

Морфологические и оптические свойства и эволюционные изменения хрусталиков глаз наземных брюхоногих моллюсков (Pulmonata, Stylommatophora)

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

Morphological and optical properties and evolutionary changes of the eye lenses of terrestrial gastropod molluscs (Pulmonata, Stylommatophora)

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 and optical properties were studied and also evolutionary changes of the eye lenses of some species of terrestrial gastropod pulmonate molluscs were traced. It was demonstrated that all examined properties of the lenses are typical for terrestrial pulmonates. In the course of evolution due to habitat shift by mollusks the lenses were changed only slightly.

Введение

У человека, а также у всех наземных позвоночных и многих наземных беспозвоночных животных с камерными глазами основным преломляющим компонентом оптической системы является роговица [Land, Nilsson, 2002]. Исключение составляют некоторые виды брюхоногих легочных моллюсков, у которых наряду с водными моллюсками доминантную преломляющую функцию выполняет хрусталик. Возможно, наземные легочные моллюски унаследовали это свойство хрусталика от своих предков – морских переднежаберных моллюсков [Шепелева, 2002, 2005а, б, 2006а, б, в, 2007, 2008, 2009, 2011а, 2014, 2015; Gál *et al.*, 2004]. Однако другие свойства хрусталика в результате адаптации моллюсков к жизни на суше могли измениться, так же как изменились свойства роговицы и сетчатки [Шепелева, 2009, 2011а, б].

Цель настоящей работы – изучить хрусталики глаз наземных брюхоногих легочных моллюсков. Экспериментальные задачи – изучить морфологические и оптические свойства хрусталиков; оценить эволюционные изменения хрусталиков.

Материалы и методы

Материалом для исследования служили взрослые особи восьми видов наземных брюхоногих легочных моллюсков: *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.; *Cochlodina laminata* (Montagu, 1803) (Clausiliidae) и *Monachoides incarnata* (Müller, 1774) (Hygromiidae), собранные в Вомбе в июне–августе 2004 г.; *Arianta arbustorum* (Linnaeus, 1758) (Helicidae) и *Cepaea hortensis* (Müller, 1774) (Helicidae), которых собирали в пригороде г. Лунда – Риннебаксдалене в июне–августе 2004 г.; *Helicigona lapicida* (Linnaeus, 1758) (Helicidae), привезенные с о. Эланд (Швеция) в июне 2004 г.; *Trochulus hispidus* (Linnaeus, 1758) (Hygromiidae) и *Succinea putris* (Linnaeus, 1758) (Succineidae), собранные в Вомбе в июне–июле 2004 г. Моллюсков содержали в террариумах с почвой при комнатной температуре и естественном световом режиме, кормили листьями одуванчиков. Количество хрусталиков, исследованных у каждого вида моллюсков, приведено в табл. 1.

Оптические исследования

Препараты изолированных хрусталиков готовили с использованием физиологического раствора под бинокулярным микроскопом Carl Zeiss. Изолированные хрусталики и создаваемые ими

Табл. 1. Размер хрусталиков глаз наземных брюхоногих легочных моллюсков.

Table 1. Size of the lenses of terrestrial gastropod pulmonate mollusks.

Вид моллюска, ссылка	Размер хрусталика, мкм
<i>Arion rufus</i> [Шепелева, 2005а]	308±5,3×270±8,4 (n=9)
<i>Cochlodina laminata</i> [Шепелева, 2006а]	80±3,2×76±3,7 (n=10)
<i>Monachoides incarnata</i> [Шепелева, 2006а]	159±3,9×118±6,0 (n=10)
<i>Helicigona laticida</i> [Шепелева, 2006б]	143±7,0×99±4,0 (n=10)
<i>Arianta arbustorum</i> [Шепелева, 2006в]	179±9,0×137±7,0 (n=10)
<i>Cerpea hortensis</i> [Шепелева, 2006в]	177±9,0×129±5,0 (n=10)
<i>Trochulus hispidus</i> [Шепелева, 2008]	96±3,0×63±5,0 (n=12)
<i>Succinea putris</i> [Шепелева, 2015]	88±5,0×64±4,0 (n=18)

изображения тестового объекта (медной сетки для электронного микроскопа) 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 *s*-коллиндиновом или какодилатном буфере (pH=8,0) в течение 2 ч при 4°C и в 1%-ном растворе тетраоксида осмия на тех же буферах в течение 1 ч при 4°C. Затем материал обезвоживали и заливали смолкой. 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 хрусталиков с использованием компьютерной программы CorelDRAW. Средние значения полученных дан-

ных со стандартным отклонением [Лакин, 1990] приведены в табл. 1.

