

Экранирующий пигмент камерных глаз стебельчатоглазых моллюсков (Pulmonata, Stylommatophora) с разными световыми предпочтениями

И.П. ШЕПЕЛЕВА

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт физиологии им. И.П. Павлова РАН, наб. Макарова, 6, Санкт-Петербург, 199034, РОССИЯ.
Международный университет Бремена, Кампус, 1, Бремен, 28759, ГЕРМАНИЯ.
Университет г. Лунда, Хельгонаваген, 3, Лунд, 22362, ШВЕЦИЯ.
E-mail: ishepeleva@rambler.ru

Screening pigment of the camera eyes of stalk-eyed mollusks (Pulmonata, Stylommatophora) with different light preferences

I.P. SHEPELEVA

Pavlov Institute of Physiology, Russian Academy of Sciences, Makarova emb. 6, St. Petersburg, 199034, RUSSIA. International University Bremen, Campus Ring 1, Bremen, 28759, GERMANY. University of Lund, Helgonavagen 3, Lund, 22362, SWEDEN. E-mail: ishepeleva@rambler.ru

ABSTRACT. Morphological properties of the granules of the screening pigment in the retinae of camera eyes of gastropod mollusks with different light preferences were studied. It was demonstrated that the pigment granules of mollusks can differ by color and size but do not differ by structure, electron density and form. Light conditions of mollusks' habitats can influence on the amount of the screening pigment, which in its turn does not affect resolving ability of the eyes.

Введение

Брюхоногие моллюски – одна из немногих групп животных, которые проникли во многие биотопы океанов, морей и пресных водоемов, а также единственный класс моллюсков, представители которого перешли к жизни на суше. Наземные моллюски приспособились к самым разнообразным местам обитания со своими особыми световыми условиями. Освоение новой среды и мест обитания вызвало необходимость в перестройке существующих систем органов, в том числе и зрительной системы [Chase, 2001; Cook, 2001; Selden, 2016]. Периферический отдел этой сенсорной системы брюхоногих моллюсков – глаза – известен своей пластичностью. Поэтому специализации, определяемые особенностями световых условий, при которых обычно

функционирует зрительная система, могут быть обнаружены именно на уровне глаз [Шепелева, 2005а, 2006а, б, в, 2007, 2008, 2009, 2010, 2014, 2015; Audesirk, Audesirk, 1985; Hamilton, 1991; Warrant, McIntyre, 1992]. Так, глаза наземного легочного слизня *Troglolestes sokolovi* Ljovuschkin et Matiokin, 1965 – обитателя пещер – рудиментарны и скрыты под кожей [Лёвушкин, Матёкин, 1965]. Пресноводная легочная улитка *Planorbarius corneus* (Linnaeus, 1758), предпочитающая затемненные участки прудов, имеет в сетчатке только рецепторы тусклого света [Bobkova *et al.*, 2004; Gal *et al.*, 2004]. Фоторецепторные клетки наземного легочного слизня *Athoracophorus bitentaculatus* (Quoy et Gaimard, 1832), обитающего в зарослях кустарников в лесах, известны своими необыкновенно длинными апикальными отростками (около 100 мкм) [Eakin *et al.*, 1980]. А у ночного наземного легочного слизня *Limax maximus* (Linnaeus, 1758), в отличие от толерантного к свету наземного легочного слизня *Ariolimax californicus* (Cooper, 1872), отмечены более изменчивые форма и размер пигментных гранул в сетчатке [Eakin, Brandenburg, 1975].

Цель настоящей работы – изучить гранулы экранирующего пигмента сетчаток камерных глаз брюхоногих моллюсков с разными световыми предпочтениями. Экспериментальные задачи – изучить морфологические свойства пигментных гранул; оценить влияние световых условий мест обитания моллюсков на морфологические свойства пигментных гранул; оценить влияние экранирующего пигмента на разрешающую способность камерных глаз моллюсков.

Материал и методы

Материалом для исследования служили взрослые особи легочных моллюсков, различающихся световыми условиями мест обитания:

Табл. 1. Некоторые характеристики образа жизни моллюсков.

Table 1. Some characteristics of mollusks' life style.

Вид моллюска, ссылка	Жизненная форма	Длина тела в покое или размер раковины, мм	Места обитания	Яркость света в местах обитания, кд/м ²
<i>Arion rufus</i> (Шепелева, 2005а, 2007)	слизень	60	участки под невысокой мелколиственной растительностью в лесах	9±2,5 (n=70)
<i>Monachoides incarnata</i> (Шепелева, 2006а)	улитка	9,0–10×13–15	участки с невысокой мелколиственной растительностью под деревьями в лесах	18±9 (n=70)
<i>Cochlodina laminata</i> (Шепелева, 2006а)	улитка	3,5–4,0×15–17	стволы деревьев в лесах на высоте до 2 м от поверхности земли	72±27 (n=70)
<i>Cepaea hortensis</i> (Шепелева, 2006б)	улитка	15–17×18–20	заросли крапивы на полях	143±38 (n=70)
<i>Helicigona lapicida</i> (Шепелева, 2006в)	улитка	6,0–8,0×17–19	открытые участки на скалистом берегу рядом с морем	4580±1341 (n=70)

