поляризацию преломления и отражения на окнах (аналогичные сходным эффектам роговицы глаза) были тщательно учтены или устранены. Чтобы перекрыть "область рационального моделирования", были изготовлены ячейки с разными углами схождения, показателями преломления и углами падения света, охватывающими всю область возможных значений для реального глаза. Чувствительность детектора была достаточной, чтобы фиксировать изменение сигнала в несколько десятых процента. При вращении плоскости поляризации во всех случаях сигнал оставался постоянным в пределах точности 1 %. Таким образом, ожидаемый эффект действительно мал и не мог быть зафиксирован в опытах Барани человеком-наблюдателем даже при самых благоприятных обстоятельствах.

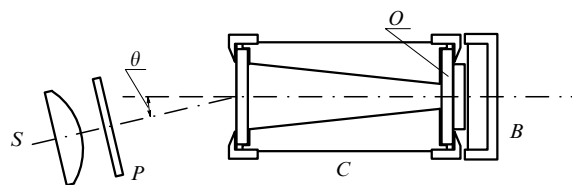


Рис. 4. Схема модели колбочкового эллипсоида

Экспериментаторы и позже возвращались к вопросу о роли поляризации света, падающего на сетчатку. В [8, 9] описан "преходящий" эффект возрастания восприятия яркости при резком повороте на 90° плоскости поляризации, причем одинакового как при повороте с горизонтальной на вертикальную, так и наоборот. Спадание (релаксация) к прежнему уровню происходит за несколько секунд. Авторы подчеркивают, что в стационарном случае не наблюдается влияния состояния поляризации на чувствительность сетчатки, а "преходящий" эффект, связанный с резким изменением поляризации, аналогичен эффекту Стайлса–Кроуфорда, связанному с углом падения на сетчатку.

Однако в работе [10] этот эффект не подтвержден. Приняв специальные предосторожности, чтобы при изменении поляризации не менялись интенсивность и спектральный состав света, а также позиция пучка, сфокусированного на зрачке наблюдателя у его края, авторы не могли надежно детектировать изменение поляризации на 90° (с точностью порядка 1 %).

Можно было бы ожидать влияния поляризации на эффект Стайлса–Кроуфорда не из-за полного или неполного внутреннего отражения в эллипсоиде колбочки, а из-за дихроизма дисков мембран (см. раздел 4 данного

обзора), поскольку при входе у края зрачка получается уже падение не строго осевое, а частично и боковое, однако отклонение составляет не более $3-5^\circ$, что не может дать ощутимого результата из-за дихроизма.

Теоретические расчеты отраженного потока световой энергии внутри рецепторов по световодной модели, проведенные в работе [11], показали резкие изменения в области критического угла и подтвердили очень малую, в согласии с изложенными выше экспериментальными результатами, зависимость от поляризации падающего света (рис. 5). Это же подтвердили и расчеты модели фоторецептора-волновода в виде бесконечного тонкого диэлектрического цилиндра, выполненные не по формулам геометрической оптики, а на основе строгой теории Максвелла [12].

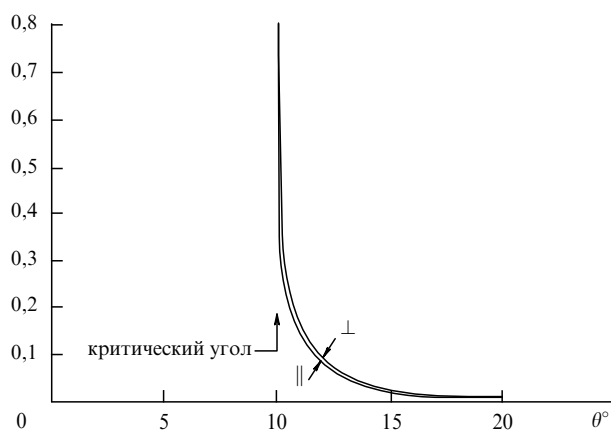


Рис. 5. Угловая зависимость отражения света внутри рецепторов при взаимно перпендикулярных поляризациях ($\perp$ и $\parallel$)

Справедливость использования волноводных моделей фоторецепторов подтверждается также прямыми экспериментами на больших моделях, размеры которых превосходят размеры колбочек на столько же, как и применяемые длины волн [13]. Был найден подходящий материал — пенополистирол — и из него сформированы модели "колбочек", размер которых в 80000 раз превосходил размер истинных колбочек. Излучателем служил клистроновый осциллятор, дававший непрерывные электромагнитные волны с длиной волны 3,2 см. Показатель преломления пенополистирола для этой волны отвечает необходимому условию, превышая на 2% показатель преломления воздуха. На рис. 6 приведены для сравнения нормированные экспериментальная кривая эффекта Стайлса–Кроуфорда (сплошная линия) и результаты измерений на описанной модели (кружки), которые хорошо согласуются между собой.

До сих пор речь шла об объяснении эффекта Стайлса–Кроуфорда через взаимодействие света с одной колбочкой. Но в реальности пучок света, падая на сетчатку, всегда взаимодействует с совокупностью колбочек. Поэтому встают вопросы об анизотропии этой совокупности, о степени их упорядоченности, распределении их ориентаций и т.п.

В статье [14], исходя из одинаковости физических причин дирекционного эффекта Стайлса–Кроуфорда и дирекционности отражения света от сетчатки (см. раздел 3 данного обзора) и опираясь на модель свето-

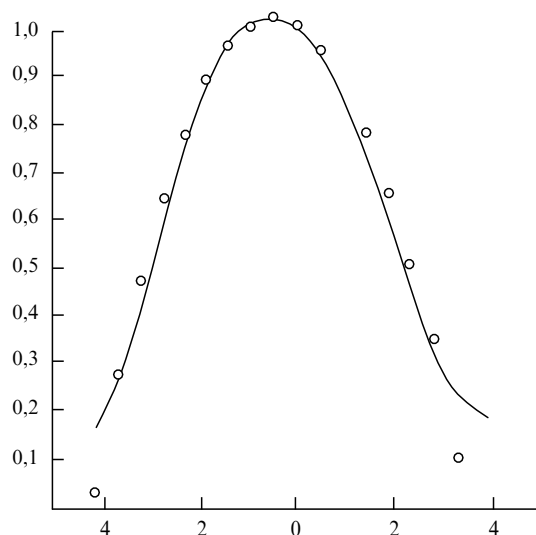


Рис. 6. Сравнение истинного и модельного дирекционного эффекта

водной структуры колбочек, показано важнейшее значение этих эффектов для качества изображений на сетчатке.

Работа [15] специально посвящена изучению ориентации колбочек и ее роли в объяснении эффекта Стайлса–Кроуфорда. Экспериментально измеренные кривые дирекционного эффекта сравнивались с разными теоретически рассчитанными кривыми, описывающими возможные распределения ориентации колбочек (парабола, тригонометрические функции, многочлены 4-й степени, гауссовы кривые). Методом наименьших квадратов показано, что экспериментальные кривые, измеренные в широком диапазоне углов, согласуются только с кривой Гаусса. В узком диапазоне — вблизи центра зрачка — их можно в равной степени аппроксимировать и гауссовой кривой и параболой. Несколько упрощенно говоря, дело не только в том, что на данную колбочку свет от периферии зрачка падает "косо" (в отличие от центрального), но и в том, что разные колбочки несколько различно ориентированы, и для некоторых свет падает "косо" из-за их ориентации. Так что эффект Стайлса–Кроуфорда — результат как дирекционного эффекта в отдельной колбочке, так и гауссова распределения ориентаций колбочек.

О'Брайен [13] проанализировал роль дирекционного эффекта и световодной модели колбочек в важнейшем свойстве функционирования центральной области сетчатки — остроте зрения (разрешающей способности), т.е. распознавании тонких деталей изображения. С экспериментальной точки зрения интересно в его работе использование "баллистической стимуляции" световыми импульсами длительностью порядка 10 мкс, что устраняет эффект подвижности глаза. Исследовалась центральная область сетчатки — фовеа, где присутствуют только колбочки, причем они здесь значительно тоньше (диаметр порядка 2 мкм) и более плотно упакованы, чем в других областях сетчатки (расстояние между центрами соседних колбочек порядка 2,3 мкм). Суть выводов в том, что возможность тонкого разрешения должна бы расстраиваться вследствие расхождения лучей до и после фокуса, однако именно это предотвращается световодным механизмом внутри

колбочки. Это согласуется с фактом наилучшего разрешения при малом зрачке.

В этом состоит вторая биологически важная роль дирекционального эффекта не менее существенная, чем описанная выше "экономия" светочувствительного пигмента.

3. Поляризация света, отраженного от глазного дна

Исследование особенностей отражения света от сетчатки интересно с точки зрения образования изображений на ней и остроты зрения и открывает возможности получения данных о структуре сетчатки и свойствах разных ее слоев. Важную информацию дает при этом и поляризация отраженного света.

В работах [16, 17] такие исследования были проведены на живых глазах человека. Обнаружено наличие двух компонент отраженного света, одна из которых в значительной степени (до 80 %) сохраняет поляризацию, а другая деполаризована. Авторы полагают, что первая отражается зеркальным образом от одной из мембран сетчатки, а вторая — результат диффузного ламбертовского рассеяния на неупорядоченных слоях типа хороидов. Были изучены зависимости этих эффектов от размера зрачка и длины волны света. Однако эти поляризационные эффекты в живом глазу осложняются и маскируются деполаризацией при прямом и, особенно, обратном прохождении света через глазные среды, вследствие рассеяния в них и влияния двойного лучепреломления в роговице [18].

Поэтому более чистые в указанном отношении эксперименты были проведены с изолированной сетчаткой лягушки, отражающей поляризованный и неполяризованный свет [19]. К тому же в этом случае область углов отражения может быть существенно расширена, ибо не ограничивается зрачком. Изучалась частичная поляризация отраженного света при неполяризованном падающем и частичная деполаризация линейно поляризованного падающего света. Оба эффекта показывают сильную зависимость от угла отражения. Экспериментальные данные интерпретируются, как результат различного отражения и рассеяния света на различных слоях рецепторов и ганглиозных клеток сетчатки. Сетчатка освещалась поляризованным или неполяризованным светом, отраженный свет проходил через анализатор и детектировался ФЭУ, который мог передвигаться по полукругу вокруг ретины (сетчатки) в плоскости падения. Жизнеспособность сетчатки, находящейся в рингеровском растворе, непрерывно контролировалась по электроретинограммам. Рассеяние и другие оптические свойства раствора учитывались при оценке точности измерений. $I_{||}$ и $I_{\perp}$ — интенсивности компонент отраженного света, электрический вектор которых лежит в плоскости падения или перпендикулярен ей.

На рис. 7 показана зависимость этих компонент от угла отражения при освещении сетчатки неполяризованным параллельным пучком света, падающим по нормали к ней. А на рис. 8 для наглядности дано сравнение в полярных координатах обеих нормированных компонент с диаграммой ламбертовского рассеяния Л. В области малых углов отражения $-20^\circ < \varphi < 20^\circ$ обе компоненты сильно отражаются назад (особенно $I_{||}$). Для больших углов преобладает $I_{\perp}$. При $\varphi \approx 30^\circ$

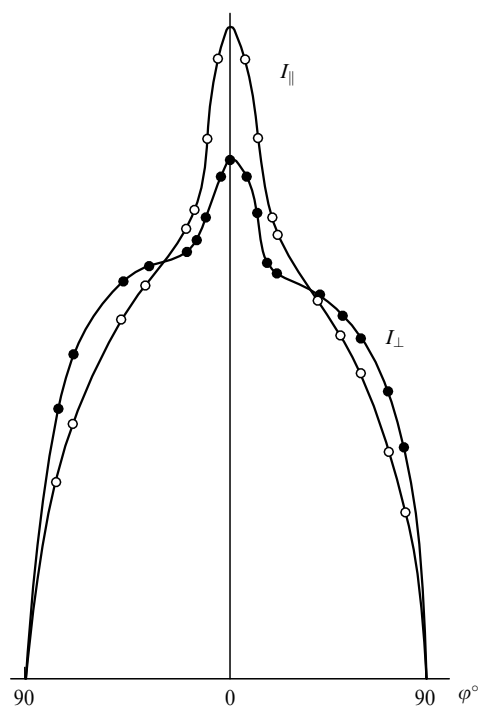


Рис. 7. Отражение от сетчатки неполяризованного падающего света

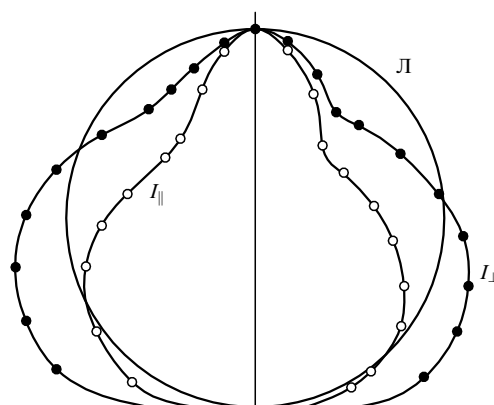


Рис. 8. Сравнение полярных диаграмм ортогональных отраженных компонент и ламбертовского рассеяния (поляризационный эффект сетчатки) при неполяризованном падающем свете

$Q = I_{||}/I_{\perp} = 1$ — отраженный свет неполяризован. Аналогичные измерения проведены и для наклонного падения неполяризованного света.