Результаты

A. rufus, *C. laminata*, *M. incarnata*, *A. arbustorum*, *C. hortensis*, *H. laticida*, *T. hispidus* и *S. putris* имеют хрусталики эллипсоидной формы разной степени выраженности: *A. rufus*, *M. incarnata*, *A. arbustorum*, *C. hortensis* и *H. laticida* – большей, *T. hispidus* и *S. putris* – меньшей и *C. laminata* – близкой к сферической (Табл. 1; Рис. 1). Преломляющие поверхности хрусталиков у всех видов моллюсков полусферические. Длинная ось хрусталиков ориентирована по-разному относительно оптической оси глаз: у *A. rufus*, *C. laminata*, *A. arbustorum* и *C. hortensis* – параллельно, у *M. incarnata*, *H. laticida*, *T. hispidus* и *S. putris* – перпендикулярно. Хрусталики занимают всю глазную полость и практически соприкасаются с роговицей и сетчаткой, будучи отделенными от них тонким слоем стекловидного тела.

У всех видов моллюсков хрусталики представляют собой прозрачные не пигментированные линзы относительно мягкой консистенции и неклеточного строения. Хрусталик *A. rufus* отличается от хрусталиков *C. laminata*, *M. incarnata*, *A. arbustorum*, *C. hortensis*, *H. laticida*, *T. hispidus* и *S. putris*. После выделения из глаза хрусталик выглядит прозрачным, но в течение минуты мутнеет в направлении от периферии к центру как в специально приготовленных физиологических растворах с разной pH [Проссер, 1971; Takeuchi *et al.*, 1996], так и в 0,6%-ном растворе хлористого натрия [Newell, Newell, 1968]. В воздушной среде хрусталик обретает первоначальную прозрачность за такое же время в обратном направлении.

Структура хрусталиков *A. rufus*, *C. laminata*, *M. incarnata*, *A. arbustorum*, *C. hortensis*, *H. laticida*, *T. hispidus* и *S. putris* различается. У *A. rufus* прозрачный хрусталик выглядит гомогенным, тогда как в матовом хрусталике видны три зоны. Хрусталики *C. laminata*, *H. laticida*, *T. hispidus* и *S. putris* имеют центральную и периферическую зоны, а хрусталики *M. incarnata*, *A. arbustorum* и *C. hortensis* – центральную, промежуточную и периферическую. У *C. laminata*, *M. incarnata*, *H. laticida*, *A. arbustorum*, *C. hortensis* и *T. hispidus* в центральной зоне хрусталиков наблюдаются немногочисленные рассеянные везикулы или множество плотно расположенных везикул эллипсоидной формы. Содержимое везикул гомогенно. Их размер варьирует от менее 1 мкм до 2,5×5 мкм у *T. hispidus*, 5×7 мкм у *C. laminata* и *H. laticida*, 6×8 мкм у *A. arbustorum* и *C. hortensis* и 8×9 мкм у *M. incarnata*. У *C. laminata* и *H. laticida* на фоне основного веще-