Arion rufus (Linnaeus, 1758) (Arionidae), которых собирали в парках и садах г. Бремена (Германия) в апреле 2003 г. и пригороде г. Лунда – Вомбе (Швеция) в июне–августе 2004 г.; *Monachoides incarnata* (Müller, 1774) (Helicidae) и *Cochlodina laminata* (Montagu, 1803) (Clausiliidae), собранные в Вомбе в июне–августе 2004 г.; *Cepaea hortensis* (Müller, 1774) (Helicidae), которых собирали в пригороде г. Лунда – Риннебакдалене в июне–августе 2004 г., *Helicigona lapicida* (Linnaeus, 1758) (Helicidae), привезенные с о. Эланд (Швеция) в июне 2004 г. (Табл. 1). Моллюсков содержали в террариумах с почвой при комнатной температуре и естественном световом режиме, кормили листьями одуванчиков. У каждого вида моллюсков было исследовано 10 глаз.

Исследования *in vitro*

Препараты изолированных глаз готовили с использованием физиологического раствора под бинокулярным микроскопом Carl Zeiss и фотографировали при помощи светового микроскопа Zeiss Axiophot.

Гистология и микроскопия

В качестве материала для световой и электронной микроскопии использовали глазные щупальца моллюсков, адаптированных к темноте. Щупальца последовательно фиксировали в 2,5%-ном растворе глутарового альдегида на 0,1 М-коллиндиновом или какодильном буфере (pH=8,0) в течение 2 час. при 4°C и в 1%-ном растворе тетраоксида осмия на тех же буферах в течение 1 часа при 4°C. Затем материал обезвоживали и заливали смолой. Полутонкие (1,5 или 2 мкм) и ультратонкие (70 нм) срезы нарезали при помощи ультрамикротомов LEICA ULTRACUT R или V LKB 2088. Полутонкие срезы окрашивали

0,5%-ным раствором толуидинового синего и фотографировали при помощи световых микроскопов OLYMPUS B 201 или Zeiss Axiophot. Ультратонкие срезы последовательно контрастировали 2%-ным раствором ацетата урана и 0,1%-ным раствором цитрата свинца и фотографировали при помощи трансмиссионного электронного микроскопа JEOL JEM-1230.

Морфометрия

Измерения параметров выполняли на фотографиях препаратов изолированных глаз, а также полутонких и ультратонких срезах глаз.

Измерения яркости света

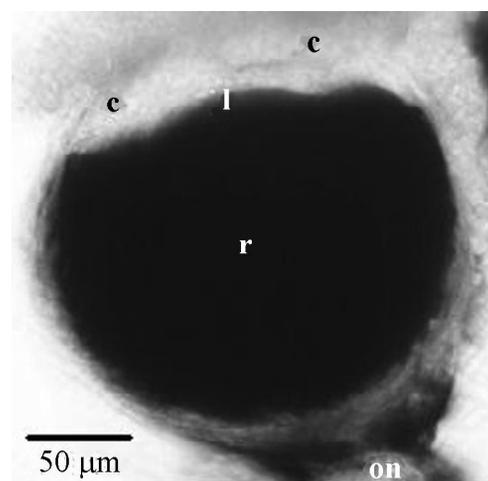


РИС. 1. Изолированный камерный глаз *Monachoides incarnata* [Шепелева, 2006а]. Сокращения: с – роговица; l – хрусталик; r – сетчатка; on – зрительный нерв.

FIG. 1. The isolated camera eye of *Monachoides incarnata* [Shepeleva, 2006a]. Abbreviation: c – cornea; l – lens; r – retina; on – optic nerve.

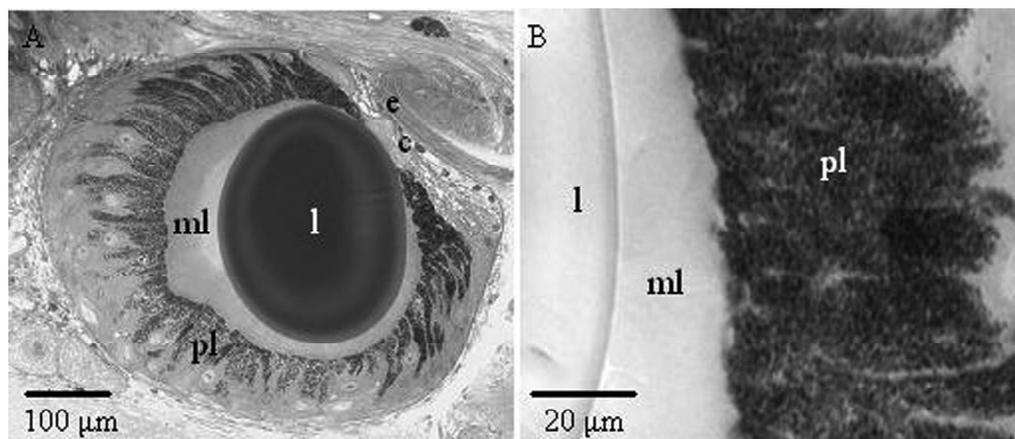


РИС. 2. *Arion rufus* [Шепелева, 2005a]. **А.** Продольный полутонкий срез камерного глаза. **В.** Продольный полутонкий срез латеральной области сетчатки камерного глаза. Сокращения: е – эпидермис; с – роговица; l – хрусталик; ml – микровиллярный слой сетчатки; pl – пигментный слой сетчатки.