При измерениях с линейно поляризованным падающим светом его электрический вектор был либо параллелен, либо перпендикулярен плоскости падения. Отраженный свет регистрировался через анализатор, параллельный или перпендикулярный поляризатору в падающем свете. Интенсивность отраженной компоненты, сохраняющей состояние поляризации P , меняющей — D . При нормальном падении света на сетчатку результат в зависимости от угла отражения φ приведен на рис. 9 для величин $V = P/D$: для падающего света, поляризованного параллельно плоскости падения ($||$) и для поляризованного перпендикулярно плоскости падения ($\perp$). Это

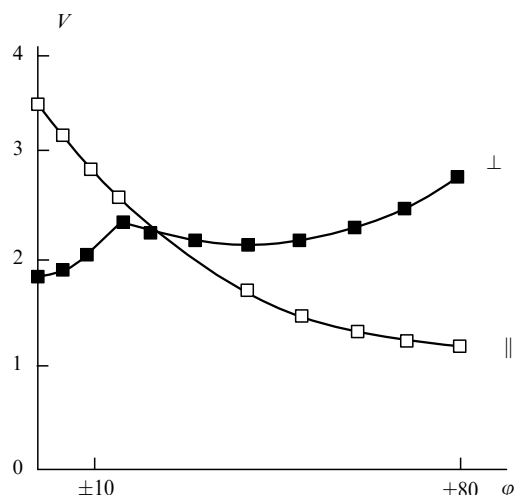


Рис. 9. Отражение от сетчатки линейно поляризованного падающего света

отношение V можно считать "мерой сохранения поляризации". Оно изменяется с углом отражения противоположно для двух разных ориентаций поляризации падающего света. Но поскольку интенсивность отраженного света больше для ($||$), чем для ($\perp$), то имеет место общее падение степени поляризации с увеличением угла отражения, что было уже качественно отмечено и в ранних работах на живых глазах. На рис. 10 эти данные представлены на нормированной полярной диаграмме, и снова очевидны отклонения всех компонент от ламбертовской характеристики. Изменение угла падения сильно влияет на форму отраженных характеристик всех компонент. Заметны противоположные вариации V для двух ориентаций поляризации падающего света, а также рост V при обеих ориентациях для больших ϕ . Длительное экспонирование сетчатки вследствие обесцвечивания приводит к изменениям степени отражения.

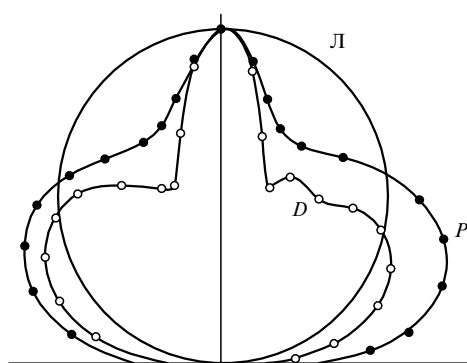


Рис. 10. Полярные диаграммы поляризованной (P) и деполаризованной (D) компонент отражения при линейно поляризованном падающем свете и ламбертовского рассеяния

Эти эксперименты прежде всего показали возможность использования сетчатки лягушки, как модели для изучения отражательных свойств сетчатки человека, поскольку поляризационные и угловые вариации отраженного света в обоих случаях обнаружили качественное подобие. Далее, эти опыты на изолированной сетчатке без пигментного эпителия и нижележащих слоев тканей

(склера и др.) показали несостоятельность или сомнительность попыток приписать эффекты деполаризации пигментному эпителию, в то время как сохранение поляризации — свойство самой сетчатки. Они свидетельствуют, что значительные изменения поляризации происходят и в отсутствие склеры и пигментного эпителия.

Сравнивая данные этой статьи и работы [20], выполненной на живом глазе, можно видеть их принципиальное согласие в том, что компонента, сохраняющая поляризацию, отражается от некой тонкой пленки-мембраны (внешней граничной мембраны), а деполаризованная — от толстого слоя, прилегающего к роговице. При этом в [20] установлено, что компонента, сохраняющая поляризацию, отражается от такого слоя сетчатки, который совпадает с плоскостью установления субъективной четкости изображений.

Вряд ли такое совпадение может быть случайным. Дополнительное исследование угловых зависимостей поляризованной компоненты привело к заключению, что плоскость упомянутого слоя проходит через концы внешних сегментов фоторецепторов, и, таким образом, этот круг явлений оказывается тесно связан с эффектом Стайлса—Кроуфорда и световодной моделью фоторецепторов.

Дальнейшее развитие поляризационная рефлектометрия глазного дна получила в работах [21–24]. В [21] отражение поляризованного света сетчаткой изучалось для разных длин волн и при разных величинах зрачка. В работе обсуждается влияние двойного преломления глазных сред (роговицы и хрусталика). Наличие двух компонент отражения — с сохранением поляризации и деполаризованной — подтвердилось. Изюминкой метода было сравнение данных живого и "модельного" глаза, в котором роль сетчатки выполняла плоскость, покрытая мелкокристаллическим MgO , т.е. заведомо диффузный отражатель. Автор утверждает, что отражение с сохранением поляризации происходит от внутренней граничной мембраны (т.е. границы сетчатки — стекловидное тело). Деполаризованная же компонента образуется светом, проникающим через сетчатку в хороид (сосудистую оболочку), где он испытывает рассеяние, затем диффузно отражается от склеры и возвращается через различные слои сетчатки, чтобы выйти через зрачок. Отмечена необходимость учета дихроизма макулярного пигмента, играющего важную роль в образовании фигуры Хайдингера (см. раздел 5 данного обзора). Общим суммарным эффектом является падение к красному краю спектра доли света, отраженного от передней части сетчатки. Предлагаются методы визуализации отдельных структур в офтальмоскопии селективным использованием поляризации и длин волн.

В серии статей Блокленда [22–24] была показана недостаточность для исследования поляризации при отражении от сетчатки простой схемы поляризатор-анализатор, так как рассеяние может менять поляризацию сложным образом. Кроме того, наличие двупреломляющих структур в роговице и хрусталике может создать эллиптическую поляризацию вошедшего пучка еще до рассеяния, что указанная простая схема может ошибочно определить, как частично деполаризованное состояние. Предложенная эллипсометрическая методика включала модуляцию состояния поляризации входящего света и оценку вектора Стокса вышедшего света, который описывает полностью состояние поляризации.

Изменения в состоянии поляризации истолковывались с помощью сферы Пуанкаре.

Результаты показали, что почти 90 % степени поляризации вошедшего света сохраняется после двукратного прохождения через глазные среды и отражения от сетчатки. Тип изменения в состоянии поляризации полностью поляризованной компоненты обусловлен линейным двупреломлением. Важными деталями эксперимента было разделение (с помощью зеркал) входящего и выходящего световых пучков в плоскости зрачка и малое освещенное поле сетчатки. Это обеспечивало малое перекрытие обоих пучков внутри глаза и доминирование эффекта сетчатки в полученных характеристиках рассеяния.

В работе [23] была изучена угловая зависимость рассеянного сетчаткой света и его поляризации. Измерения велись для центральной и двух периферийных позиций входного зрачка и девяти позиций выходного зрачка на горизонтальном меридиане. Варьировались также длина волны λ и уровень обесцвечивания. На поляризацию существенно влияет только λ . Максимальная степень поляризации имеет место при $\lambda = 514$ нм в фовеа при центральной позиции входного и выходного зрачка и необесцвеченной сетчатке. Установлена инвариантность поляризации, но одновременно показано наличие дирекциональной (направленной) и диффузной компонент в отраженном свете. Первая ориентирована к центру зрачка и наблюдается лишь при центральной позиции входного зрачка, ее интенсивность обратна плотности зрительного пигмента. Вторая наблюдается при всех позициях входного зрачка и мало зависит от плотности зрительного пигмента. Поляризация сохраняется в обеих компонентах. Зависимость от длины волны в них сходна. На основе этих сходств автор полагает, что рассеяние света в сетчатке происходит главным образом в одном единственном слое, скорее всего в пигментном эпителии. Направленная компонента, как по световоду, отводится назад по рецептору. Таким образом, имеет место как бы обратный эффект Стайлса–Кроуфорда. Остаток дает диффузную компоненту, т.е. существенная часть входящего света просачивается между внешними сегментами рецепторов. На периферии сетчатки дирекциональности не наблюдается; это согласуется с тем, что там слаб эффект Стайлса–Кроуфорда.

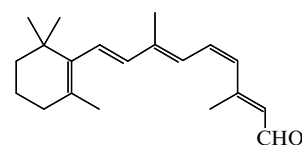
В следующей работе [24] по рассеянию света дном человеческого глаза *in vivo* была исследована направленность и упорядоченность фовеальных рецепторов, что смыкается по физическому смыслу с аналогичными исследованиями с помощью эффекта Стайлса–Кроуфорда.

Методическая сущность работы [25] состояла в сравнении угловых диаграмм рассеяния, полученных объективным методом, с соответствующими диаграммами эффекта Стайлса–Кроуфорда, измеренными "психофизически". Однако корректное сопоставление с эффектом Стайлса–Кроуфорда должно базироваться на представлении о первичном механизме, состоящем в поглощении света в зрительном пигменте. Поэтому вместо диаграмм рассеяния для этого сопоставления использовались диаграммы поглощения, полученные вычитанием диаграмм рассеяния необесцвеченного состояния из диаграмм рассеяния в обесцвеченном состоянии.

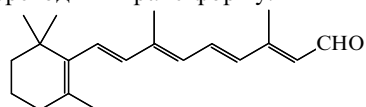
Важный качественный результат заключается в том, что экспериментальные точки в обоих случаях согласуются с гауссовой функцией распределения упорядоченности фовеальных рецепторов.

4. Дихроизм фоторецепторов

Светочувствительный зрительный пигмент родопсин, в котором происходит поглощение вошедшего в глаз света, — сложный белок [1], [26]. Он состоит из протеидной части — опсина и хромофорной группы — ретиналя, который может находиться в форме разных пространственных цис- и транс-изомеров. Только одна из этих форм — 11-цис-ретиналь:



структурно соответствует центру связывания ретиналя на опсине и образует с ним прочный комплекс. В палочках и колбочках ретиналь связан с разными опсинами, причем в колбочках с тремя тоже различными, поэтому разные колбочки поглощают свет разных длин волн, что является основой цветового зрения. Пигмент палочек носит название родопсин, пигменты колбочек — иодопсины. Ретиналь — светочувствительный элемент органов зрения всех животных: моллюсков, членистоногих и позвоночных, несмотря на различные пути эволюции. Организмы могут синтезировать ретиналь из легко доступных материалов, в том числе из каротинов. Цис-ретиналь химически устойчив и не изомеризуется в транс-форму в темноте. При поглощении света происходит возбуждение молекулы цис-ретиналя и одновременно он переходит в транс-форму:



Как и во всех органических молекулах с конъюгированными (чередующимися одинарными и двойными) цепочками связей, осциллятор поглощения в ретинале направлен вдоль этой цепочки, следовательно, молекула ретиналя обладает высоким дихроизмом.

После образования транс-формы стерическое соответствие хромофора и опсина нарушается и происходит целая серия конформационных перестроек в молекуле белка, и эти формы имеют свои названия — батородопсин, люмиродопсин, метародопсин и др. Фотопревращение родопсина приводят к электрическому ответу рецепторной клетки, причем решающую роль играет движение ионов через клеточную мембрану. После этого транс-ретиналь отщепляется от опсина, молекуле которого он уже не соответствует и где-либо в другом месте вновь превращается в цис-ретиналь, который затем соединяется с опсином. Регенерированный таким образом родопсин готов к приему следующей порции света.

Одно из самых замечательных свойств рецепторов сетчатки — их необычайно высокая чувствительность к свету. Достаточно одному фотону поглотиться в одной из миллионов молекул родопсина, содержащихся в темноадаптированных палочках, чтобы немедленно продуцировался дискретный сигнал в нервной системе.

Отсюда естественно возникает вопрос о физических механизмах передачи этого сигнала.

В работе [27] поляризационно-оптическими методами исследована возможная роль процесса безызлучательной миграции энергии возбуждения, хорошо известного и изученного в молекулярных кристаллах и концентрированных растворах красителей с помощью, главным образом, поляризационных методов — поляризации люминесценции и дихроизма [28–31].

Оценка роли миграции энергии между хромофорами родопсина в [27] проведена тремя методами. 1) По фотодихроизму родопсина в палочках. 2) По концентрационной деполяризации флуоресценции растворов витамина *A*, вещества, близкого по химическому строению к родопсину. 3) По диффузии флуоресцирующей области в отдельной палочке, возбуждаемой ультрафиолетовым светом в виде изображения узкой тонкой щели.

Фотодихроизм измерялся на суспензиях внешних сегментов палочек из сетчатки лягушек или кроликов в растворе сахарозы, а также на целых энуклеированных (удаленных) глазах кроликов. Фотодихроизм — это наведенный дихроизм изотропной среды, предварительно освещенной обесцвечивающим поляризованным светом, действие которого ориентационно селективно, вследствие чего в среде возникает наведенная анизотропия, и ее можно обнаружить по дихроизму зондирующего света. В качестве обесцвечивающего источника использовалась вспышечная ксеноновая лампа, зондирующего — лампа накаливания. Дихроизм определялся по модуляции светового потока зондирующей лампы при вращении в его пучке поляризатора. Временное разрешение установки было в диапазоне 10–100 мкс. Контрольными опытами устранялась или оценивалась деполяризация света вспышек в глазных средах.

В результате обнаружен небольшой фотодихроизм порядка 2% в суспензиях и полное отсутствие фотодихроизма в интактной ретине. Дело тут, по-видимому, в том, что во втором случае свет идет всегда вдоль осей палочек, а в хаотичных суспензиях достаточное количество палочек получает возбуждение по направлению, перпендикулярному их оси, и при этом проявляется их дихроизм. Однако фотодихроизм и в интактной ретине должен был бы все же проявиться. Отсутствие его авторы попытались объяснить наличием безызлучательной миграции энергии между молекулами фотопигмента разной ориентации. И для подтверждения обратились к опытам с использованием флуоресценции.