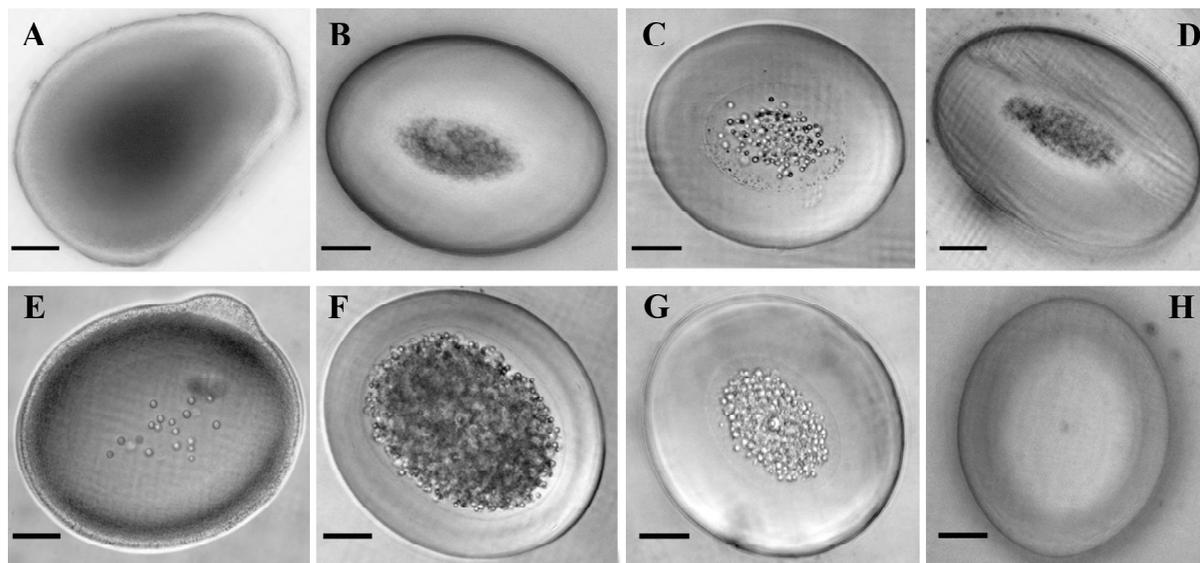


РИС. 1. Фотографии изолированных хрусталиков глаз наземных брюхоногих легочных моллюсков. **A.** *Arion rufus* [по: Шепелева, 2007]. **B.** *Cochlodina laminata* [по: Шепелева, 2006а]. **C.** *Monachoides incarnata* [по: Шепелева, 2006а]. **D.** *Helicigona lapicida* [по: Шепелева, 2006б]. **E.** *Arianta arbustorum* [по: Шепелева, 2006в]. **F.** *Cepaea hortensis* [по: Шепелева, 2006в]. **G.** *Trochulus hispidus* [по: Шепелева, 2008]. **H.** *Succinea putris* [по: Шепелева, 2015]. Масштаб=50 мкм (А), 20 мкм (В, G, H), 30 мкм (С, D, E, F).

FIG. 1. Digital images of the isolated eye lenses of terrestrial gastropod pulmonate mollusks. **A.** *Arion rufus* [after: Shepeleva, 2007]. **B.** *Cochlodina laminata* [after: Shepeleva, 2006a]. **C.** *Monachoides incarnata* [after: Shepeleva, 2006a]. **D.** *Helicigona lapicida* [after: Shepeleva, 2006b]. **E.** *Arianta arbustorum* [after: Shepeleva, 2006в]. **F.** *Cepaea hortensis* [after: Shepeleva, 2006в]. **G.** *Trochulus hispidus* [after: Shepeleva, 2008]. **H.** *Succinea putris* [after: Shepeleva, 2015]. Scale bars=50 μm (A), 20 μm (B, G, H), 30 μm (C, D, E, F).

ства хрусталиков везикулы выглядят темными. У *M. incarnata*, *A. arbustorum*, *C. hortensis* и *T. hispidus* в одном хрусталике темные везикулы присутствуют наряду со светлыми. Промежуточная и/или периферическая зоны хрусталиков *C. laminata*, *M. incarnata*, *H. lapicida*, *A. arbustorum* и *C. hortensis* однородны, тогда как периферическая зона хрусталика *T. hispidus* имеет слоистость. Хрусталик *S. putris* не содержит включений.

Изолированные хрусталики *A. rufus*, *C. laminata*, *M. incarnata*, *A. arbustorum*, *C. hortensis*, *H. lapicida*, *T. hispidus* и *S. putris* формируют изображения тестового объекта разной четкости: *M. incarnata* и *T. hispidus* – меньшей, *A. rufus* (пока прозрачные), *C. laminata*, *H. lapicida*, *A. arbustorum*, *C. hortensis* и *S. putris* – большей.

Обсуждение

A. rufus, *C. laminata*, *M. incarnata*, *A. arbustorum*, *C. hortensis*, *H. lapicida*, *T. hispidus* и *S. putris* имеют хрусталики более или менее эллипсоидной формы с полусферической формой преломляющих поверхностей. Такая же форма хрусталиков свойственна всем исследованным видам наземных легочных моллюсков, и встре-

чается у некоторых видов морских переднежаберных моллюсков, например, *Phrontix vibex* (Say, 1822) (как *Nassarius*) и *Melongena corona* (Gmelin, 1791) [Hamilton, 1991], в то время как большинство видов моллюсков этой группы имеет хрусталики сферической формы. Аналогичная форма преломляющих поверхностей хрусталиков присуща всем наземным легочным и многим морским переднежаберным моллюскам, тогда как у отдельных видов – *Turbo creniferus* (Gmelin, 1791), *Nerita polita* (Linnaeus, 1758) [Hilger, 1885], *T. castanea* (Gmelin, 1791) и *Neritina reclivata* (Say, 1822) [Hamilton, 1991] – передняя поверхность хрусталиков является асферической.

