

Светоизолирующий аппарат камерного глаза наземного брюхоногого моллюска *Arion rufus* (Heterobranchia, 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 Лунда, Хельгонаваген, 3, Лунд, 22362, ШВЕЦИЯ.
E-mail: ishepeleva@rambler.ru

РЕЗЮМЕ. При помощи методов световой и электронной микроскопии определен клеточный состав, изучена морфология компонентов, а также оценены экранирующая функция и эволюционные изменения светоизолирующего аппарата камерного глаза наземного брюхоногого легочного моллюска *Arion rufus*. По всем рассмотренным характеристикам светоизолирующий аппарат *A. rufus* является типичным для наземных легочных моллюсков. Эволюционные изменения светоизолирующего аппарата, обусловленные сменой моллюсками среды обитания, несущественны и затрагивают клеточный состав, морфологию пигментных клеток и изоляцию светочувствительных частей фоторецепторных клеток друг от друга.

Light-insulating apparatus of the camera-like eye of the terrestrial gastropod mollusk *Arion rufus* (Heterobranchia, 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. Lund University, Helgonavägen 3, Lund, 22362, SWEDEN. E-mail: ishepeleva@rambler.ru

ABSTRACT. The cellular composition, the morphology of the components, and the screening function and evolutionary changes of the light-insulating apparatus of the camera-like eye of the terrestrial gastropod pulmonate mollusk *Arion rufus* were studied and evaluated using light and electron microscopy. According to all the considered characteristics, the light-insulating apparatus of *A. rufus* is typical for terrestrial pulmonate mollusks. Evolutionary transformations of the light-insulating apparatus, caused by the change in the mollusks' environment, are insignificant and affect the cellular composition, the morphology of pigmented cells and the isolation of the light-sensitive parts of photoreceptor cells from each other.

Введение

В каждом существующем типе глаз – от пигментных бокалов беспозвоночных до камерных глаз позвоночных – обычно содержатся темные экранирующие пигменты. У одних животных эти пигменты сосредоточены только в специализи-

рованных пигментных клетках, расположенных по соседству с фоторецепторными клетками, у других присутствуют и в самих фоторецепторных клетках [Bharti *et al.*, 2006; Land, 1981; Land, Nilsson, 2012]. Пигментные клетки на протяжении всей эволюции глаз животных помогают выполнять те функции, к которым приспособлен каждый тип глаз [D'Alba, Shawkey, 2019]. Например, оба упомянутых выше типа глаз – пигментный бокал и камерный глаз встречаются у брюхоногих моллюсков – единственной группы беспозвоночных с представителями в водной и наземной среде и доминирующим камерным глазом. У брюхоногих моллюсков пигментный бокал состоит из трех компонентов: фиксированного зрачка большого размера; двухслойной инвертированной или неинвертированной сетчатки, которая может содержать до сотни фоторецепторных клеток, распределенных по внутренней поверхности чаши из пигментных клеток, и зрительного нерва. При помощи пигментных бокалов животные определяют местоположение источника света благодаря тому, что пигментные клетки создают экран, который обеспечивает проникновение света в глаз только через зрачок и одновременно из разных направлений окружающего пространства, а также выполняют формообразующую, опорную, защитную и трофическую функции, функции синтеза и хранения экранирующих пигментов [Beklemishev, 1952; Eakin, 1972; Land, 1981; Bobkova, 1998; Land, Nilsson,