Поляризация флуоресценции витамина *A* растворенного в этаноле измерялась при температуре -100°C для устранения вращательной деполяризации. Сопоставляя экспериментально измеренную концентрационную деполяризацию с формулами теории Ферстера [28], в которых были тщательно и изобретательно оценены все входящие туда параметры, авторы пришли к выводу, что миграция энергии неэффективна в концентрированных растворах витамина *A*.

Но, поскольку нельзя, конечно, утверждать, что свойства миграции у витамина *A* и его производного — родопсина полностью идентичны, авторы провели независимые прямые поиски проявления миграции в палочках. Они основаны на предположении, что миграция энергии на большие расстояния должна приводить к обесцвечиванию в области палочки более обширной, чем непосредственно освещаемая зона. В сетчатке

лягушки или крысы освещение превращает родопсин в оранжевый метародопсин, который быстро переходит в стабильную желтую субстанцию с поглощением света в области 360–400 нм. Одновременно с появлением этого продукта внешние сегменты палочек обнаруживают желтую флуоресценцию, возбуждаемую ртутными линиями 405 и 436 нм и наиболее интенсивную в присутствии воздуха. В свежих препаратах эта флуоресценция частично поляризована вдоль длинной оси палочки. В таких флуоресцирующих палочках распространение области флуоресценции шире зоны, освещенной возбуждающим светом, будет прямым доказательством миграции энергии на значительные расстояния.

Схема экспериментальной установки, в принципе, была простой, но прецизионной. Свет ртутной лампы с отфильтрованной нужной длины волны 436 нм фокусировался на щель шириной 10 мкм, нанесенную на поверхность алюминированного зеркала. Изображение этой щели высококачественным объективом проецировалось на изолированные палочки в стеклообразной сахарозе или глюкозе, помещенные между покровными стеклами. Сферическая абберация тщательно минимизировалась. Флуоресцентное изображение фотографировалось в скрещенных фильтрах. Опыты проделаны на двух палочках: одна была параллельна изображению щели, другая перпендикулярна. Многократно фотографировалась дифракционная полоса первого порядка с полушириной 5 мкм. Ни в одном случае не было зафиксировано расширение области флуоресценции за пределы освещенной зоны, т.е. не обнаружено никаких следов переноса энергии возбуждения на расстояния, сравнимые с размером палочек. На основе всех описанных экспериментов авторы делают вывод, что безызлучательная миграция электронного возбуждения не играет заметной роли в физиологическом механизме возбуждения палочек, а отсутствие ретинального дихроизма объясняется предположением, что родопсин в палочках имеет полную свободу вращения с временами релаксации порядка микросекунд.

Идеология этой довольно давней работы получила развитие в целом ряде поздних статей разных авторов. Так, в работе [32] также использовался флуоресцентный метод. Под действием света в присутствии борогидрата натрия родопсин превращается во флуоресцирующее производное, известное как *N*-ретиналь опсин. Использовались и другие способы создания флуоресцирующих производных родопсина [33, 34]. Из измерений затухания анизотропии флуоресценции (величины, однозначно связанной со степенью ее поляризации) оценены порядки времен ротационной релаксации родопсина во внешних сегментах палочек, и оказалось, что их ротационная подвижность находится в наносекундном диапазоне, т.е. на много порядков больше, чем следовало из грубых данных работы [27].

В японской работе [35] с помощью измерений фотодихроизма сетчатки лягушек было показано изменение ориентации поглощающих осцилляторов при фотохимических превращениях родопсина в батородопсин и изородопсин. Углы с осциллятором родопсина в плоскости мембраны диска составляют в первом и втором случае 20° и 17° соответственно. Для исключения броуновского вращения молекул препараты фиксировались в глицерине при температуре жидкого азота. Обесцвечивающий свет имел длину волны 437 нм, фотодихроизм измерялся

на длине волны 640 нм, которую поглощает только батородопсин. Эти результаты позволяют предложить методику измерений концентрации фотопродуктов, образующихся при обесцвечивании, по изменениям фотодихроизма. Например, установлено, что при комнатных температурах батородопсин нестабилен, а изородопсин стабилен.

По своей природе анизотропные среды обладают одновременно как дихроизмом, так и двупреломлением. Двупреломление внешних сегментов палочек сетчатки было обнаружено уже давно [36]. В работе [37] именно оно было использовано для исследования изменения структуры мембран внешних сегментов, аналогично вышеописанным экспериментам с использованием дихроизма. В оптике такой метод "перекрестного допроса" всегда повышает надежность результатов. В этой работе изучены изменения структуры мембран, происходящие при образовании метародопсина-2 в интактной сетчатке лягушки. При этом контрольными опытами с помощью фазовых пластинок было показано, что эффект обусловлен не поглощением, оптическим вращением или изменением рассеяния света, но именно изменением двупреломления. Изучена также и спектральная зависимость этого изменения. Анализ данных экспериментов показал, что изменение двупреломления, составляющее по порядку величины 1 % и связанное с уменьшением кристалличности липидов мембран внешних сегментов, может быть вызвано дезориентацией только одной фосфолипидной молекулы при обесцвечивании родопсина. Это демонстрирует высокую чувствительность метода, как зонда структурных изменений.

Собственный дихроизм внешних сегментов рецепторов сетчатки исследовался в довольно многочисленных работах [36, 38–43]. Основной результат состоит в том, что при падении света вдоль оси палочки или колбочки дихроизм отсутствует, а при освещении перпендикулярно оси дихроизм значителен: поглощение света с электрическим вектором, параллельным длинной оси палочки примерно в 6 раз меньше, чем света с электрическим вектором, перпендикулярным длинной оси. Поскольку поглощающая свет молекула 11-цис-ретинала плоская и осциллятор поглощения лежит в этой плоскости, следовательно, плоскость молекулы родопсина совпадает или близка к плоскости мембраны диска, но в этой плоскости они ориентированы хаотично. Этот вывод не подлежит сомнению. Однако дихроизм в этой плоскости может быть наведен искусственно предварительным обесцвечиванием поляризованным светом.

Такому фотодихроизму также посвящен целый ряд работ, в которых получены интересные данные о свойствах и строении мембран. В работе [44] детектирование фотодихроизма осуществлялось по электроретинограммам, препараты сетчаток лягушки фиксировались в жестких средах и охлаждались до -10°C для устранения броуновского вращения. Никакого фотодихроизма обнаружено не было. В работе [40] с оптическим детектированием аналогичные исследования были проведены на сетчатках крупного рогатого скота при температуре жидкого азота для более надежного исключения броуновского вращения. Такое исследование оказалось возможным, поскольку продукт первого обесцвечивания родопсина, прелюмиродопсин, стабилен при этой температуре, и его спектр поглощения заметно сдвинут в красную сторону. Обесцвечивание проводилось

линейно-поляризованным светом ртутной линии 436 нм или 549 нм, длина волны измерительного пучка была выбрана 578 нм, так как при этой длине волны разница спектров между родопсином и прелюмиродопсином максимальна. Наблюдаемый временной ход фотодихроизма и его зависимость от обесцвечивающего света позволили получить данные о равновесных концентрациях исходного родопсина и его фотопродуктов — прелюмиродопсина и изородопсина, причем они удовлетворительно согласуются с данными, полученными совершенно независимым путем [45] по витамину А, содержащемуся в палочках крупного рогатого скота.

В работе Кона [46] количественное изучение затухания фотодихроизма родопсина позволило сделать прямое измерение времени его вращательной релаксации в рецепторной мембране. Обесцвечивающим источником был неоновый газовый лазер, измерительным — ксеноновая лампа. Получена оценка для свежей лягушачьей сетчатки 20 мкс, что соответствует вязкости среды, составляющей мембрану, порядка 2 пуаз. Это примерно такая же вязкость, как у оливкового масла. Таким образом, мембрана является жидкой. Указывается на важную роль вращательной диффузии родопсина в мембране, как механизма регулирования транспорта ионов через мембрану, что важно для понимания сути преобразования зрительного ощущения в нервный импульс.

В другой статье [47] того же автора экспериментально доказана и трансляционная диффузия родопсина в палочках в направлении, перпендикулярном оси палочки. Полученная из этих данных оценка вязкости удовлетворительно согласуется с полученной из данных по вращательной диффузии.

Попытаемся суммировать [41–43] представления о структурной и молекулярной организации фоторецепторных мембран внешних сегментов палочек, полученные поляризационно-оптическими исследованиями (по дихроизму и двупреломлению) и согласующиеся с другими (в том числе электронномикроскопическими) данными. Схема строения мембраны приведена на рис. 11

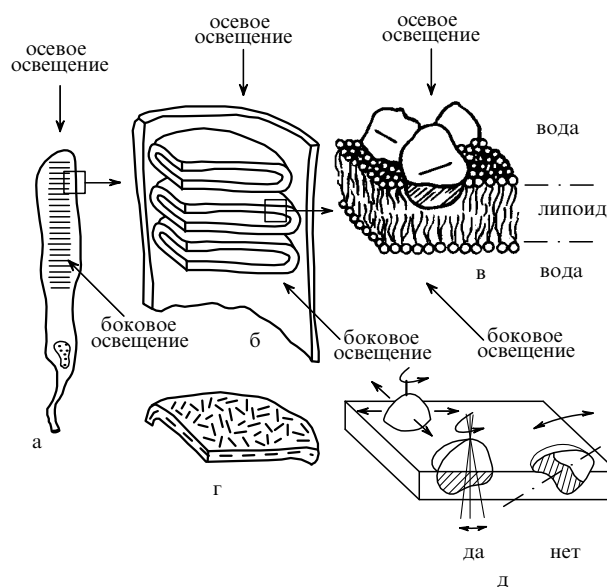


Рис. 11. Схема строения мембран внешних сегментов палочек сетчатки

при осевом и боковом освещении; б — диски мембраны; в — жидкая модель мембранного диска; молекулы родопсина — глобулярные протеины — частично внедрены в липоидный двойной слой; гидрофильная часть протеина (светлая) высвобождается в водную фазу, гидрофобная часть (штрихованная) погружена в мембрану; осцилляторы хромофоров (черные линии) примерно параллельны поверхности мембраны; г — схематическая иллюстрация хаотичной ориентации осцилляторов молекул в диске мембраны; д — иллюстрация свободы трансляционной и вращательной подвижности молекул родопсина в жидкой матрице, сильно ограниченной, однако, соотношением гидрофильных и гидрофобных сил. Эта схема качественно удовлетворительно описывает все приведенные экспериментальные данные по дихроизму, фотодихроизму и двупреломлению мембран, иллюстрирует возможность определения их вязкости. Количественные расхождения, всегда имеющие место в молекулярной поляризационной оптике, могут быть связаны с неполной линейностью осциллятора, ориентационными флуктуациями и т.п. Следует отметить, что эта схема учитывает, кроме внутреннего дихроизма отдельных дисков, и так называемый форм-дихроизм пачек дисков мембраны.

Оптическая анизотропия (двупреломление и дихроизм) может возникать и в совокупности изотропных тел, если они образуют упорядоченную систему [48]. Примером может служить периодическая система тонких изотропных параллельных пластин, толщина которых меньше длины волны. Периодичность показателей преломления пластин (n_1) и промежутков (n_2) приводит к тому, что эта стопа (или пачка) ведет себя, как одноосный отрицательный кристалл, и свет, проходящий через стопу, испытывает двупреломление, называемое двупреломлением формы (или форм-двупреломлением). Аналогично — система одинаковых изотропных тонких цилиндрических стержней, расположенных параллельно друг другу, ведет себя, как положительный одноосный кристалл, причем его оптическая ось параллельна осям стержней.

Подобно этому, если речь идет не о прозрачных, а о поглощающих пластинках или стержнях, может быть введено понятие форм-дихроизма. В частности он имеет место в пачках дисков мембран внешних сегментов палочек. Расчет показывает, что, если внутренний дихроизм диска Δ , то полный дихроизм с учетом форм-дихроизма будет $1,6\Delta$.

В работе [41] также изучались изменения структуры внешних сегментов (конфигурации липидов) по изменению двупреломления в зависимости от длины волны света, в частности эффект более глубокого погружения родопсина в мембрану после обесцвечивания. Изучено также распределение двупреломления вдоль оси внешнего сегмента палочки. Оно меняется по разности хода от 15 нм у основания до 5 нм у конца. Связано это, по-видимому, с уменьшением упорядочения липидов в мембранах.

5. Поляризационные энтоптические явления

Человеческий глаз является очень чувствительным оптическим инструментом. Он способен воспринимать и различать интенсивность света, изменяющуюся в чрезвычайно широких пределах (примерно в миллиард раз,

вплоть до потоков всего в несколько фотонов). Он различает сотни разных оттенков цвета. С его помощью мы получаем информацию о форме и пространственном, трехмерном расположении объектов.

Гораздо менее известно, что невооруженный глаз человека способен непосредственно реагировать и на поляризацию света. И это не удивительно, ибо поляризационная чувствительность человеческого глаза не идет ни в какое сравнение с его спектральной или яркостной чувствительностью. Глаз человека реагирует на поляризацию плохо, однако все же реагирует.

Первым открыл возможность обнаружения поляризации света невооруженным глазом Хайдингер в 1844 г. [49]. Наблюдатель, глядя на однородное поле, освещенное линейно-поляризованным белым светом, в течение нескольких секунд видит слабо выраженную бледно-желтую фигуру на голубоватом фоне, которая затем угасает. По своим очертаниям фигура напоминает сноп с расширяющимися концами. Ее принято называть фигурой Хайдингера. В английских статьях ее называют "щетками" (brushes), в немецких — "снопом" (büschel). Ось фигуры перпендикулярна направлению поляризации. При повороте поляризатора на 90° фигура поворачивается на тот же угол. Если поле освещено синим светом, то контрастность фигуры увеличивается. Фигура бывает видна даже в частично поляризованном свете, например на фоне голубого неба.