Хрусталики *A. rufus*, *C. laminata*, *M. incarnata*, *A. arbustorum*, *C. hortensis*, *H. lapicida*, *T. hispidus* и *S. putris* могут различаться по расположению относительно оптической оси и сопоставимы по размеру относительно глаза. По этим свойствам они похожи полностью на хрусталики всех наземных легочных моллюсков и частично на хрусталики морских переднежаберных моллюсков, например, *Tritia obsoleta* (Say, 1822) (как *Ilyanassa*) [Gibson, 1984], у которой хрусталик располагается вдоль оптической оси. Ни у одного вида морских переднежаберных моллюсков не обнаружено эллипсоидных хрусталиков,

Табл. 2. Морфологические и оптические свойства хрусталиков глаз морских переднежаберных и наземных легочных брюхоногих моллюсков.

Table 2. Morphological and optical properties of the eye lenses of marine prosobranch and terrestrial pulmonate gastropod mollusks.

Свойства хрусталиков	Морские переднежаберные моллюски	Наземные легочные моллюски
Форма линзы	сферическая или эллипсоидная	эллипсоидная
Форма преломляющих поверхностей линзы	полусферическая или асферическая	полусферическая
Расположение в глазной полости относительно оптической оси	центрированное или вдоль	вдоль или перпендикулярно
Размер по отношению к глазу	небольшой	большой
Прозрачность	прозрачные	прозрачные
Пигментация	непигментированные или пигментированные	непигментированные
Консистенция	твердая	сравнительно мягкая
Строение	неклеточное	неклеточное
Структура	зональная без везикул	зональная с везикулами или без везикул
Градиент показателя преломления	присутствует	присутствует или отсутствует

лежащих перпендикулярно оптической оси, и все виды отличаются небольшим размером хрусталика по отношению к глазу, благодаря которому между хрусталиком и сетчаткой образуется пространство, заполненное стекловидным телом.

Прозрачные и непигментированные хрусталики, обнаруженные у *A. rufus*, *C. laminata*, *M. incarnata*, *A. arbustorum*, *C. hortensis*, *H. lapicida*, *T. hispidus* и *S. putris*, характерны как для всех наземных легочных моллюсков, так и для всех морских переднежаберных моллюсков, кроме *Littorina irrorata* (Say, 1822), у которой описаны хрусталики желтоватого цвета [Hamilton *et al.*, 1983]. Что касается хрусталика *A. rufus*, то подобное изменение прозрачности этой линзы *in vitro* в литературе не упоминается ни у одного вида брюхоногих моллюсков.

A. rufus, *C. laminata*, *M. incarnata*, *A. arbustorum*, *C. hortensis*, *H. lapicida*, *T. hispidus* и *S. putris* имеют хрусталики одинаковой сравнительно мягкой консистенции. Они отличаются большей твердостью от хрусталиков некоторых видов наземных легочных моллюсков, таких как, *Helix pomatia* (Linnaeus, 1758) [Meisenheimer, 1912] и *H. lucorum* (Linnaeus, 1758) [Шепелева, 2012], и большей мягкостью от хрусталиков всех видов морских переднежаберных моллюсков.

По своему строению хрусталики *A. rufus*, *C. laminata*, *M. incarnata*, *A. arbustorum*, *C. hortensis*, *H. lapicida*, *T. hispidus* и *S. putris* неклеточные, так же как хрусталики всех брюхоногих моллюсков.