2012]. Камерный глаз состоит из большего числа компонентов: оболочки, образованной роговицей и глазной капсулой; фиксированного зрачка меньшего размера; хрусталика; стекловидного тела, окружающего хрусталик; четырехслойной неинвертированной сетчатки, которая может насчитывать до нескольких десятков тысяч фоторецепторных клеток, расположенных между пигментными клетками, и зрительного нерва [Land, 1981; Messenger, 1981; Land, Nilsson, 2012; Shepeleva, 2013a, b, 2018a, b, 2019]. При помощи камерных глаз некоторые виды брюхоногих моллюсков различают предметы их естественной среды обитания и геометрические фигуры, которые визуалью напоминают эти предметы и, следовательно, используют зрительную информацию для ориентации в окружающей среде [Messenger, 1981; Warrant, 2006; Shepeleva, 2011a, 2019]. Более сложное строение и функции камерных глаз по сравнению с таковыми пигментных бокалов указывают на больший набор функций у пигментных клеток. Дополнительно к перечисленным выше функциям в пигментных бокалах в камерных глазах пигментные клетки участвуют в формировании двух компонентов – хрусталика и стекловидного тела [Eakin, 1972; Shepeleva, 2011b]. Эти неклочечные компоненты образуются из веществ, которые синтезируются в пигментных клетках, а потом секретируются и транспортируются в полость глаз при помощи их отростков, как, например, у морских Caenogastropoda *Tritia obsoleta* (Say, 1822) [Gibson, 1984] и *Aporrhais pespelecani* (Linnaeus, 1758) [Blumer, 1996], а также у наземных легочных моллюсков *Helix pomatia* (Linnaeus, 1758) [Röhlich, Török, 1963], *Cornu aspersum* (Müller, 1774) [Eakin, Brandenburger, 1967] и *Limacus flavus* (Linnaeus, 1758) [Kataoka, 1977]. Кроме того, в сетчатке камерных глаз пигментные клетки могут выполнять экранирующую функцию, направленную на сохранении потенциальной разрешающей способности. Эта функция реализуется при помощи отростков пигментных клеток, заполненных гранулами экранирующего пигмента, которые окружают светочувствительную часть каждой фоторецепторной клетки и поглощают рассеянный тканями глаза свет, предотвращая его распространение между светочувствительными частями соседних фоторецепторных клеток [Eakin, 1972; Shepeleva, 2011b, 2017, 2018c; Dontsov, Ostrovsky, 2019]. Таким образом, данные литературы о камерных глазах брюхоногих моллюсков показывают, что основные функции специализированных пигментных клеток, которые в совокупности образуют светоизолирующий аппарат, известны. В то же время морфологические свойства специализированных пигментных клеток описаны лишь поверхностно. Между тем, знания о морфологии

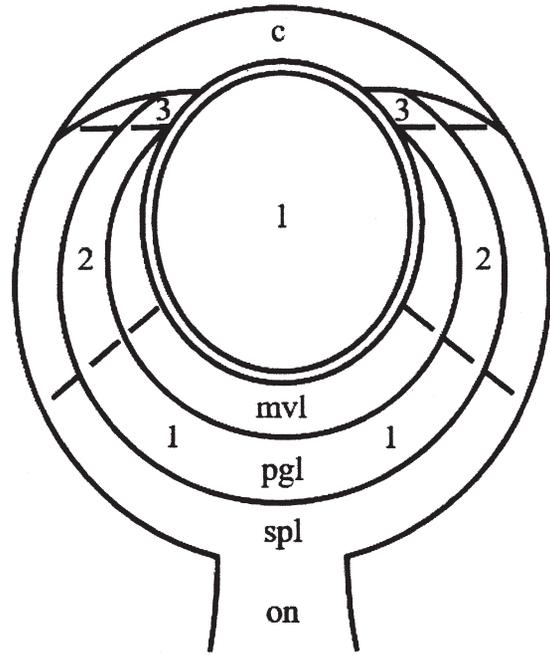


РИС. 1. Схематичное изображение камерного глаза *Arion rufus*. Сокращения: с – роговица; l – хрусталик, окруженный слоем стекловидного тела; mvl – микровиллярный слой сетчатки; on – зрительный нерв; pgl – пигментный слой сетчатки; spl – соматический и плексиформный слой сетчатки; 1 – центральная область зрительной части сетчатки; 2 – периферическая область зрительной части сетчатки; 3 – незрительная часть сетчатки.

FIG. 1. Schematic drawing of the camera-like eye of *Arion rufus*. Abbreviations: c – cornea; l – lens, surrounded by a layer of the vitreous body; mvl – microvillar layer of the retina; on – optic nerve; pgl – pigmented layer of the retina; spl – somatic and plexiform layer of the retina; 1 – central region of the optic part of the retina; 2 – peripheral region of the optic part of the retina; 3 – non-optic part of the retina.