Значительно позже аналогичное явление было обнаружено Шерклифом и для циркулярно поляризованного света [50]. Если смотреть через правоциркулярный поляризатор на ясное или покрытое облаками небо, то наблюдатель видит обычную фигуру Хайдингера, направленную справа сверху вниз налево. Вращение поляризатора в его собственной плоскости не влияет на направление фигуры. Левоциркулярный поляризатор дает направление фигуры сверху слева вниз направо. Варьируя азимут линейного поляризатора, можно получить такую же ориентацию фигуры, что и при циркулярном поляризаторе.

В 1940 г. Нейбергером [51, 52] было описано еще одно энтоптическое явление в поляризованном свете. Он наблюдал через линейный поляризатор и пластинку Савара (без анализатора!) систему интерференционных полос. Видимость полос была значительно лучше при наблюдении через синий светофильтр. При этом оси симметрии интерференционной картины совпадают с осями фигуры Хайдингера, а контуры фигуры соответствуют местам перехода одной системы полос в другую, дополнительную.

Несомненно, что описанные явления имеют общую причину — наличие в глазу некоего природного анализатора. Первые соображения об устройстве этого анализатора принадлежат Гельмгольцу [53]. Он предположил, что анализатор основан на дихроизме радиальных волокон (мюллеровых нитей), расположенных вблизи желтого пятна и окрашенных желтым макулярным красителем лютеином. Дихроизм возникает вследствие упорядоченного, а не хаотичного расположения анизотропных молекул желтого пигмента на радиальных волокнах. Анализ фигуры Хайдингера показывает, что молекулярные осцилляторы поглощения должны быть направлены перпендикулярно радиальным волокнам, образуя таким образом своеобразный "радиальный поляризатор", схема которого показана на рис. 12.

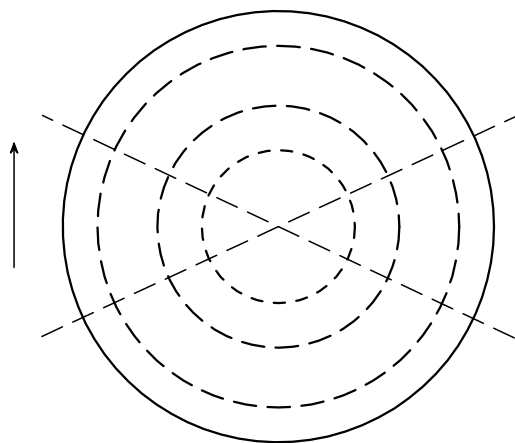


Рис. 12. Схема радиального поляризатора

Здесь уместно отметить, что при исследованиях глаза речь может идти о двух разных случаях дихроизма, а именно, 1 — дихроизм поглощающих фильтров (т.е. желтого пигмента, экранирующего центральную часть сетчатки, включая фовеа) и 2 — дихроизм родопсина во внешних сегментах светочувствительных рецепторов (см. раздел 4 данного обзора). Сейчас речь идет о первом случае.

Если осцилляторы молекул желтого пигмента ориентированы перпендикулярно волокнам, которые расходятся радиально из фовеа, и падающий свет поляризован в направлении стрелки, то свет, прошедший через этот фильтр, будет ослаблен в секторе, ограниченном прямыми штриховыми линиями на рис. 12. При этом глаз видит два темных сектора в центральной части зрительного поля при освещении синим светом. Если падает белый свет, эти два сектора будут желтыми по контрасту. Эти секторы и формируют фигуру Хайдингера.

Чтобы усилить эффект, авторы [54] придумали тестовое поле такой формы (рис. 13), чтобы освещать только часть сетчатки, в которой молекулы дихроичного пигмента параллельны, т.е. ограниченную штриховыми линиями рис. 12. Этот метод дал им возможность количественных измерений дихроизма. Указанное поле делится на две половины, каждая освещается светом одинаковой длины волны и взаимно перпендикулярной поляризации. Равенство яркостей полей при этом уста-

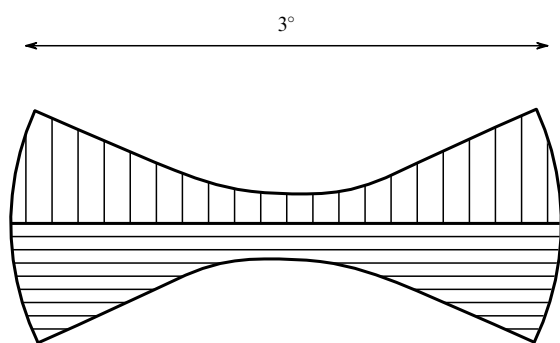


Рис. 13. Форма тестового поля для исследования дихроизма желтого пигмента

новленное, нарушается, если поляризацию обеих компонент одновременно изменить на перпендикулярную. Вновь добившись равенства фотометрированием, можно определить величину дихроизма, максимум которой оказался при $\lambda = 460$ нм. Аналогичные опыты, сделанные этим методом с циркулярно поляризованным светом встречной поляризации, показали, что равенство освещенностей тестовых полей нарушается при одновременном изменении циркулярности обоих полей на обратную. Этот результат — прямое экспериментальное свидетельство того, что в описанных энтоптических явлениях играет важную роль не только дихроизм, но и двупреломление. Это не удивительно, поскольку и то, и другое — свойства анизотропных сред. Суть в том, что двупреломляющие среды превращают циркулярно-поляризованный свет в эллиптически-поляризованный, а дихроичный элемент реагирует на эллиптически-поляризованный свет по-разному, в зависимости от ориентации эллипса. Важность учета двупреломления глазных сред была показана еще в старых работах Бёма [55].

Исследуя видимость фигур Хайдингера в линейно, циркулярно и эллиптически поляризованном свете и применяя фазовые пластинки и компенсаторы, Бём установил наличие в структурах сетчатки некоего аналога фазовой пластинки в $1/8\lambda$, но локализовать ее на конкретных структурах оказалось невозможно. Этот же вывод Бём подтвердил и при исследовании открытых им новых энтоптических явлений в поляризованном свете — "периферических поляризационных фигур", возникающих на периферии (до 12°) сетчатки и явно не связанных с макулярным пигментом. Эти фигуры возникают в свете любой длины волны, они видны в линейно и эллиптически поляризованном свете, но перестают восприниматься при приближении к циркулярности. Бём объясняет их происхождение селективным рассеянием линейно-поляризованного света во всех слоях сетчатки, которая в данном случае служит "мутной средой". Это селективное рассеяние на вогнутой поверхности сетчатки создает вместо равномерного освещения световое впечатление, по форме напоминающее снопы.

Авторы [54] описанным выше методом подтвердили роль двупреломления и определили положение главной оси двупреломляющей структуры: 32° от горизонтали вниз к носу для левого глаза, для правого — симметрично. Корреляции между величиной двупреломления и дихроизма не обнаружено, откуда следует, что они происходят в разных структурах. Спектральное распределение эффекта Хайдингера, как отмечают авторы, согласуется с тем, что известно о спектре поглощения желтого пигмента.

Брумберг и Феофилов [52] показали, что явление Нейберга, так же как и фигура Хайдингера, полностью объясняется на основе гипотезы Гельмгольца о радиальном анализаторе из мюллеровых нитей, анизотропно окрашенных желтым пигментом.

В дальнейшем поискам адекватного объяснения поляризационных энтоптических явлений, и прежде всего фигуры Хайдингера, было посвящено немало работ, о которых уместно поведать в хронологическом порядке.

Интерес к исследованиям по физиологической оптике с использованием поляризованного света заметно усилился, когда стали доступны недорогие поляриза-

ционные материалы большой площади — поляроиды, которые во многих случаях смогли заменить дорогие и редкие поляризационные призмы. Пример такого рода работ — статья Когана [56] — исследование эффектов на хрусталике и внешнем сегменте интактного глаза в скрещенных поляроидах. Удаленный из глаза и помещенный в солевой раствор хрусталик наблюдался между скрещенными поляроидами. На темном фоне четыре светлых квадранта хрусталика разделены двумя линиями, образующими темный крест ("поляризационный крест"). Перекладины креста соответствуют осям поляроидов. Автор ссылается на более ранние работы Брюстера [57] и Валентина [58], в которых была установлена универсальность креста для хрусталиков всех животных, включая рыб и рептилий. Эти опыты показывают радиальную упорядоченность частиц, образующих хрусталик. Ничего удивительного в этом нет. Но далее автор на основе некоторой аналогии между этим крестом и фигурой Хайдингера пытается усмотреть хотя бы частичную причину последней именно в хрусталике. Аналогичный темный крест на радужной оболочке автор наблюдал через анализатор, скрещенный с поляризатором, через который освещался интактный глаз. Он приписывает эффект радиальным структурам роговицы и опять указывает на аналогию с фигурой Хайдингера.

Однако ряд контрольных опытов (например с удалением хрусталика) надежно показал, что механизм образования фигур Хайдингера иной.

В статьях Стенворта и Нейлора [59, 60] проанализированы возможные объяснения фигур Хайдингера. Они сводятся к трем основным типам. 1) Многократное преломление на граничных поверхностях и двупреломление внутриглазных сред. 2) Радиальный анализатор макулярной области. 3) Анализатор в самой сетчатке — синие рецепторы.

Первая гипотеза отвергается рядом контрольных опытов на энуклеированных глазах, а также геометрией и спектральными свойствами эффекта. Основной выбор — между радиальным анализатором желтого пятна перед палочками и колбочками и анализатором, образуемым упорядоченным расположением синих рецепторов в самой сетчатке. При этом в обоих случаях должны учитываться не только дихроизм, но и двойное лучепреломление.

В статье [59] авторы, проанализировав все трудности, связанные с гипотезой Гельмгольца, приходят к заключению, что структурами, анализирующими поляризованный свет, падающий на сетчатку, являются синие рецепторы. В частности, для объяснения цвета секторов фигуры Хайдингера здесь удастся обойтись без ссылки на цветовой контраст, которая всегда была не полностью удовлетворительной. Однако эта гипотеза в свою очередь наталкивается на принципиальные трудности. И главная в том, что, как уже было сказано в разделе 4 данного обзора, при падении света вдоль оси рецепторов в них нет дихроизма, а часть светового потока, падающего наклонно (когда скажется дихроизм), невелика. Именно поэтому в дирекциональном эффекте и не была обнаружена поляризационная зависимость.

В статье [60] авторы приводят новые, более надежные количественные данные, полученные методом, в котором использовалось гораздо меньшее тестовое поле на сетчатке, и исследовалось не только спектральное, но и пространственное распределение эффекта. В результате

они приходят к выводу, что главной причиной фигуры Хайдингера должно быть поглощение ориентированным макулярным пигментом, однако считают это объяснение все же неполным.

Шведский исследователь Халден [61], подробно обсудив имеющиеся гипотезы и приведя возражения по поводу желтого пигмента (о котором имеются данные, что он не связан с волокнами Мюллера или Хенле, а диффузно проникает во все структуры сетчатки), предложил феноменологическую теорию фигуры Хайдингера, основанную на интерференции поляризованного света. Он сконструировал из пленок целлофана модельную комбинацию радиального поляроида и радиальной фазовой пластинки (рис. 14). В поляризованном свете эта модель показала объективные картины, соответствующие фигуре Хайдингера, а также согласующиеся с расчетами. Принципиально новых соображений об анатомической природе соответствующих структур в глазу автор не дает. Обращает внимание сама попытка создать объективный аналог субъективному восприятию фигуры Хайдингера.

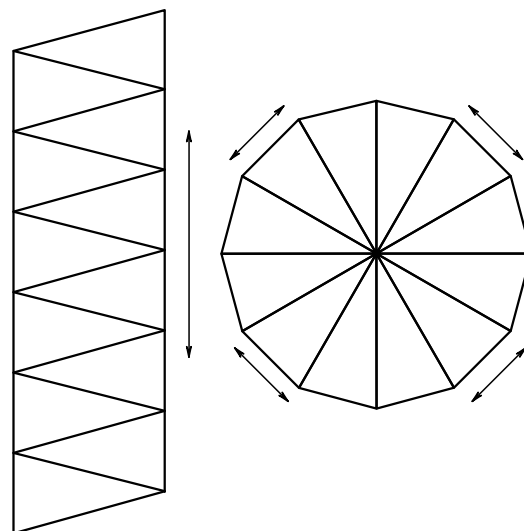


Рис. 14. Схема целлофановой модели радиального анализатора

Феноменологический подход характерен также в работе [62], в которой сетчатка рассматривается, как анизотропный поглощающий кристалл, в котором эффекты интерференции в сходящемся поляризованном свете приводят к коноскопическим картинам, аналогичным фигуре Хайдингера. Отмечается, что в общем виде эта модель может быть применима и к глазам рыб и птиц, у которых подозревается навигационная способность, обязанная поляризованному свету.

Работы Бона и Лендрума [63–65] внесли существенный вклад в подтверждение модели, связанной с макулярным желтым пигментом лютеином. Они исследовали линейный дихроизм лютеина в растянутых полиэтиленовых пленках; показали спектральное сходство поглощения макулярного пигмента и дихроизма, ответственного за фигуру Хайдингера; учли роль двупреломления роговицы (см. раздел 6 данного обзора); на большом числе наблюдателей показали относительное постоянство доли макулярного пигмента, ориентированного на радиальных нервных волокнах (порядка 10 %); обосновали

вали характер и механизм включения молекул лютеина в мембраны волокон Хенле. Авторы также высказали обоснованную гипотезу о важной физиологической функции лютеина внутри мембран — предохранять их от фотоокисления синглетным кислородом.