Эти линзы формируются капельками материала, который секретруется клетками роговицы и пигментными клетками сетчатки и транспортируется при помощи отростков этих клеток к поверхности растущего хрусталика [Blumer, 1996, 1998, 1999; Eakin, Brandenburger, 1967; Eakin, Westfall, 1964; Gibson, 1984; Kataoka, 1977]. Вероятно, везикулы, наблюдаемые в хрусталиках *A. rufus*, *C. laminata*, *M. incarnata*, *A. arbustorum*, *C. hortensis*, *H. lapicida* и *T. hispidus*, а также зональная структура связаны с процессом их формирования. Подобная структура хрусталиков в литературе описана у трех видов наземных легочных моллюсков: *Cepaea nemoralis* (Linnaeus, 1758), хрусталик которой разделен на три зоны, – однородные центральную и периферическую и промежуточную с везикулами; *Trochulus hispidus* (Linnaeus, 1758) (из Калининградской области), в хрусталике которой различимы две зоны, – центральная с везикулами и однородная периферическая [Шепелева, 2002, 2005], и *H. lucorum*, хрусталик которой также имеет две зоны, – центральную с везикулами и периферическую слоистую [Шепелева, 2012]. Хрусталики всех видов морских переднежаберных моллюсков демонстрируют выраженный центр и периферическую зону, которая может быть однородной, как у *L. irrorata* [Hamilton *et al.*, 1983], или слоистой, как у *Lobatus raninus* (Linnaeus, 1758) (как *Strombus*) [Seyer, 1994].

Качество изображений, формируемых изоли-

Табл. 3. Сходства и различия в морфологических и оптических свойствах хрусталиков глаз морских переднежаберных и наземных легочных брюхоногих моллюсков.

Table 3. Similarities and differences in morphological and optical properties of the eye lenses of marine prosobranch and terrestrial pulmonate gastropod mollusks.

Свойства хрусталиков	Сходства и различия
Форма линзы	+/-
Форма преломляющих поверхностей линзы	+/-
Расположение в глазной полости относительно оптической оси	+/-
Размер по отношению к глазу	-
Прозрачность	+
Пигментация	+/-
Консистенция	-
Строение	+
Структура	+/-
Градиент показателя преломления	+/-

рованными хрусталиками *M. incarnata* и *T. hispidus*, уступает качеству изображений, наблюдаемых через хрусталики *A. rufus* (пока прозрачные), *C. laminata*, *H. lapicida*, *A. arbustorum*, *C. hortensis* и *S. putris*. Этот факт свидетельствует о присутствии сферической аберрации и гомогенности хрусталиков *M. incarnata* и *T. hispidus*, а также указывает на коррекцию сферической аберрации и негомогенность хрусталиков *A. rufus*, *C. laminata*, *H. lapicida*, *A. arbustorum*, *C. hortensis* и *S. putris*. Сферическая аберрация проявляется в разном положении фокуса для периферических и паракиальных лучей, в результате чего изображение размывается и теряет контраст. Градиент показателя преломления, убывающий от центра к периферии хрусталика, корректирует этот вид геометрической аберрации [Land, Nilsson, 2002]. Такой градиент по всем показателям присутствует в хрусталиках наземных легочных моллюсков *C. nemoralis* и *T. hispidus* (из Калининградской области) [Шепелева, 2002, 2005б; Gál *et al.*, 2004], а также всех морских переднежаберных моллюсков.

Заключение

Результаты исследования показывают, что хрусталики наземных брюхоногих легочных моллюсков *A. rufus*, *C. laminata*, *M. incarnata*, *H. lapicida*, *A. arbustorum*, *C. hortensis*, *T. hispidus* и *S. putris* могут отличаться друг от друга расположением в глазной полости относительно опти-

ческой оси, структурой и градиентом показателя преломления, а от хрусталиков других наземных легочных моллюсков – консистенцией. Они также отличаются размером по отношению к глазу и консистенцией и могут отличаться своей формой, формой преломляющих поверхностей, расположением в глазной полости относительно оптической оси, пигментацией, структурой и градиентом показателя преломления от хрусталиков морских переднежаберных моллюсков (Табл. 2–3). Последние имеют хрусталики небольшого размера твердой консистенции и, как правило, сферической формы с градиентом показателя преломления. У морских переднежаберных моллюсков хрусталик – фактически единственный преломляющий компонент оптической системы глаза, поэтому у него сформировались свойства, которые дают кратчайшее фокусное расстояние и позволяют фокусу попасть на сетчатку. У наземных легочных моллюсков роговица вносит существенный вклад в создание изображения на сетчатке [Шепелева, 2005а, 2006а, б, в, 2007, 2008, 2009, 2011а, 2015], поэтому у них нет необходимости в сохранении таких же свойств хрусталика. Тем не менее, близкая к сфере форма, а также, по-видимому, градиент показателя преломления вещества хрусталиков присутствуют у некоторых из исследованных в этой работе видов моллюсков. Таким образом, очевидно, что в ходе эволюции в результате перехода моллюсков из водной в наземную среду обитания их хрусталики изменились незначительно.