FIG. 2. *Arion rufus* [Shepeleva, 2005a]. **A.** Longitudinal semithin section of the camera eye. **B.** Longitudinal semithin section of the lateral region of the retina of the camera eye. Abbreviation: e – epidermis; c – cornea; l – lens; ml – microvillar layer of the retina; pl – pigmented layer of the retina.

Табл. 2. Морфологические свойства пигментных гранул сетчаток камерных глаз моллюсков.

Table 2. Morphological properties of the pigment granules of the retinae of mollusks' camera eyes.

Свойства	<i>Arion rufus</i>	<i>Monachoides incarnata</i>	<i>Cochlodina laminata</i>	<i>Cepaea hortensis</i>	<i>Helicigona lapicida</i>
Цвет	темно-коричневый	черный	черный	черный	черный
Структура	гомогенная	гомогенная	гомогенная	гомогенная	гомогенная
Электронная плотность	высокая	высокая	высокая	высокая	высокая
Форма	сферическая, округлая	сферическая, округлая	сферическая, округлая	сферическая, округлая	сферическая, округлая
Диаметр, (мкм)	0,2–0,8	0,2–0,6	0,2–0,7	0,2–0,7	0,2–0,8

Для измерения яркости света в местах обитания моллюсков во время периодов их двигательной активности использовали Pentax Spotmeter V (Kodak). Для расчетов брали средние значения полученных данных, которые в табл. 1 приведены со стандартным отклонением [Лакин, 1990].

Результаты

На препаратах изолированных глаз *A. rufus*, *M. incarnata*, *C. laminata*, *C. hortensis* и *H. lapicida* экранирующий пигмент сетчаток выглядит черным (Рис. 1). На окрашенных полутонких срезах глаз цвет пигментных гранул различается: у *A. rufus* он темно-коричневый, у *M. incarnata*, *C. laminata*, *C. hortensis* и *H. lapicida* – черный (Рис. 2–3; Табл. 2–3). На ультратонких срезах глаз пигментные гранулы *A. rufus*, *M. incarnata*, *C. laminata*, *C. hortensis* и *H. lapicida* представляют собой органеллы, заполненные гомогенным веществом высокой электронной плотности (Рис. 4; Табл. 2–3). Форма гранул у каждого

Табл. 3. Сходства и различия в морфологических свойствах пигментных гранул сетчаток камерных глаз моллюсков.

Table 3. Similarities and differences in morphological properties of the pigment granules of the retinae of mollusks' camera eyes.

Свойства	Сходства и различия
Цвет	+/-
Структура	+
Электронная плотность	+
Форма	+
Диаметр	+/-

вида моллюсков сферическая и округлая. Размер гранул варьирует в диапазоне от 0,2 до 0,8 мкм. Так, у *A. rufus* диаметр гранул составляет 0,2–0,8 мкм, у *M. incarnata* и *C. laminata* – 0,2–0,6 и 0,2–0,7 мкм, а у *C. hortensis* и *H. lapicida* – 0,2–0,7 и 0,2–0,8 мкм соответственно (Табл. 2–