Хеменгер в работе [66] также исходил из гипотезы дихроизма макулярного пигмента, но оригинальность его подхода состояла в альтернативном объяснении дихроизма, не требующем ориентации молекул пигмента. Не организация пигмента на молекулярном уровне, а организация среды, в которую внедрены молекулы, приводит к форм-дихроизму, величина которого достаточна для количественного описания фигуры Хайдингера. Для этого необходимо только, чтобы существенная часть макулярного пигмента была распределена в слое волокон Хенле. Волокна имеют плотно упакованное строение, а их показатель преломления выше, чем у среды между волокнами. При этом не требуется ориентации молекул пигмента, ибо, как указывает автор, нет прямых доказательств предположения об ориентации молекул пигмента и не выдвинуто правдоподобных механизмов ориентации. Работу отличает количественный характер. Автор отмечает, что его результаты согласуются и с экспериментами, в которых был обнаружен "поляризационный крест" на макуле при освещении поляризованным светом.

Эти работы Хохгеймера и Кьюза [67, 68]. Здесь мы опять сталкиваемся с вопросом о соотношении субъективных и объективных данных в энтоптических поляризационных явлениях.

В [67] приведены фотографии сетчатки обезьян-резусов, у которых площадь макулы подобна человеческой. Перед лампой и перед фотопленкой располагались поляризаторы. При их скрещенном положении в области желтого пятна видна крестообразная фигура. По положению и форме этого креста можно предположить, что он обусловлен той же структурой в глазу, которая порождает фигуру Хайдингера. Контрастность крестообразной фигуры на фотографии лучше, чем видимость фигуры Хайдингера, вероятно, вследствие того, что скрещенный анализатор удаляет отраженный свет, сохранивший начальную поляризацию (ср. раздел 3 данного обзора). Некоторые различия креста и фигуры Хайдингера могут быть связаны с тем, что в первом случае свет дважды проходит через соответствующие среды глаза. Во всяком случае несомненно, что и то, и другое связано с радиально-симметричной структурой, ось которой перпендикулярна к сетчатке. В [68] отмечается, что эти картины креста можно видеть и фотографировать и тогда, когда удалены хрусталик и роговица, следовательно, явление связано с самой сетчаткой. Фигура Хайдингера и кресты расположены на одинаковых площадях сетчатки и фигуру Хайдингера могут видеть только те субъекты, у которых могут быть сфотографированы поляризационные кресты.

Итак, имеющиеся возможности объективной фиксации и воспроизведения фигур Хайдингера несомненно свидетельствуют о ее физической, а не чисто "физиологической" природе, к чему, например, склонялся в своих исследованиях Раман [69]. Разрабатывая свою методику спектрально-селективной адаптации глаза, Раман работал и с поляризованным светом, наблюдая фигуры Хайдингера и их поведение, и пришел к выводу, что "имеет дело с физиологическим явлением, а не с эффек-

том физического происхождения". Не ясен смысл этого утверждения, ибо в основе любых физиологических явлений лежат законы молекулярной физики. По-видимому, имеется в виду субъективное психологическое восприятие этих явлений, подобно тому, что физические законы, конечно, не могут объяснить, почему свет с длиной волны 600 нм вызывает в глазу ощущение красного цвета, а 550 нм — зеленого, но не наоборот.

Фотографирование глазного дна в поляризованном свете, сопоставление объективных картин с фигурами Хайдингера и попытка теоретической интерпретации были проделаны также в работе Тамаровой [70]. Наблюдалось различие картин в скрещенных поляроидах в области желтого пятна и на периферии глазного дна. На периферии наблюдались фигуры в виде размытого креста, светлые ветви которого направлены под углом 45° к осям скрещенных поляроидов. Таким образом, чередование максимумов и минимумов интенсивности света в наблюдавшейся фигуре происходило через 45° . В центральной же части, области желтого пятна, световая фигура имела другой вид. В ней было два, а не четыре, темных пучка на светлом фоне. Направление темных пучков совпадало с осью пропускания анализатора. Таким образом, в этой фигуре чередование темных и светлых участков происходит не через 45° , а через 90° . Итак, полного соответствия между объективно и субъективно наблюдаемыми картинами не установлено. Однако у всех исследованных субъектов соблюдалось правило, что если достаточно заметна фотографируемая картина, то нормально воспринимается и феномен Хайдингера. Отсутствие картины сопровождается снижением видимости фигуры Хайдингера. Автор [70] теоретически рассчитала две возможные модели строения внутриглазного анализатора. В первой предполагается наличие сплошных оптически анизотропных слоев, во второй — анизотропный слой в виде решетки, т.е. чередование анизотропных и изотропных элементов. Расчеты распределения интенсивности света, прошедшего через соответствующие этим моделям слои, были произведены с помощью матриц Мюллера, взятых из [71]. В результате получились для первой модели изменения от максимума до минимума через 45° , для второй — через 90° . Таким образом, анализатор желтого пятна имеет решетчатое строение.

Говоря об энтоптических поляризационных явлениях, иными словами о чувствительности человеческого глаза к поляризации света, нельзя не упомянуть об известных работах С.И. Вавилова по экспериментальным исследованиям световых квантовых флуктуаций визуальным методом [72]. Среди многочисленных экспериментов на эту тему были проведены и опыты по флуктуациям взаимно перпендикулярно поляризованных пучков света, и показано, что они флуктуируют совершенно независимо. С интересующей нас точки зрения это означает, что зрительный порог не зависит от состояния поляризации падающего света.

Поляризационные энтоптические явления и исследования сетчатки в поляризованном свете давно уже вызывают интерес с точки зрения медицинских применений. В работе [73] с помощью фотографирования в скрещенных поляризаторах исследовалась патология слоя нервных волокон, обнаружение дефектов которых, в частности, может быть полезно для ранней диагностики глаукомы. Особенно эта методика оказалась

полезной для визуализации дугообразных узлов. В [74] разработана методика оценки толщины слоя нервных волокон по форм-двупреломлению с помощью эллипсометрии и лазерного томографического сканирования.

Ряд исследований посвящен диагностическим и клиническим применениям фигуры Хайдингера [75–79]. При неподвижном поляризаторе фигура видна несколько секунд, затем угасает. Причина этого скорее всего заключается в фотохимических процессах, происходящих в желтом пигменте, если верна наиболее вероятная модель объяснения этого явления. Однако при повороте поляризатора фигура вновь видна, хотя и в повернутом виде.

Первой задачей для использования фигуры Хайдингера в практических медицинских целях было добиться устойчивой и контрастной видимости фигуры пациентами. Это достигнуто с помощью вращающегося с оптимальной скоростью (1–2 оборота в секунду) поляризатора и подбора синих фильтров, обеспечивающих наилучший контраст. В этих условиях фигуру видят практически все пациенты с нормальным зрением, независимо от пола, возраста и расы. Фигура устойчиво наблюдается, как вращающийся пропеллер.

В некоторых из упомянутых работ приведены результаты обследования многих десятков и даже сотен пациентов. Отмечается несомненная полезность метода для дифференциальной диагностики заболеваний желтого пятна или его повреждений (как в самой сетчатке, так и в сосудистой оболочке), причем на ранних стадиях заболевания. Метод в этом отношении очень чувствителен и позволяет обнаруживать минимальные повреждения макулы. В частности, отмечается перспективность дифференциальной диагностики заболеваний желтого пятна, или зрительного нерва. В здоровых глазах фигура Хайдингера может служить тестом функционирования желтого пятна; ее нарушения — симптомы первичных или вторичных макулярных патологических процессов. В то же время исследования не дали оснований для применения этого метода в отношении ранней диагностики глаукомы, а также показали, что фигура Хайдингера не связана с механизмами цветового зрения.

В заключение этого раздела об энтоптических поляризационных явлениях нельзя не упомянуть о некоторых работах по исследованию чувствительности глаза к линейно и циркулярно поляризованному свету, в некотором смысле выпадающих из ряда физических (оптических) экспериментов над глазом, которым посвящен этот обзор. Это работы иного подхода, оценить их может скорее психолог, чем физик-оптик. Однако не упомянуть о них в этом обзоре было бы неправильно. Речь идет о работах [80–82].

В экспериментальной работе [80] использован метод внушения под гипнозом. Если испытуемому внушено, что он определенным (например левым) глазом не видит, то оказывается на основании некоторых тестов, что в неполяризованном свете он действительно не видит, а в поляризованном — видит! Объяснение сводится к тому, что сознание не улавливает одновременно, что видит левый глаз, и то, что видит именно левый глаз. Автор усматривает аналогию данного феномена с принципом дополнительности Бора в квантовой механике (неразрывность наблюдаемого явления и осознания его субъектом).

В работе [81] опыты были повторены и расширены, но интерпретация их сводилась к иному выводу: глаз человека в состоянии пониженной (за счет гипнотического внушения) чувствительности по-разному восприимчив к различным видам поляризованного света. Испытуемый не видел в правоциркулярно поляризованном свете, видел лучше в линейно поляризованном свете и проявлял максимальную чувствительность к левоциркулярно поляризованному свету — в 10^3 раз и более выше чувствительности глаза к неполяризованному свету! С точки зрения физики, далекой от гипноза, естественно возникает вопрос: уж если применять гипноз, то почему бы просто не внушить испытуемому, что он лучше видит циркулярно поляризованный свет в заданное число раз? При этом возникает чисто методическая проблема: нужно ли, чтобы пациент понимал, что такое циркулярная поляризация, или что угодно легче внушить профану? Повторим, что в этом обзоре автор старался оставаться в рамках оптики и не касаться физиологических и тем более психологических проблем связи глаз–мозг.

Тем не менее эти работы не остались незамеченными. В теоретической работе [82] данные упомянутых работ интерпретируются на основе общей теории зависимости КПД эндоэргических процессов от характеристик электромагнитного излучения. Показано, что КПД изомеризации светочувствительного пигмента сильно изменяется при изменении единственного параметра излучения — поляризации.

6. Двупреломление роговицы

Наружная оболочка глазного яблока — твердая белковая, почти непрозрачная склера — сохраняет форму глаза и предохраняет его внутренние части от внешних воздействий. В передней части глазного яблока склера переходит в прозрачную роговую оболочку, или роговицу, которая состоит в основном из коллагеновых волокон, образующих пластинки, расположенные параллельно поверхности роговицы. Ряд факторов, например по малоугловому рассеянию света [83], свидетельствовал о том, что эти коллагеновые фибриллы и ламеллы в роговице обладают определенной структурной упорядоченностью. Следовательно, аналогично прозрачному кристаллу она должна быть двупреломляющей.

Это важно для всех аспектов поляризационной оптики глаза, в частности для поляризационных энтоптических эффектов, ибо поляризация света, падающего на сетчатку, уже изменена роговицей. Поэтому к двупреломлению роговицы уже давно привлечено внимание исследователей.

В работе [84] для исследования двупреломления роговицы была использована фигура Хайдингера в циркулярно поляризованном свете, объяснение которой кратко сводится к следующему. Если некоторые среды глаза (прежде всего роговица) обладают двойным преломлением, то они превращают циркулярный свет в эллиптически поляризованный. Далее радиальный анализатор реагирует на него так же, как и на свет частично линейно поляризованный, в зависимости от азимута эллипса. Автор исследовал поведение фигуры Хайдингера, ее повороты и исчезновения при введении на пути зрения одного или нескольких добавочных компенсаторов (фазовых пластинок) из пленок полиэтилена с

различным сдвигом фаз $\lambda/2$, $\lambda/4$, $\lambda/5$, $\lambda/6$ и т.д. Идея состояла в подборе сдвига фаз, компенсирующего двупреломление роговицы. Получен результат для синего света на большом числе испытуемых субъектов (~ 100) — сдвиг фаз коллагенами роговицы составляет примерно $\lambda/12$ (48 нм). Автор утверждает, что этот результат можно объяснить, если коллагены в ткани роговицы ориентированы преимущественно по диагонали вверх наружу. Эта точка зрения согласуется с результатами других авторов, полученными другими методами [55, 85].

Аналогичный компенсационный метод использован и в работе [86], однако авторы осторожно говорят о двупреломлении не роговицы, а "интактных предсетчаточных сред глаза человека", имея в виду, что вклад в двупреломление, кроме роговицы, могут внести и другие среды, например хрусталик. В этой работе тестом служило изменение скорости и направления кажущегося вращения фигуры Хайдингера при введении фазовой пластинки между вращающимся поляризатором и глазом наблюдателя. Авторы отмечают быстроту и точность этого метода.

В работе [87] для определения двупреломления в живом человеческом глазу использовалась зависимость от поляризации света контрастности интерференционной картины, создаваемой на сетчатке двумя когерентными пучками, в одном из которых поляризация варьировалась компенсатором Бабинь-Солейля. Сдвиг фаз измерен как функция координаты входа падающего света в плоскости зрачка. Найдено, что сдвиг фаз в глазу *in vivo* возрастает к периферии, причем больше для диагонального меридиана, чем для горизонтального и вертикального. Высказывается гипотеза о связи этого эффекта с градиентом напряжения, создаваемого мускулами, ответственными за горизонтальное и вертикальное движение глаз. Величина сдвига фаз оценивается примерно в 100 нм.

В серии работ [85, 88, 89] измерено и рассчитано двупреломление изолированной и интактной роговицы. Учитывая слоистое строение роговицы, расчет делался, как для стопы кристаллических пластинок. Полученное экспериментально значение двупреломления изолированной роговицы $\Delta n = 0,0028$ находится в согласии с расчетным. На живом глазу двупреломление измерялось фотографированием света, отраженного от наружной и внутренней границы роговицы в зависимости от поляризации света. Показано, что основная часть двупреломления роговицы определяется структурой ее волокон, и только относительно малая часть обусловлена внутриглазным давлением. Тем не менее это дает возможность щадящего измерения внутриглазного давления без прикосновения к глазу, что может представлять интерес для ранней диагностики глаукомы.