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

- Лакин Г.Ф. 1990. *Биометрия*. М.: Высшая школа, 351 стр.
- Проссер Л. 1971. *Сравнительная физиология животных*. Т. 1. М.: Мир, 606 стр.
- 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. Глаз наземного брюхоногого моллюска *Helicigona lapicida* (Pulmonata: Stylommatophora). *Сенсорные системы*, 20(1): 52–58.
- Шепелева И.П. 2006в. Сравнительное изучение морфологии и оптики глаз наземных брюхоногих моллюсков *Arianta arbustorum* и *Cepaea hortensis* (Pulmonata: Stylommatophora) со сходными световыми предпочтениями. *Сенсорные системы*, 20(1): 59–67.
- Шепелева И.П. 2007. *Сравнительная морфология и оптические свойства глаз брюхоногих моллюсков Stylommatophora (Gastropoda: Pulmonata)*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 28 стр.
- 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. 2011а. Камерные глаза брюхоногих моллюсков. *Вестник Мордовского университета. Серия Биологические науки*, (4): 230–239.
- Шепелева И.П. 2011б. Микровиллярный фоторецепторный аппарат камерных глаз брюхоногих моллюсков из разных филогенетических групп. *Тезисы докладов и лекций XIV-го Международного совещания и VII-й школы по эволюционной физиологии*. Санкт-Петербург: 209–210.
- Шепелева И.П. 2012. 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.
- Blumer M.J.F. 1996. Alterations of the eyes during ontogenesis in *Aporrhais pespelecani* (Mollusca, Caenogastropoda). *Zoomorphology*, 116: 123–131.
- Blumer M.J.F. 1998. Alternations of the eyes of *Carinaria lamarcki* (Gastropoda, Heteropoda) during the long pelagic cycle. *Zoomorphology*, 118: 183–194.
- Blumer M.J.F. 1999. Development of a unique eye: photoreceptors of the pelagic predator *Atlanta peroni* (Gastropoda, Heteropoda). *Zoomorphology*, 119: 81–91.
- Eakin R.M., Brandenburger J.L. 1967. Differentiation in the eye of a pulmonate snail *Helix aspersa*. *Journal of Ultrastructural Research*, 18: 391–421.
- Eakin R.M., Westfall J.A. 1964. Further observations on the fine structure of some invertebrate eyes. *Zeitschrift für Zellforschung und Mikroskopische Anatomie*, 62: 310–332.
- Gál 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.
- 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.
- Hilger C. 1885. Beiträge zur Kenntnis des Gastropodenauges. *Morphologisches Jahrbuch*, 10: 351–371.
- Kataoka S. 1977. Ultrastructure of the cornea and accessory retina in a slug, *Limax flavus* L. *Journal of Ultrastructural Research*, 60: 296–305.
- Land M. F., Nilsson D.-E. 2002. *Animal eyes*. Oxford University Press, Oxford: 47–54.
- Meisenheimer J. 1912. *Die Weinbergschnecke Helix pomatia L.* Verlag von Werner Klinkhardt, Leipzig, 140 pp.
- Newell P.F., Newell G.E. 1968. The eye of the slug, *Agriolimax reticulatus* (Müll). *Symposium of Zoological Society of London*, 23: 97–111.
- Seyer J.-O. 1994. Structure and optics in the eye of the hawk-wing conch *Strombus raninus* (L.). *Journal of Experimental Biology*, 286: 200–207.
- Takeuchi H., Araki Y., Emaduddin M., Zhang W., Han X.Y., Salunga T.L., Wong S.M. 1996. Identifiable *Achatina* giant neurons: their localization in ganglia, axonal pathways and pharmacological features. *General Pharmacology*, 27: 3–23.

РЕЗЮМЕ. Изучены морфологические и оптические свойства, а также прослежены эволюционные изменения хрусталиков глаз некоторых видов наземных брюхоногих легочных моллюсков. Показано, что все рассмотренные свойства хрусталиков являются типичными для наземных легочных. В ходе эволюции в результате смены моллюсками среды обитания хрусталики изменились незначительно.