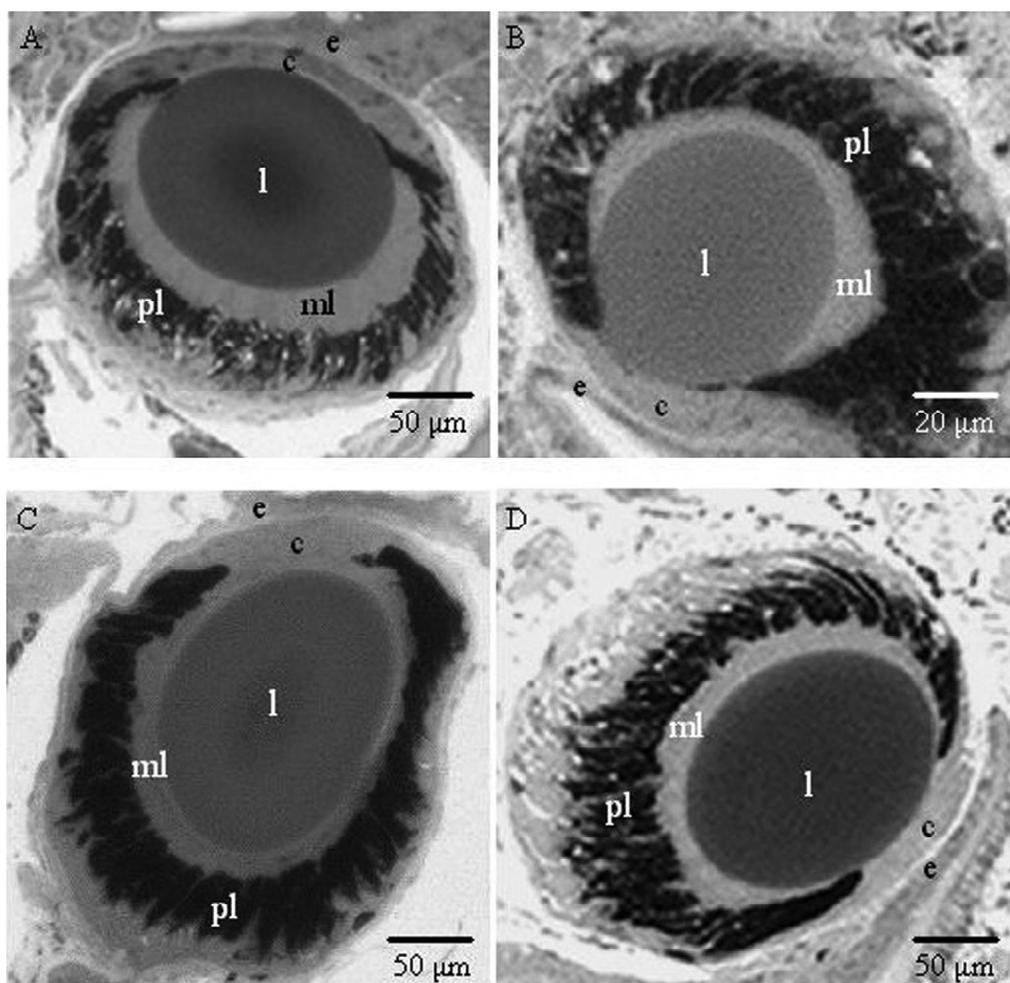


РИС. 3. Продольные полутонкие срезы камерных глаз моллюсков. **А.** *Monachoides incarnata* [Шепелева, 2006а]. **В.** *Cochlodina laminata* [Шепелева, 2006а]. **С.** *Cepaea hortensis* [Шепелева, 2006б]. **Д.** *Helicigona lapicida* [Шепелева, 2006в]. Сокращения: е – эпидермис; с – роговица; l – хрусталик; ml – микровиллярный слой сетчатки; pl – пигментный слой сетчатки.

FIG. 3. Longitudinal semithin sections of mollusks' camera eyes. **A.** *Monachoides incarnata* [Shepeleva, 2006a]. **B.** *Cochlodina laminata* [Shepeleva, 2006a]. **C.** *Cepaea hortensis* [Shepeleva, 2006b]. **D.** *Helicigona lapicida* [Shepeleva, 2006c]. Abbreviation: e – epidermis; c – cornea; l – lens; ml – microvillar layer of the retina; pl – pigmented layer of the retina.

3). Также в сетчатках моллюсков варьирует количество гранул экранирующего пигмента, различия в котором заметны даже на полутонких срезах. Меньшее количество наблюдается у *A. rufus*, большее – у *M. incarnata*, *C. laminata*, *C. hortensis* и *H. lapicida*.

Обсуждение

В камерных глазах брюхоногих моллюсков обычно содержатся темные светоабсорбирующие пигменты – меланины [Бобкова, 1996; Шепелева, 2009, 2011, 2012а, 2014, 2015; Messenger, 1981; Bharti *et al.*, 2006]. Как правило, меланины животного происхождения подразделяются на два типа: зумеланины (черного и коричневого цвета) и феомеланины (красного и желтого цвета) [Островский, Донцов, 1985]. Экранирующий пиг-

мент у *A. rufus*, *M. incarnata*, *C. laminata*, *C. hortensis* и *H. lapicida* можно отнести к типу зумеланинов. *In vitro* масса пигмента имеет черный цвет, так же, как у обитающей на глубине нескольких метров пресноводной переднежаберной улитки *Viviparus viviparus* (Linnaeus, 1758) [Шепелева, 2002, 2005б], ночного морского заднежаберного слизня *Navanax inermis* (Cooper, 1863) [Eskin, Harcomb, 1977] и живущей среди кустарников в парках наземной легочной улитки *Helix lucorum* (Linnaeus, 1758) [Шепелева, 2012б]. На окрашенных полутонких срезах глаз только у *A. rufus* проявляется темно-коричневый цвет пигмента (Табл. 2–3), который наблюдается у мелководной пресноводной переднежаберной улитки *Sadleriana bavarica* (Boeters, 1989) [Koller *et al.*, 2014], прибрежного морского заднежаберного слизня *Gascoignella aprica* (Jensen, 1985) [Kohnert

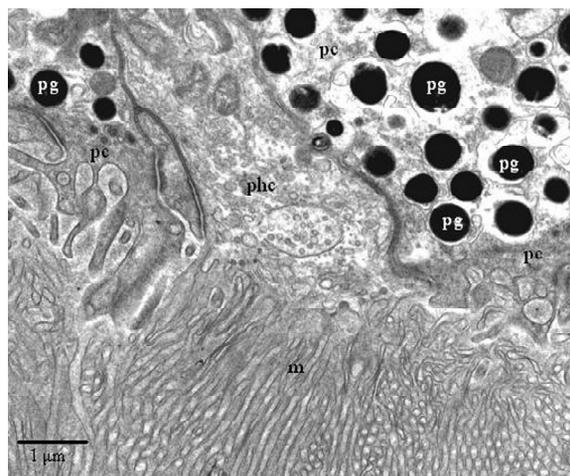


РИС. 4. Пигментные гранулы *Arion rufus* [Шепелева, 2007]. Сокращения: phc=фоторецепторная клетка; m – микровиллы фоторецепторной клетки; pc – пигментная клетка; pg – пигментная гранула.