В целом ряде работ, в том числе уже упоминавшихся [56, 85, 89, 90] подробно исследован "поляризационный крест роговицы", наблюдаемый на роговице в скрещенных поляризаторах, как в интактном глазу, так и на изолированной роговице. В последнем случае роговица помещалась либо на плоскую, либо на выпуклую поверхность. Показано, что оптический механизм, ответственный за появление роговичного поляризационного креста, включает как кривизну роговицы, так и сдвиг фаз в коллагеновых фибриллах роговицы. Сделаны предположительные выводы о характере ориентации фибрилл —

они направлены в среднем не вдоль радиусов роговицы, а перпендикулярно к ним.

Усматривается аналогия поляризационного креста роговицы и поляризационного креста макулы, о котором шла речь в предыдущем разделе 5. Тот и другой — следствие двупреломления в соответствующих структурах.

В разделе 3 уже упоминались работы Блокленда, связанные с отражением света от сетчатки. Наряду с этим в других своих работах [91, 92] он уделял большое внимание исследованию двупреломления роговицы и оценке ее вклада в общее двупреломление глазных сред наряду с двупреломлением макулы. Это естественно и показательно, ибо вообще характерно для поляризационной физиологической оптики, что разные поляризационные эффекты в разных средах глаза влияют друг на друга, что создает значительные трудности для однозначной интерпретации экспериментальных результатов.

Стенворт и Нейлор [85] рассматривали роговицу как одноосный кристалл, а Блокленд [91] как двуосный, ибо наблюдавшиеся им картины были подобны коноскопическим картинам двуосной пластинки в сходящемся свете (что равноценно изогнутой двуосной пластинке в параллельном пучке). В [91] предполагалось, что двупреломление в хрусталике и макуле (в частности в фовеа) мало. Исследовался сдвиг фаз в разных участках в плоскости зрачка. Исследования проводились с линейно-поляризованным и циркулярно-поляризованным светом, что дало возможность различать частично деполаризованный и эллиптически-поляризованный свет. Полученные картины распределения сдвига фаз удовлетворительно интерпретируются на основе представления о роговице, как двуосном кристалле с быстрой главной осью, перпендикулярной к ее поверхности, и медленной, направленной к носу и вниз. Независимые экспериментальные подтверждения получены с помощью модели глаза, оборудованной искусственной роговицей из двуосного материала.

Работа [92] специально посвящена разделению сдвига фаз в ретине и роговице. Сохраняя входную и выходную позиции светового пучка на роговице постоянными и варьируя локализацию на ретине (по кругу вокруг фовеального центра) можно их разделить. Результат: роговичный сдвиг фаз превышает ретиальный более чем на порядок.

Серия работ на русском языке [93–95] посвящена исследованию поляризации рассеянного света прозрачными тканями глаза, прежде всего роговой оболочкой, а также хрусталиком и стекловидным телом. Рассчитаны и экспериментально измерены поляризационные характеристики рассеянного излучения, причем для роговицы — для любых состояний поляризации и углов падения света. Моделью для расчета рассеяния света на роговице служила система длинных цилиндров (коллагеновых волокон) с вероятностной функцией радиального распределения, полученной на основе анализа электронных микрофотографий. Расчет рассеяния проведен на основе теории Ми. Показано, что водянистая влага и стекловидное тело изотропны и практически не изменяют поляризационных характеристик прошедшего света. Роговая оболочка обладает анизотропными свойствами и величина этой анизотропии существенно изменяется в зависимости от положения исследуемого участка. Ани-

зотропия наиболее выражена на периферии роговицы и вдоль горизонтального и вертикального меридианов. Определена ориентация оптических осей и величина разности фаз для локальных участков роговой оболочки. Рассмотрены прикладные вопросы использования полученных результатов в офтальмологии для диагностики состояния прозрачных тканей глаза и оптимизации лазерного хирургического вмешательства.

На кривизну и напряжение роговицы, а следовательно, и на ее двупреломление, влияет не только внутриглазное давление, но и состояние мышц, управляющих движением глаза. Это открывает возможности изучать деятельность этих мышц по поляризационно-оптическим свойствам роговицы. Этой стороне вопроса уделялось внимание в серии работ также на русском языке [96–98]. Изучались интерференционные картины на роговице в поляризованном свете при скрещенных поляроидах на большом количестве интактных глаз, а также энуклеированных свинных, кроличьих и трупных человеческих. Имеется темный крест на поверхности роговицы, а на периферии — специфическая интерференционная картина, состоящая из цветных полос (изохром) в форме ромба, углы которого опираются на горизонтальный и вертикальный меридиан глаза. Именно эта ромбовидная картина чувствительна к функционально-анатомическому состоянию глазодвигательных мышц. Авторы применили теорию тонких оболочек для расчета зависимости между напряжениями в роговой оболочке и механическими воздействиями на нее. Глазное яблоко моделируется тонкой сферической оболочкой, на которую изнутри действует давление внутриглазной жидкости, а снаружи — глазодвигательные мышцы, которые растягивают роговицу и сжимают склеру. Выведены формулы, описывающие асимптотическое напряженное состояние оболочки в окрестности точки приложения силы. По этим формулам проведены расчеты на ЭВМ напряжений в сферической оболочке. С учетом градиента толщины оболочки (что соответствует роговице, у которой она меняется в среднем от 1 мм на периферии до 0,4 мм в центре), рассчитаны и построены линии равных напряжений (изохромы) и линии главных напряжений (изоклины). Формы этих кривых хорошо согласуются с экспериментальными данными интерференционных картин. Для приближения модели к реальным условиям, при проведении расчетов учитывалось место прикрепления и сила действия каждой мышцы, исходя из реальной анатомии. Проведены также расчеты распределения напряжений в роговой оболочке глаза при аномалиях действия и прикрепления мышц. Так, например, получена достоверная объективная информация о связи изменений интерференционной картины (скругление угла ромба, его смещение и изменение углов) с изменениями точки приложения и величины действия мышц при разных видах косоглазия, в том числе сложных. Это позволяет понять причины патологии мышечного аппарата глаза и предложить оптимальные способы их устранения или лечения. Для подтверждения разработанной методики были также проведены эксперименты по моделированию интерференционных картин на трупных глазах, у которых специальным приспособлением с помощью пружин имитировалось расположение глаза в орбите и создавалась дозированная нагрузка на роговую оболочку.

7. Поляризационные свойства хрусталика

Роговица вносит основной (но не единственный) вклад в двупреломление глаза в целом. Сдвиг фаз дают макулярные структуры. Относительно стекловидного тела мнения разных исследователей едины — оно изотропно. Остается хрусталик.

Выше уже упоминалась работа Когана [56], обнаружившего поляризационный крест на изолированном хрусталике между скрещенными поляризаторами и сделавшего попытку таким образом объяснить происхождение фигуры Хайдингера. Во всяком случае его опыты показали радиальную упорядоченность частиц, образующих хрусталик.

Уил [99] нашел, что хрусталик, подобно другим тканям со слоистым строением, обладает двупреломлением, как одноосный кристалл. Показатель преломления необыкновенного луча меньше, чем обыкновенного. Порядок величины Δn составляет 10^{-6} . Двупреломление увеличивается с возрастом. Кроме того, оно зависит от степени сжатия хрусталика, причем тоже по-разному в зависимости от возраста. Эти обстоятельства представляют медицинский интерес для этиологии старческих катаракт.

Японские авторы [100] исследовали линейное и циркулярное двупреломление бычьих хрусталиков, иссеченных из глазных яблок быков. Измерялась их толщина и поворот плоскости поляризации проходящего света в зависимости от длины волны. Сравнением экспериментальных и расчетных данных им удалось разделить повороты, вызванные линейным и циркулярным двупреломлением, и оценить то и другое. Линейное они связывают с квазикристаллическим упорядочением молекул коллагеновых протеинов хрусталика, а циркулярное — с асимметрией их внутренней молекулярной структуры. Порядок величины Δn оценивается как 10^{-4} . Однако сами авторы высказали неуверенность в том, что эти данные справедливы и для хрусталика *in vivo*, а не порождены иссечением и манипуляциями с изолированными хрусталиками, которые могут привести к натяжениям и изменениям их структуры.

Высокая прозрачность нормального хрусталика очень важна для его жизненных функций. Но микроскопические флуктуации коэффициента преломления являются причиной рассеяния света. При образовании катаракты возникают агрегаты протеинов с большим молекулярным весом, сильно рассеивающие свет, хрусталик становится непрозрачным. С другой стороны, хрусталик обладает двупреломлением, хотя и малым, следовательно, он оптически анизотропен, и это должно сказаться на свойствах рассеяния. В изотропном хрусталике рассеяние будет заметно только при параллельных поляризаторе и анализаторе ($I_{||}$), а в анизотропном и при перпендикулярных ($I_{\perp}$).

Бетельгейм в своих работах [101, 102] исходил из этих предпосылок. Он предположил, что в нормальном хрусталике внутреннее двупреломление компенсируется форм-двупреломлением, так что полное двупреломление близко к нулю и отсутствует $I_{\perp}$ -рассеяние. Если это предположение верно, то искусственное нарушение баланса должно приводить к усилению рассеяния, и особенно $I_{\perp}$ компоненты, что он и проверил экспериментально. Он фотографировал срезы ядра и поверхностного слоя хрусталиков быков и крыс в параллельных и

скрещенных поляризаторах, причем часть срезов была контрольной, а в остальных искусственно индуцировалась анизотропия. Бычьи хрусталики набухали в воде в разной степени и становились мутными. Хрусталики крыс изымались через определенные интервалы кормления их пищей, содержащей галактозу, которая стимулирует развитие катаракты. Расчет компонент рассеяния $I_{||}$ и $I_{\perp}$ для неомогенной среды проводили с учетом флуктуаций как плотности, так и оптической анизотропии. В случае нормального хрусталика две компоненты двупреломления компенсируют друг друга, и есть только $I_{||}$ компонента рассеяния. В бычьих хрусталиках с индуцированной анизотропией эксперимент показал появление и рост $I_{\perp}$ компоненты. Величина $R = I_{\perp}/I_{||}$ показывает относительный вклад оптической анизотропии в рассеяние света. В обработанных бычьих хрусталиках $I_{\perp}$ возрастает сильнее, чем $I_{||}$, причем сильнее растет для срезов ядра, чем коры. Это говорит о том, что кора обладает не столь высокой молекулярной организацией в клетках волокон, как ядро. У крыс с развитием индуцированной катаракты растут обе компоненты, вначале быстрее растет $I_{\perp}$, но затем R выходит на плато. Эти зависимости позволяют изучать динамику катаракты в ядре и в коре хрусталика и в общем согласуются с биохимическими и микроскопическими наблюдениями за развитием катаракты.

Как уже упоминалось, в работах [94, 95] изучалось рассеяние света не только в роговице, но и в хрусталике. Так экспериментально исследована поляризация рассеянного света нормальными и катарактальными хрусталиками кроликов. Показано, что характеристики мутного хрусталика существенно меняются, указывая на наличие в среде крупных несферических рассеивающих частиц размером порядка 1 мкм. Это закладывает основы количественной диагностики патологических процессов тканей хрусталика.

8. Поляризационная чувствительность беспозвоночных

Уже упоминалось, что устройство глаз позвоночных в общих чертах сходно. Поэтому можно полагать, что им, как и человеку, свойственны энтоптические поляризационные явления типа фигур Хайдингера. Возможно, они в известной степени играют роль в ориентационной способности мигрирующих животных, наряду с ориентацией по звездному небу, магнитному полю земли и другими гипотетическими способами. В литературе имеются кое-какие сведения о детектировании поляризованного света голубями [103] и морскими черепахами [104], но надежных экспериментальных данных пока, по видимому, нет.

Однако есть существа, в высокой степени обладающие поляризационной чувствительностью. Это насекомые и прежде всего пчелы. О зрительных впечатлениях насекомых можно судить либо по их поведению (например, по анизотропии их движения), либо по ЭРГ. Метод ЭРГ широко используется при исследовании зрения как человека, так и различных животных, в том числе членистоногих. Но все же большая часть сведений о поляризационной чувствительности насекомых получена путем наблюдений за их поведением под влиянием поляризованного света. Наиболее подробны и известны работы К. Фриша [105]. Давно известно явление, назы-

ваемое танцем пчел. С помощью танца пчела-разведчица оповещает остальных пчел об обнаруженном ею месте взятка. Танец состоит в том, что пчела, принеся корм, пробегает по прямой несколько ячеек сот, затем возвращается по дуге и повторяет это несколько раз. Если танец происходит на горизонтальной поверхности, то направление прямого пробега и показывает непосредственно направление полета за кормом. Если же танец исполняется на вертикальных сотах, то пчела производит своеобразное преобразование системы координат: угол пробега по отношению к направлению на солнце преобразуется в угол по отношению к направлению вертикально вверх (противоположно силе тяжести). Многочисленные наблюдения показали, что видимость солнца не обязательна для танцующей пчелы. Изучение же зависимости направления прямого пробега от различных внешних условий привело к выводу, что определяющим условием является поляризация света голубого неба. Пчела правильно ориентирует свой танец только в том случае, если видит хотя бы небольшой участок голубого неба. В различных участках неба различны и направление, и степень поляризации (от 0 до 70–80 %) [106]. Это распределение поляризации по небосводу закономерно связано с положением солнца. Следовательно, в принципе, по поляризации отдельного участка синего неба можно определить направление на солнце (главную ось "пчелиной системы координат"). Предположение о поляризационном механизме навигации пчел подтверждено довольно убедительными опытами. Вот краткие сведения о некоторых из них. Горизонтальные соты помещаются в темную кабинку. В стенке ее имеется окошко, направленное на северную часть безоблачного небосклона. Прямые пробеги направлены на запад (корм к западу от улья). Если же зеркалом направить через окошко на соты свет от южной стороны небосклона, то ориентация танца меняется на 180° и прямые пробеги указывают на восток. Если небо закрыто облаками, то пробеги хаотичны. Далее окошко покрывалось поляроидом. Если направление колебаний, пропускаемых поляроидом, совпадает с преимущественным направлением поляризации света неба, то прямые пробеги танцев пчел остаются ориентированными так же, как и до введения поляроида. Если же поляроид повернуть на некоторый угол, то прямые пробеги отклоняются на такой же угол. Если поворот поляроида в одну сторону неизменно отклоняет пробеги, например, вправо, то поворот в другую сторону дает всегда отклонение пробега влево. Таким образом, можно получить отклонение пробега на любой угол, но не более 50–60°. После этого предела пробеги становятся хаотичными. Оценка экспериментальных ошибок показала статистическую достоверность опытов. Подобные опыты, несомненно, доказывают наличие высокой поляризационной чувствительности органов зрения пчел. Позже было показано, что пчелы чувствуют поляризацию только в коротковолновой части спектра ($\lambda < 500$ нм), а сильнее всего — в ультрафиолетовой области ($\lambda < 400$ нм).