FIG. 4. Pigment granules of *Arion rufus* [Shepeleva, 2007]. Abbreviation: phc – photoreceptor cell; m – microvilli of photoreceptor cell; pc – pigmented cell; pg – pigment granule.

et al., 2013] и ночного наземного легочного слизня *Agriolimax reticulatus* (Müller, 1774) [Newell, Newell, 1968]. У *M. incarnata*, *C. laminata*, *C. hortensis* и *H. lapicida* сохраняется черный цвет пигмента (Табл. 2–3), так же как у глубоководной морской переднежаберной улитки *Lurifax vitreus* Warén et Bouchet, 2001 (Orbitestellidae) [Hawe, Haszprunar, 2014], живущего на песчаном дне морского заднежаберного слизня *Pseudunela marteli* Neusser, Jörgen et Schrödl, 2011 [Neusser *et al.*, 2011] и обитающей в лесах на невысоких растениях наземной легочной улитки *Succinea putris* (Linnaeus, 1758) [Шепелева, 2015].

Пигментные гранулы *A. rufus*, *M. incarnata*, *C. laminata*, *C. hortensis* и *H. lapicida* имеют одинаковую однородную структуру и высокую электронную плотность, которые присущи пигментным гранулам каждого исследованного вида брюхоногих моллюсков, например, прибрежной морской переднежаберной улитки *Strombus luhuanus* (Linnaeus, 1758) [Gillary, Gillary, 1979], активного на глубине нескольких метров морского заднежаберного слизня *Aplysia punctata* (Cuvier, 1803) [Hughes, 1970] и ночного наземного легочного слизня *Incilaria fruhstorferi* (Collinge, 1901) [Chang *et al.*, 1998].

У *A. rufus*, *M. incarnata*, *C. laminata*, *C. hortensis* и *H. lapicida* прослеживается две формы пигментных гранул – сферическая и округлая, но доминирует сферическая (Табл. 2–3). Такая же форма гранул характерна для всех брюхоногих моллюсков, хотя у некоторых дополнительно присутствуют гранулы неправильной фор-

мы и уплощенные, как, например, у прибрежной морской переднежаберной улитки *Ilyanassa obsoleta* (Say, 1822) [Gibson, 1984], активного на глубине нескольких метров морского заднежаберного слизня *Aplysia californica* (Cooper, 1863) [Herman, Strumwasser, 1984] и ночного наземного легочного слизня *Limax flavus* (Linnaeus, 1758) [Tamamaki, 1989].

Размер пигментных гранул у *A. rufus*, *M. incarnata*, *C. laminata*, *C. hortensis* и *H. lapicida* не различается или варьирует незначительно (Табл. 2–3). Гранулы такого же размера свойственны подавляющему большинству видов брюхоногих моллюсков, среди которых преобладают наземные легочные, тогда как оставшаяся часть видов имеет более крупные гранулы, как, например, прибрежная морская переднежаберная улитка *Littorina littorea* (Linnaeus, 1758) [Seeyer, 1992], обитающий на глубине нескольких метров морской заднежаберный слизень *Onchidoris fusca* (Müller, 1776) [Hughes, 1970] и живущая в лесах наземная легочная улитка *Achatina fulica* (Bowdich, 1822) [Tamamaki, Kawai, 1983].

Среди изученных в этой работе видов моллюсков только у *A. rufus*, предпочитающего места обитания с самым невысоким уровнем освещенности, отмечается наименьшее количество экранирующего пигмента в сетчатке (Табл. 1). В литературе количество экранирующего пигмента в сетчатках брюхоногих моллюсков не анализируется. Но если судить по фотографиям ультратонких срезов глаз, то количество пигмента, сравнимое с таковым у *A. rufus*, можно обнаружить у видов, обитающих при схожих с ним световых условиях, например, у активной на глубине около 20 м морской переднежаберной улитки *Aporrhais pespelecani* (Linnaeus, 1758) [Blumer, 1996], ночного морского заднежаберного слизня *Hermisenda crassicornis* (Eschscholtz, 1831) [Eakin *et al.*, 1967] и живущей под опавшими листьями наземной легочной улитки *Trochulus hispidus* (Linnaeus, 1758) [Шепелева, 2014; Bobkova *et al.*, 2004]. Яркость мест обитания *A. rufus* и *M. incarnata*, *C. laminata*, *C. hortensis*, *H. lapicida* отличается в 2,0, 8,0, 16 и 509 раз, и одинаковые различия в количестве пигментных гранул существуют между *A. rufus* и каждым из четырех видов моллюсков. Яркость мест обитания *M. incarnata*, *C. laminata*, *C. hortensis* и *H. lapicida* отличается в 4,0, 8,0 и 255 раз, но различий в количестве пигментных гранул между моллюсками не наблюдается. Виды брюхоногих моллюсков, которые по количеству экранирующего пигмента похожи на *M. incarnata*, *C. laminata*, *C. hortensis* и *H. lapicida*, выбирают и подобные им световые условия мест обитания, например, прибрежная морская переднежаберная улитка *Littorina irrorata* (Say, 1822) [Hamilton *et al.*,

1983], обитающая в зарослях крапивы на полях наземная легочная улитка *Arianta arbustorum* (Linnaeus, 1758) [Шепелева, 2006б] и встречающаяся на лесных опушках наземная легочная улитка *Helix pomatia* (Linnaeus, 1758) [Schwalbach *et al.*, 1963]. Вероятно, моллюски, предпочитающие затемненные места обитания, склонны иметь меньшее количество экранирующего пигмента в сетчатке по сравнению с моллюсками, которые живут в более освещенных местах обитания.