Кроме пчел чувствительностью к поляризации света обладают очень многие беспозвоночные (насекомые, пауки, ракообразные и др.). Список видов, у которых обнаружена и описана эта способность, насчитывает десятки названий [107]. Только у пчел имеется столь четкий элемент поведения — направленный танец, позволяющий ставить указанные эксперименты. У большин-

ства остальных видов экспериментальное доказательство наличия поляризационной чувствительности сводится к тому, что поворот поляроида над движущимся животным вызывает отклонение его пути в ту же сторону. Кроме того, у многих видов (пчелы, мухи, мечехвосты, клопы и др.) способность чувствовать поляризацию независимо подтверждена методом ЭРГ. Электроответ зрительной клетки при повороте плоскости поляризации на 90° меняется обычно на 15–20 %, что примерно соответствует изменению, которое можно получить, меняя интенсивность вдвое, т.е. вполне ощутимый результат.

Столь широко распространенная в мире беспозвоночных способность, конечно, не может быть случайностью. Она несет важную биологическую функцию, играя в зрительной ориентации насекомых не меньшую роль, чем их способность ориентироваться непосредственно по Солнцу или по Луне. Навигационная ориентация членистоногих основана именно на этих трех элементах небесного компаса — Солнце, поляризации неба и Луне. Здесь следует заметить, что поскольку этот "компас" непостоянен во времени, животному необходимы достаточно точные внутренние часы. Оказалось, что членистоногие обладают такими часами, причем разных систем. Однако этот интересный вопрос уже выходит за рамки нашей темы.

Каковы возможные механизмы анализа поляризации света насекомыми?

Прежде всего можно предположить, что их глаза реагируют не собственно на поляризацию, а на те вариации интенсивности, которые возникают при отражении, преломлении и рассеянии поляризованного света в окружающей среде. Эта косвенная реакция на поляризацию, по-видимому, играет свою роль, однако совокупность всех известных фактов не может быть сведена только к ней. Несомненно, существуют внутриглазные (интраокулярные) устройства, реагирующие на само состояние поляризации света.

Имеются гипотезы о двух типах этого механизма.

Первая гипотеза сводится тоже к косвенному восприятию поляризации, но уже непосредственно в глазных средах. Преломление и отражение на многочисленных границах, разделяющих разные участки и слои этих сред, кроме угла падения и показателя преломления, существенно зависит также и от состояния поляризации. Следовательно, при прохождении различно поляризованного света через многослойные среды глаза освещение сетчатки будет, вообще говоря, различным. Несомненно, этот тип реакции также имеет место, но и с его помощью невозможно объяснить большинство сложных форм поведения насекомых под действием поляризации света (в частности, их навигационные способности).

Вторая гипотеза предполагает непосредственную реакцию на состояние поляризации света и опирается на важнейшую особенность, отличающую глаза членистоногих от глаз позвоночных — их фасеточное строение [107].

В фасеточных глазах насекомых (рис. 15) роговица сложена из хитиновых выпуклых шестиугольников (фасеток), каждый из которых служит хрусталиком (а) отдельной зрительной структурной единицы — омматидия. Число их — от сотен до тысяч. Диаметр фасеток 15–40 мкм. Ось омматидия перпендикулярна поверхности роговицы. Поле зрения 180° и более, угол между осями

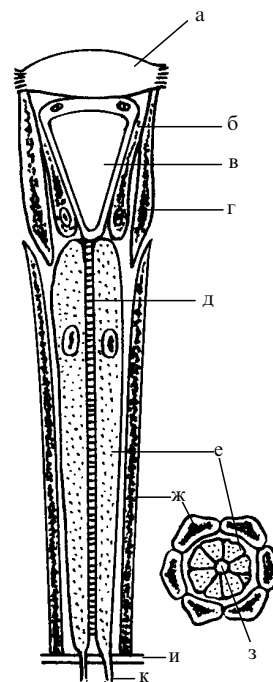


Рис. 15. Схема устройства омматидия

соседних омматидиев $1\text{--}2^\circ$. Омматидий имеет вид вытянутого усеченного конуса длиной от роговицы (а) до базальной мембраны (и) порядка сотен микрон, а поперечником — десятка микрон. Основные элементы омматидия — преломляющий, фоторецепторный и экранирующий.

Первый составляют хрусталик (а) и хрустальный конус (в), который не только участвует в фокусировке, но и предохраняет от боковых засветок.

Морфологическая светочувствительная единица — вытянутая зрительная клетка с нервным волокном на конце. В каждом омматидии несколько зрительных клеток (е) (~ 10), сгруппированных в пучок — ретикулу. Внутри зрительной клетки по ее длине вытянута особая тонкая структура — рабдомер. Рабдомеры ретикулы объединены в компактное образование — рабдом (д), который занимает в омматидии осевое положение длиной 100–600 мкм.

На поперечном срезе ретикула имеет вид розетки, окружающей рабдом. Тонкое строение рабдома имеет важнейшее значение, ибо в нем происходит первичный акт зрения — поглощение света, и оно ответственно за механизм поляризационной чувствительности, присущей насекомым. У разных насекомых рабдомы бывают открытого или замкнутого типа. В первых — рабдомеры обособлены и не соприкасаются друг с другом. Во вторых — они плотно сращены.

Каждый рабдомер построен из многочисленных тонких (диаметр 400–1200 Å) плотно упакованных трубочек (microvilli — микроворсинки), ориентированных примерно перпендикулярно к продольной оси рабдомера. Эти трубочки образуют правильную периодическую структуру. В стенках этих трубочек имеется пограничный слой толщиной 20–30 Å, в котором располагаются ориентированные определенным образом молекулы зрительных пигментов.

Экранирующий (или светонезащищающий) элемент омматидия — это пигмент (б, г, е) (поглощающий или

отражающий свет), локализованный так, чтобы препятствовать попаданию лучей через фасетки соседних омматидиев и устранять рассеянный внутри свет.

Упомянутая правильная периодическая структура трубочек-микровилли (рис. 16) представляет у многих членистоногих и головоногих квадратное в сечении многослойное образование, причем в чередующихся слоях направление осей трубочек взаимно перпендикулярно [108], а сами слои в обоих случаях перпендикулярны оси рабдомера.

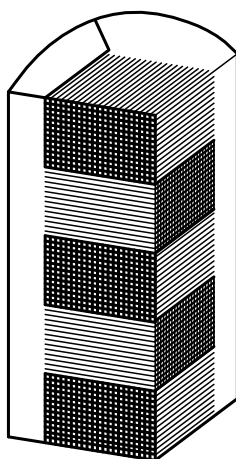


Рис. 16. Периодическая структура трубочек омматидия

Эти электронномикроскопические данные, а также поведенческие и электрофизиологические [109] исследования лежат в основе объяснения поляризационной чувствительности органов зрения насекомых, раков, крабов, омаров и ряда других беспозвоночных живых существ. Физической основой механизма поляризационной чувствительности является дихроизм молекул зрительных пигментов, зависящий от степени их упорядоченности в стенках трубочек.

Поскольку имеется принципиальное различие в поляризационной чувствительности органов зрения позвоночных (очень слабая) и беспозвоночных (во многих случаях высокая чувствительность), представляет большой интерес сравнить — с точки зрения способности к дихроизму — строение и структуру внешних сегментов палочек и колбочек позвоночных и рабдомеров беспозвоночных [41–43].

Внешний сегмент палочек позвоночных представляет собой стопу мембранных дисков — липидных матриц, содержащих светочувствительный пигмент родопсин. Молекулы его — глобулярные протеины — частично погружены в липоидный двойной слой мембраны. В результате взаимодействия гидрофобных и гидрофильных сил они ориентируются так, что осциллятор поглощения примерно параллелен поверхности мембраны. Она — жидкая субстанция с вязкостью порядка оливкового масла. В плоскости мембраны возможна ротационная диффузия молекул родопсина [46, 47], в результате чего ориентация осцилляторов в плоскости мембраны хаотична. Следовательно, для света, идущего по оси внешнего сегмента (что соответствует естественному физиологическому случаю), она не обладает дихроизмом. Напротив, если освещать внешний сегмент сбоку, то он обнаруживает высокий дихроизм, так как может

поглощаться только электрический вектор света, параллельный плоскости мембраны.

При освещении в физиологическом направлении линейно поляризованным светом можно ожидать появления фотоиндуцированного дихроизма из-за обесцвечивания молекул, осцилляторы которых параллельны или близки к электрическому вектору света. Однако в интактных клетках этот эффект очень мал из-за быстрой вращательной диффузии. Такой фотоиндуцированный дихроизм экспериментально установлен в клетках, фиксированных в глутаральдегиде, где предотвращено вращение молекул. Именно из кинетики и температурной зависимости фотодихроизма интактных клеток была оценена вязкость липидных мембран.

Хаотичная ориентация осцилляторов в плоскости мембран, по-видимому, имеет прагматичный физиологический смысл и не случайно выработана эволюцией. Она способствует максимальному использованию (поглощению) падающего на фоторецептор света, ибо уменьшает эффект самоэкранирования. Суть в следующем. Если бы осцилляторы в плоскости первой мембраны диска были упорядочены, то они поглотили бы только электрический вектор, им параллельный, а прошедший перпендикулярный вектор не мог бы поглотиться в следующем слое, где осцилляторы ему перпендикулярны. Расчет показывает, что выигрыш в общем поглощении неполяризованного света получается вдвое в случае хаотичной ориентации осцилляторов в плоскости мембраны по сравнению с полностью упорядоченным расположением.

В рабдомерах беспозвоночных в отношении дихроизма дело обстоит иначе [42]. Молекулы родопсина располагаются в пограничном слое стенок трубочек-микровилли, слои которых выстроены перпендикулярно оси рабдомера. Кроме того, направление осей трубочек в соседних слоях в свою очередь взаимно перпендикулярно. Осцилляторы поглощения в стенках трубочек расположены хаотично, однако в этом случае это не приводит к отсутствию дихроизма для света, идущего в "физиологическом" направлении. Можно рассматривать для простоты расчетов трубочку в виде длинного узкого ящика с квадратным поперечным сечением (бокс-модель) (рис. 17). Совокупность хаотичных осцилляторов во всех поверхностях ящика можно представить равным количеством двух ориентаций — по оси ящика

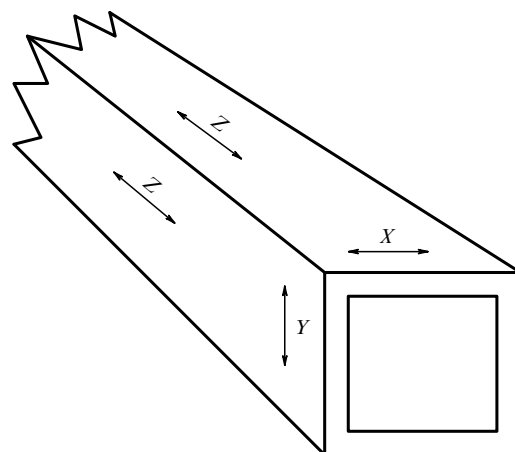


Рис. 17. Бокс-модель трубочки (микровилли)

и перпендикулярного ей. При этом в верхней и нижней поверхностях для "физиологического" света не будет дихроизма, но он проявится в боковых поверхностях. Таким образом, возникает механизм поляризационной чувствительности для света, воспринимаемого рабдомом в естественных физиологических условиях. Причем с точки зрения максимального использования (поглощения) попадающего в глаз света, вследствие самоэкранирования также предпочтительнее хаотичная ориентация пигмента в стенках трубочек, чем его полная или частичная ориентация. Расчет и здесь показывает, что в первом случае — выгода вдвое [42, 110].

Экспериментально установлена несомненная связь поляризационной чувствительности (по поведенческим реакциям) и дихроизма (по электрофизиологическим данным, а также по прямым поляризационно-оптическим измерениям на энуклеированных фоторецепторах). В тех случаях, когда возникало парадоксальное противоречие между этими методами — первые свидетельствовали о высокой поляризационной чувствительности, а дихроизм отсутствовал, или был очень мал — было показано косвенными методами, что это обусловлено нарушениями структур при энуклеировании [111].

Естественно возникает вопрос о глубинных эволюционных причинах столь различной поляризационной чувствительности органов зрения позвоночных (и прежде всего человеческого глаза) и беспозвоночных. Есть же, по-видимому, веские причины такого различия результатов эволюции. Трудно дать полный и убедительный ответ на этот естественный вопрос, но некоторые соображения попытаться изложить можно.