Как известно, экранирующий пигмент может влиять на рассеяние света в сетчатке, которое снижает разрешающую способность глаз. Брюхоногие моллюски могут иметь один из двух экранирующих механизмов, направленных на повышение разрешающей способности. Первый механизм – светозависимая миграция пигментных гранул из тел фоторецепторных клеток в апикальные отростки, несущие микровиллы [Land, 1981; Warrant, McIntyre, 1993; Bobkova *et al.*, 2004], – уменьшает распространение света между микровиллами соседних клеток. Второй механизм – изоляция микровилл фоторецепторных клеток телами окружающих их пигментных клеток [Blumer, 1996], – предотвращает такое распространение. У исследованных видов моллюсков фоторецепторные клетки не имеют апикальных отростков и изолированы друг от друга пигментными клетками только на уровне своих клеточных тел. Таким образом, у *A. rufus*, *M. incarnata*, *C. laminata*, *C. hortensis* и *H. lapicida* нет ни одного из двух возможных экранирующих механизмов, и рассеяние света в сетчатке снижает разрешающую способность их глаз.

Заключение

Результаты исследования показывают, что у наземных брюхоногих легочных моллюсков *A. rufus*, *M. incarnata*, *C. laminata*, *C. hortensis* и *H. lapicida*, которые имеют разные световые предпочтения, пигментные гранулы сетчаток камерных глаз могут различаться по двум из пяти рассмотренных морфологических свойств: цвету и размеру. Ни одного явного различия между пигментными гранулами моллюсков не обнаружено, тогда как явных сходств присутствует три – по структуре, электронной плотности и форме. Все изученные морфологические свойства пигментных гранул *A. rufus*, *M. incarnata*, *C. laminata*, *C. hortensis* и *H. lapicida* являются типичными для брюхоногих моллюсков. Световые условия мест обитания моллюсков, по всей видимости, могут влиять на количество экранирующего пигмента в сетчатках. В силу особенностей строения последних у *A. rufus*, *M. incarnata*, *C. laminata*, *C. hortensis* и *H. lapicida* экраниру-

ющий пигмент не оказывает влияния на разрешающую способность глаз.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке грантов от немецкого фонда «Marga und Kurt Moellgaard-Stiftung» (Т 130/2370/2512/12659/03) и Университета г. Лунда. Автор благодарит проф. д-ра В.Б. Майер-Рохова и канд. биол. наук М.В. Бобкову за организацию и помощь в проведении исследований в Международном Университете Бремена, проф. Э.Дж. Ворранта за предоставленную возможность проведения исследований на кафедре биологии клетки и организма Университета г. Лунда, М. Соренссона за указание мест обитания моллюсков и доставку *H. lapicida* с о. Эланд, а также заведующую лабораторией электронной микроскопии Р. Валлен за помощь в изготовлении ультратонких срезов глаз *H. lapicida*.

Литература

- Бобкова М.В. 1996. Структурно-функциональная организация периферического отдела зрительной системы прудовика обыкновенного *Lymnaea stagnalis* (L.). Автореферат диссертации канд. биол. наук. СПб.: КОПИ-С, 27 с.
- Лакин Г.Ф. 1990. *Биометрия*. М.: Высшая школа, 351 с.
- Лёвушкин С.И., Матёкин П.В. 1965. *Biospeologica sovetica XXV. Troglolestes sokolovi* gen. n. sp. n. – первый троглобионтный слизень. *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отделение биологии*, 70(3): 35–46.
- Островский М.А., Донцов А.Е. 1985. Физиологические функции меланина в организме. *Физиология человека*, 11(4): 670–678.
- Шепелева И.П. 2002. Сравнительное изучение анатомии и оптических свойств органов зрения некоторых брюхоногих моллюсков. Тезисы докладов V-й Всероссийской медико-биологической конференции молодых исследователей «Человек и его здоровье». Санкт-Петербург: 270.
- Шепелева И.П. 2005а. Морфология и оптическая физиология глаза наземного слизня *Arion rufus* (L.) (Mollusca: Gastropoda). *Сенсорные системы*, 19(2): 166–171.
- Шепелева И.П. 2005б. Сравнительное исследование морфологии и оптических свойств хрусталиков глаз некоторых брюхоногих моллюсков. *Сенсорные системы*, 19(2): 172–176.
- Шепелева И.П. 2006а. Сравнительное изучение морфологии и оптики глаз наземных брюхоногих моллюсков *Cochlodina laminata* и *Perforatella incarnata* (Pulmonata: Stylommatophora) с различными световыми предпочтениями. *Сенсорные системы*, 20(1): 40–51.
- Шепелева И.П. 2006б. Сравнительное изучение морфологии и оптики глаз наземных брюхоногих моллюсков *Arianta arbustorum* и *Sepaea hortensis* (Pulmonata: Stylommatophora) со сходны-