Во-первых, а нужна ли поляризационная чувствительность? Достаточно ли в окружающей природе поляризованного света, чтобы была необходимость его специфически воспринимать? На этот вопрос вполне можно ответить утвердительно. Достаточно вспомнить о поляризационной картине света, рассеянного небесным сводом, водными средами и поверхностями и т.п. [106]. Причем, по-видимому, важна масштабность поляризационной ситуации окружающей среды относительно поведенческой необходимости самого существа. Иными словами, она проявляется (а потому и целесообразно ее ощущать) в мегамасштабах. Под этим следует понимать, скажем, цветущий луг для пчелы, или расстояния миграций для птиц и т.п. В локальном же окружении относительно малоподвижного позвоночного эти поляризационные макрокартины хаотично искажаются многочисленными локальными деполаризациями, вследствие чего непосредственная реакция на них становится нецелесообразной.

Важная функция любого зрительного аппарата — пространственное восприятие мира, решение непростой задачи отображения трехмерного пространства на двумерной сетчатке. Статичная фасеточная структура глаз насекомых решает эту задачу, по крайней мере частично, с помощью "поляризационного сканирования". Главные же особенности пространственного восприятия человеческого глаза являются динамическими и заключаются в бинокулярности зрения и высокой подвижности глаза [112]. Последняя компенсирует малый угол зрительного конуса четкого видения ($\sim 7^\circ$), определяемого малой областью (фовеа) четкого видения и высокого разрешения. Важнейшим процессом является пространственная суммация и временное накопление, необходимое для

первичного выделения полезного сигнала из флуктуаций. Такая информационная лабильная система принципиально отлична от статичной фасеточной структуры. Конечно, результирующее перцептивное ощущение пространства окончательно формируется уже структурами мозга, в частности с помощью механизма константности, исправляющего геометрические несовершенства передачи объемного трехмерного пространства на двумерной сетчатке. Однако эти вопросы уже относятся к физиологической проблеме связи глаз — мозг и выходят за рамки нашей поляризационно-оптической темы. Мы только попытались взглянуть на некие общие причины указанных различий разных типов глаз. Кстати, приходит в голову аналогия между различием зрения насекомых и человека, и различием: фиксированные инстинкты насекомых — пластичное мышление человека.

Благодарности

Автор искренне признателен заведующей библиотекой ФИАН Лидии Ивановне Беловой и заведующей МБА Татьяне Викторовне Сергеевой за неоценимую квалифицированную и доброжелательную помощь в подборе литературы.

Список литературы

1. Владимиров Ю А, Потапенко А Я *Физико-химические основы фотобиологических процессов* (М.: Высшая школа, 1989) с. 143
2. Тимофеев Ю П, Фридман С А, Фок М В *Преобразование света* (М.: Наука, 1985) с. 109
3. Stiles W S, Crawford B H *Proc. Roy. Soc. B* **112** 428 (1933)
4. Wright W D, Nelson J H *Proc. Phys. Soc.* **48** 401 (1936)
5. O'Brien B J. *Opt. Soc. Am.* **36** 506 (1946)
6. Barany E *Acta Ophthalm.* **24** 93 (1946)
7. O'Brien B J. *Opt. Soc. Am.* **37** 275 (1947)
8. De Groot P J, De Pender E *Vision Res.* **19** 1065 (1979)
9. De Groot P J *Vision Res.* **19** 1253 (1979)
10. Stromeyer C F, Mulligan J B, Birch D G, Dawson B M *Vision Res.* **22** 217 (1982)
11. Enoch J M *J. Opt. Soc. Am.* **53** 71 (1963)
12. Fischer W, Röhler R *Vision Res.* **14** 1013 (1974)
13. O'Brien B J. *Opt. Soc. Am.* **41** 882 (1951)
14. Artal P J. *Opt. Soc. Am.* **6** 1941 (1989)
15. Safir A, Hyams L J. *Opt. Soc. Am.* **59** 757 (1969)
16. Weale R A *J. Physiol.* **186** 175 (1966)
17. Campbell F W, Gubisch R W *J. Physiol.* **186** 558 (1966)
18. Garrand J M, Alfieri R, Boire J Y *Vision Res.* **24** 1097 (1984)
19. Röhler R, Schmielau F *Vision Res.* **16** 241 (1976)
20. Röhler R, Miller U, Aberl M *Vision Res.* **9** 407 (1969)
21. Charman W N Brit. *J. Physiol. Opt.* **34** 34 (1980)
22. Van Bloklund G J *J. Opt. Soc. Am.* **A2** 72 (1985)
23. Van Bloklund G J, Van Norren D *Vision Res.* **26** 485 (1986)
24. Van Bloklund G J *Vision Res.* **26** 495 (1986)
25. Enoch J M, Hope G M *Invest. Ophthalm.* **11** 765 (1972)
26. Эткинс П *Молекулы* (М.: Мир, 1991) с. 168
27. Hagins W A, Jennings W H *Disk. Farad. Soc.* **27** 180 (1959)
28. Forster Th *Fluoreszenz organischer Verbindungen* (Gottingen, 1951)
29. Ермолаев В Л, Бодунов Е Н, Свешникова Е Б, Шахвердов Т А *Безызлучательный перенос энергии электронного возбуждения* (Л.: Наука, 1977)
30. Агранович В М, Галанин М Д *Перенос энергии электронного возбуждения в конденсированных средах* (М.: Наука, 1978)
31. Жевандров Н Д *Оптическая анизотропия и миграция энергии в молекулярных кристаллах* (М.: Наука, 1987)
32. Tao T *Biochem. J.* **122** 54P (1971)
33. Stryer L *Science N.Y.* **162** 526 (1968)
34. Tao T *Biopolymers.* **8** 609 (1969)
35. Kawamura S, Tokunaga F, Yoshizawa T, Sarai A, Kakitani T *Vision Res.* **19** 879 (1979)

36. Schmidt W J *Kolloidzeitschrift*. **B 85** 137 (1938)
37. Liebman P A, Jagger W S, Kaplan M W, Bargoot F G *Nature* **251** 31 (1974)
38. Liebman P A *Biophys. J.* **2** 161 (1962)
39. Wald G, Brown P K, Gibbons J R *J. Opt. Soc. Am.* **53** 20 (1963)
40. Strackee L *Vision Res.* **10** 925 (1970)
41. Liebman P A, in *Photoreceptor optics* (Eds Shyder and Menzel) (N.Y.: Springer-Verlag, 1975) p. 199
42. Laughlin S B, Menzel R, Snyder A W *ibid* p. 237
43. Waterman T H *ibid* p. 339
44. Pak W L, Helmrich H G *Vision Res.* **8** 585 (1968)
45. Collins F D, Love R M, Morton R A *Biochem. J.* **51** 669 (1952)
46. Cone R A *Nature new biol.* **236** 39 (1972)
47. Poo M, Cone R A *Nature* **247** 438 (1974)
48. Борн М, Вольф Е *Основы оптики* (М.: Наука, 1973) с. 651
49. Haidinger W *Annal. Physik. B* **63** 29 (1844)
50. Shurcliff W A *J. Opt. Soc. Am.* **45** 399 (1955)
51. Neuberger H H *J. Opt. Soc. Am.* **30** 258 (1940)
52. Брумберг Е М, Феофилов П П *ДАН* **32** 192 (1941)
53. Helmholtz H *Handbuch der physiologischen optik* (Leipzig, 1867) s. 421
54. De Vries H, Spoor A, Jielof R *Nature* **166** 958 (1950); *Physica* **19** 419 (1953)
55. Boehm G *Acta ophthal.* **B 18** 109 (1940); *ibid* 143
56. Cogan D G *Arch. ophthal.* **25** 391 (1941)
57. Brewster D *Phil. Tr. Roy. Soc.* **1** 21 (1815)
58. Valentin G *Arch ophthal.* **4** 227 (1858)
59. Stanworth A, Naylor E J *Brit. J. Ophthal.* **34** 282 (1950)
60. Naylor E J, Stanworth A *J. Physiol.* **124** 543 (1954)
61. Hallden U *Arch. Ophthal.* **57** 393 (1957)
62. Summers D M, Friedmann G B, Clements R M *J. Opt. Soc. Am.* **60** 271 (1970)
63. Bone R A *Vision Res.* **20** 213 (1980)
64. Bone R A, Landrum J T *Appl. Optics.* **22** 775 (1983)
65. Bone R A, Landrum J T *Vision Res.* **24** 103 (1984)
66. Hemenger R P *J. Opt. Soc. Am.* **72** 734 (1982)
67. Hochheimer B F *Vision Res.* **18** 19 (1978)
68. Hochheimer B F, Kues H A *Appl. Optics.* **21** 3811 (1982)
69. Raman C V *Memoirs of the Raman Research Institute* **10** (Bangalore, 1963) p. 81
70. Тамарова Р М *Биофизика* **12** 652 (1967)
71. Шерклифф У *Поляризованный свет* (М.: Мир, 1965) с. 142
72. Вавилов С И *Микроструктура света* (М.: Изд. АН СССР, 1950) с. 49
73. Sommer A, Kues H A, D'Anna S A, Arkell S, Robin A, Quigley H A *Arch. Ophthal.* **102** 864 (1984)
74. Dreher A, Reiter K, Bill J *Invest. Ophthal.* **29** 355 (1988)
75. Goldschmidt M *Arch. Ophthal.* **44** 129 (1950)
76. Forster H W *Am. J. Ophthal.* **38** 661 (1954)
77. Schmidt I *Arch. Ophthal.* **52** 583 (1954)
78. Sloan L L, Naquin H A *Am. J. Ophthal.* **40** 393 (1955)
79. Тамарова Р М, Долбищева В М, Аветисов Э С *Труды института мед. инстр. и оборуд.* (М., 1962) с. 72
80. Фейгенберг И М *ДАН СССР* **253** 500 (1980)
81. Дмитриевский И И *Препринт МИФИ 014-85* (М., 1985)
82. Чукова Ю П *ДАН СССР* **300** 504 (1988)
83. Freund D E, Mc Cally R L, Farrel R A *J. Opt. Soc. Am.* **A3** 1970 (1986)
84. Shute S *Nature* **250** 163 (1974)
85. Stanworth A, Naylor E J *J. Exp. Biol.* **30** 160 (1953)
86. Smith R W, Weale R A *J. Physiol.* **246** 37P (1974)
87. Bour L J, Cardoso N *Vision Res.* **21** 1413 (1981)
88. Stanworth A, Naylor E J *Brit. J. Ophthal.* **34** 201 (1950)
89. Stanworth A *J. Exp. Biol.* **30** 164 (1953)
90. Cope W T, Wolbarsht M L, Jamanashi B S *J. Opt. Soc. Am.* **68** 1139 (1978)
91. Van Blokland G J, Verhelst S C *J. Opt. Soc. Am.* **A4** 82 (1987)
92. Brink H B, Van Blokland G J *J. Opt. Soc. Am.* **A5** 49 (1988)
93. Максимова И Л, Тучин В В, Шубочкин Л П *Опт. и спектр.* **60** 801 (1986)
94. Максимова И Л, Тучин В В, Шубочкин Л П *Опт. и спектр.* **65** 615 (1988)
95. Шубочкин Л П *Автореферат дис. ... канд. физ.-мат. наук* (Саратов, 1987)
96. Кочина М Л В сб. *Актуальные вопросы офтальмологии* (Харьков, 1980) с. 45, 47
97. Кочина М Л *Кибернетика и вычисл. техника* Вып. 90 (Киев, 1991) с. 97
98. Пеньков М А, Алтухер Г М, Кочина М Л *Биофизика* **27** 313 (1982)
99. Weale R A *J. Physiol.* **284** 112P (1978)
100. Takeguchi N, Nakagaki M *J. Opt. Soc. Am.* **58** 415 (1968)
101. Bettelheim F A *Exp. Eye Res.* **21** 231 (1975)
102. Bettelheim F A *J. Colloid and interface Sci.* **63** 251 (1978)
103. Kreithen M L, Keeton W T *J. comp. Physiol.* **89** 83 (1974)
104. Кapp Л *В океане без компаса* (М.: Мир, 1971)
105. Frish K *Bees, their vision, chemical senses and language* (Ithaca: Cornell Univ. press, 1950)
106. Жевандров Н Д *Анизотропия и оптика* (М.: Наука, 1974)
107. Мазохин-Поршняков Г А *Зрение насекомых* (М.: Наука, 1965)
108. Waterman T H, Horch K W *Science.* **154** 467 (1966)
109. Naka K, Kuwabara M *Nature* **184** 455 (1959)
110. Gribakin F *Nature* **246** 357 (1973)
111. Goldsmith T H, in *Photoreceptor optics* (Eds Snyder and Menzel) (N.Y.: Springer-Verlag, 1975) p. 392
112. Раушенбах Б В *Системы перспективы в изобразительном искусстве. Общая теория перспективы* (М.: Наука, 1986)

POLARIZATIONAL PHYSIOLOGICAL OPTICS

N.D. Zhevandrov

P.N. Lebedev Physics Institute, Russian Academy of Sciences
 Leninskii prosp. 53, 117924 Moscow
 Tel. (7-095) 135-78 60

Two interconnected issues are considered: the sensitivity of visual organs to polarisation; and the application of polarisation-optical methods to the investigation of eye media, and also whether these methods can, in principle, find practical application in ophthalmology. Use is made of the great number of papers published in different journals on physics, biology, and medicine over many years. Until now there have been no reviews on this subject in modern scientific literature.

PACS numbers: 42.25.Ja, **42.66.-p**

Bibliography — 112 references

Received 23 February 1995