- ми световыми предпочтениями. *Сенсорные системы*, 20(1): 59–67.
- Шепелева И.П. 2006в. Глаз наземного брюхоногого моллюска *Helicigona lapicida* (Pulmonata: Stylommatophora). *Сенсорные системы*, 20(1): 52–58.
- Шепелева И.П. 2007. *Сравнительная морфология и оптические свойства глаз брюхоногих моллюсков Stylommatophora (Gastropoda: Pulmonata)*. Автореферат диссертации канд. биол. наук. М.: МГУ, 28 с.
- Шепелева И.П. 2008. Структура и оптические свойства глаза наземного брюхоногого моллюска *Trichia hispida* (Linn, 1758) (Pulmonata: Stylommatophora) из Южной Швеции. *Зоология беспозвоночных*, 5(20): 173–180.
- Шепелева И.П. 2009. Что видят брюхоногие моллюски? *Природа*, (8): 48–53.
- Шепелева И.П. 2010. Разнообразие и особенности фоторецепторов в сетчатке камерного глаза брюхоногого моллюска *Helicigona lapicida* (Linnaeus, 1758) (Pulmonata, Stylommatophora). *Вестник Мордовского университета. Серия Биологические науки*, (1): 69–76.
- Шепелева И.П. 2011. Камерные глаза брюхоногих моллюсков. *Вестник Мордовского университета. Серия Биологические науки*, (4): 230–239.
- Шепелева И.П. 2012а. Экранирующий пигмент камерных глаз некоторых видов наземных брюхоногих моллюсков. Тезисы докладов III-й конференции молодых ученых Института цитологии РАН. *Цитология*, 54(4): 364–365.
- Шепелева И.П. 2012б. Глаз брюхоногого легочного моллюска *Helix lucorum* L. (Stylommatophora, Helicidae) *in vitro*. Материалы V-й Всероссийской с международным участием медико-биологической конференции молодых ученых «Симбиоз-Россия 2012». Тверь: 407–409.
- Шепелева И.П. 2014. Сравнительный анализ камерных глаз брюхоногих легочных моллюсков *Trochulus hispidus* (Linnaeus, 1758) из Южной Швеции и Калининградской области (Stylommatophora, Hygromiidae). *Ruthenica, Russian Malacological Journal*, 24(2): 123–127.
- Шепелева И.П. 2015. Строение и оптические свойства камерного глаза брюхоногого легочного моллюска *Succinea putris* (Linnaeus, 1758) (Stylommatophora, Succineidae). *Ruthenica, Russian Malacological Journal*, 25(1): 11–14.
- Audesirk T., Audesirk G. 1985. Behaviour of gastropod molluscs. In: Willows A.O.D. (Ed.). *The Mollusca*. New York, Academic Press, 8: 1–94.
- Bharti K., Nguyen M-T.T., Skuntz S., Bertuzzi S., Arnharter H. 2006. The other pigment cell: specification and development of the pigmented epithelium of the vertebrate eye. *Pigment Cell Research*, 19: 380–394.
- Blumer M.J.F. 1996. Alterations of the eyes during ontogenesis in *Aporrhais pespelecani* (Mollusca, Caenogastropoda). *Zoomorphology*, 116: 123–131.
- Bobkova M.B., Gal J., Zhukov V.V., Shepeleva I.P., Meyer-Rochow V.B. 2004. Variations in the retinal design of pulmonate snails (Mollusca, Gastropoda): squaring phylogenetic background and ecophysiological needs (I). *Invertebrate Biology*, 123(2): 101–115.
- Chang N.S., Han J.M., Lee K.J. 1998. Ultrastructure of the eye in the snail, *Incilaria fruhstorferi*. *Korean Journal of Electron Microscopy*, 28(3): 363–377.
- Chase R. 2001. Sensory organs and nervous system. In: Barker G.M. (Ed.). *The biology of terrestrial molluscs*. Oxon, Britain, Cabi Publishing, Wallingford: 179–211.
- Cook A. 2001. Behavioural ecology: On doing the right thing, in the right place at the right time. In: Barker G.M. (Ed.). *The biology of terrestrial molluscs*. Oxon, Britain, Cabi Publishing, Wallingford: 447–487.
- Eakin R.M., Brandenburger J.L. 1975. Retinal differences between light-tolerant and light-avoiding slugs (Mollusca: Pulmonata). *Journal of Ultrastructural Research*, 53: 382–394.
- Eakin R.M., Brandenburger J.L., Barker J.M. 1980. Fine structure of the eye of the New Zealand slug *Athoracophorus bitentaculatus*. *Zoomorphology*, 94: 225–239.
- Eakin R.M., Westfall G.A., Dennis M.J. 1967. Fine structure of the eye of a nudibranch mollusc *Hermisenda crassicornis*. *Journal of Cell Science*, 2: 349–358.
- Eskin A., Harcombe E. 1977. Eye of *Navanax*: optic activity, circadian rhythm and morphology. *Comparative Biochemical Physiology*, 57A: 443–449.
- Gal J., Bobkova M.V., Zhukov V.V., Shepeleva I.P., Meyer-Rochow V.B. 2004. Fixed focal-length optics in pulmonate snails (Mollusca, Gastropoda): squaring phylogenetic background and ecophysiological needs. *Invertebrate Biology*, 123(2): 116–127.
- Gibson B. 1984. Cellular and ultrastructural features of the regenerating adult eye in the marine gastropod *Ilyanassa obsoleta*. *Journal of Morphology*, 180: 205–220.
- Gillary H.L., Gillary E.W. 1979. Ultrastructural features of the retina and optic nerve of *Strombus luhuanus*, a marine gastropod. *Journal of Morphology*, 159(1): 89–116.
- Hamilton P.V. 1991. Variation in sense organ design and associated sensory capabilities among closely related mollusks. *American Malacological Bulletin*, 9(1): 89–98.
- Hamilton P.V., Ardizzoni S.C., Penn J.S. 1983. Eye structure and optics in the intertidal snail, *Littorina irrorata*. *Journal of Comparative Physiology*, 152: 435–445.
- Hawe A., Haszprunar G. 2014. 3D-microanatomy and histology of the hydrothermal vent gastropod *Lurifax vitreus* Warén & Bouchet, 2001 (Heterobranchia: Orbitestellidae) and comparisons with Ectobranchia. *Organisms Diversity and Evolution*, 14: 43–55.
- Herman K.G., Strumwasser F. 1984. Regional specializations in the eye of *Aplysia*, a neuronal circadian oscillator. *Journal of Comparative Neurology*, 230: 593–613.
- Hughes H.P.I. 1970. A light and electron microscopy study of some opisthobranch eyes. *Zeitschrift Fur Zellforschung Und Mikroskopische Anatomie*, 106: P. 79–98.
- Kohnert P., Brenzinger B., Jensen K.R., Schrödl M. 2013. 3D-microanatomy of the semiterrestrial slug *Gascoignella aprica* Jensen, 1985 – a basal plakobranchacean sacoglossan (Gastropoda, Panpulmonata). *Organisms Diversity and Evolution*, 13: 583–603.

- Koller K., Brenzinger B., Schrödl M. 2014. A caenogastropod in 3D: microanatomy of the Munich endemic springsnail *Sadleriana bavarica* Boeters, 1989. *SPIXIANA*, 37(1): 1–19.
- Land M.F. 1981. Optics and vision in invertebrate. In: Autrum H. (Ed.). *Sensory physiology*, Berlin, Heidelberg, New-York, Springer-Verlag, 7/6B: 471–592.
- Messenger J.B. 1981. Comparative physiology of vision in molluscs. In: Autrum H. (Ed.). *Sensory physiology*, Berlin, Heidelberg, New-York, Springer-Verlag, 7/6C: 93–200.
- Neusser T.P., Jörgen K.M., Schrödl M. 2011. Cryptic species in tropic sands – interactive 3D anatomy, molecular phylogeny and evolution of meiofaunal Pseudunelidae (Gastropoda, Acochlidia). *PLoS ONE*, 6(8): 1–19.
- Newell P.F., Newell G.E. 1968. The eye of the slug, *Agriolimax reticulatus* (Müll). *Symposium of Zoological Society of London*, 23: 97–111.
- Schwalbach G., Lickfeld G.K., Hahn M. 1963. Der mikromorphologische Aufbau des Linsesnauges der Weinbergschnecke (*Helix pomatia* L.). *Protoplasma*, 56: 242–273.
- Selden P.A. 2016. Land animals, Origins of. *Encyclopedia of evolutionary Biology*, 2: 288–295.
- Seyer J.-O. 1992. Resolution and sensitivity in the eye of the winkle *Littorina littorea*. *Journal of Experimental Biology*, 170: 57–69.
- Tamamaki N., Kawai K. 1983. Ultrastructure of the accessory eye of the giant snail, *Achatina fulica* (Gastropoda, Pulmonata). *Zoomorphology*, 102: 205–213.
- Tamamaki N. 1989. The accessory photosensory organ of the terrestrial slug, *Limax flavus* L. (Gastropoda, Pulmonata): morphological and electrophysiological study. *Zoological Science*, 6: 877–883.
- Warrant E.J., McIntyre P.D. 1992. The trade-off between resolution and sensitivity in compound eyes. In: Pinter R.B., Nabet B. (Ed.). *Nonlinear vision*, Boca Raton, CRC Press Inc, 391–421.
- Warrant E.J., McIntyre P.D. 1993. Arthropod eye design and the physical limits to spatial resolving power. *Journal of Neurobiology*, 40: 413–461.

РЕЗЮМЕ. Изучены морфологические свойства гранул экранирующего пигмента сетчаток камерных глаз брюхоногих моллюсков с разными световыми предпочтениями. Показано, что пигментные гранулы моллюсков могут различаться по цвету и размеру, но не различаются по структуре, электронной плотности и форме. Световые условия мест обитания моллюсков, по всей видимости, могут влиять на количество экранирующего пигмента, который, в свою очередь, не оказывает влияния на разрешающую способность глаз.