этих клеток необходимы для создания наиболее полной характеристики светоизолирующего аппарата и тем самым – камерных глаз брюхоногих моллюсков.

Цель работы – изучить светоизолирующий аппарат камерного глаза наземного брюхоногого легочного моллюска *Arion rufus* (Linnaeus, 1758) (Arionidae). Экспериментальные задачи – определить клеточный состав светоизолирующего аппарата; охарактеризовать компоненты светоизолирующего аппарата; оценить экранирующую функцию светоизолирующего аппарата; оценить эволюционные изменения светоизолирующего аппарата, обусловленные сменой среды обитания. Для работы выбран *A. rufus* потому, что для этого вида моллюска автором впервые были получены данные об ультраструктуре сетчатки глаза, которые позволяют дать необходимую характеристи-

Табл. 1. Параметры пигментных клеток и пигментного слоя сетчатки камерного глаза *Arion rufus*.Table 1. Parameters of pigmented cells and pigmented layer of the retina of the camera-like eye of *Arion rufus*.

Параметры	Зрительная часть		Незрительная часть	Отношение параметров		
	центральная область	периферическая область		в центральной и периферической области	в центральной области и незрительной части	в периферической области и незрительной части
Диаметр апикальной поверхности тела клетки, (мкм)	2,6±0,2 (n=15)	2,9±0,2 (n=15)	4,1±0,2 (n=10)	0,9	0,6	0,7
Число отростков	7,0±0,8 (n=15)	6,0±0,6 (n=15)	5,2±0,4 (n=10)	1,2	1,4	1,2
Диаметр отростков, (мкм)	0,1±0,05 (n=20)	0,1±0,05 (n=28)	0,2±0,07 (n=12)	1,0	0,5	0,5
Длина отростков, (мкм)	1,3±0,07 (n=20)	1,3±0,07 (n=28)	1,2±0,07 (n=12)	1,0	1,1	1,1
Число раздвоенных отростков	2,0±0,5 (n=15)	1,5±0,8 (n=12)	1,1±0,3 (n=8)	1,3	2,0	1,5
Плотность расположения гранул экранирующего пигмента, (мкм ²)	2,2±0,9 (n=45)	2,7±0,8 (n=45)	4,3±1,4 (n=21)	0,8	0,5	0,6
Толщина пигментного слоя, (мкм)	73±3,3 (n=10)	63±2,7 (n=10)	38±4,0 (n=10)	1,2	1,9	1,7

n – число исследованных глаз (для толщины пигментного слоя), клеток (для диаметра апикальной поверхности тела клетки, числа отростков, числа раздвоенных отростков), отростков (для диаметра и длины отростков) или значений плотности расположения гранул экранирующего пигмента, соответствующее числу измеренных расстояний между центрами гранул (для плотности расположения гранул экранирующего пигмента).

ку светоизолирующему аппарату.

Материалы и методы

Материалом для исследования служили взрослые особи наземного брюхоногого легочного моллюска *Arion rufus*, которых собирали в парках и садах г. Бремена (Германия) в апреле 2003 г. и пригороде г. Лунда – Вомбе (Швеция) в июне–августе 2004 г. Моллюсков содержали в террариумах с почвой при комнатной температуре и естественном световом режиме, кормили листьями одуванчиков.

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 M s-коллидино-вом или какодилатном 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 обезживали и заливали смолой. Полутонкие (1,5 или 2 мкм) и ультра-

тонкие (70 нм) срезы нарезали при помощи ультрамикротомов LEICA ULTRACUT R или V LKB 2088. Полутонкие срезы окрашивали 0,5%-ным раствором толуидинового синего, заключали под покровное стекло 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 срезов глаз. Средние значения полученных данных со стандартным отклонением [Lakin, 1990] приведены в Табл. 1.

Результаты

Светоизолирующий аппарат камерного глаза наземного брюхоногого легочного моллюска *Arion rufus* со средним размером 582×539 мкм [Shepeleva, 2005] образован одним морфологическим типом пигментных клеток, которые

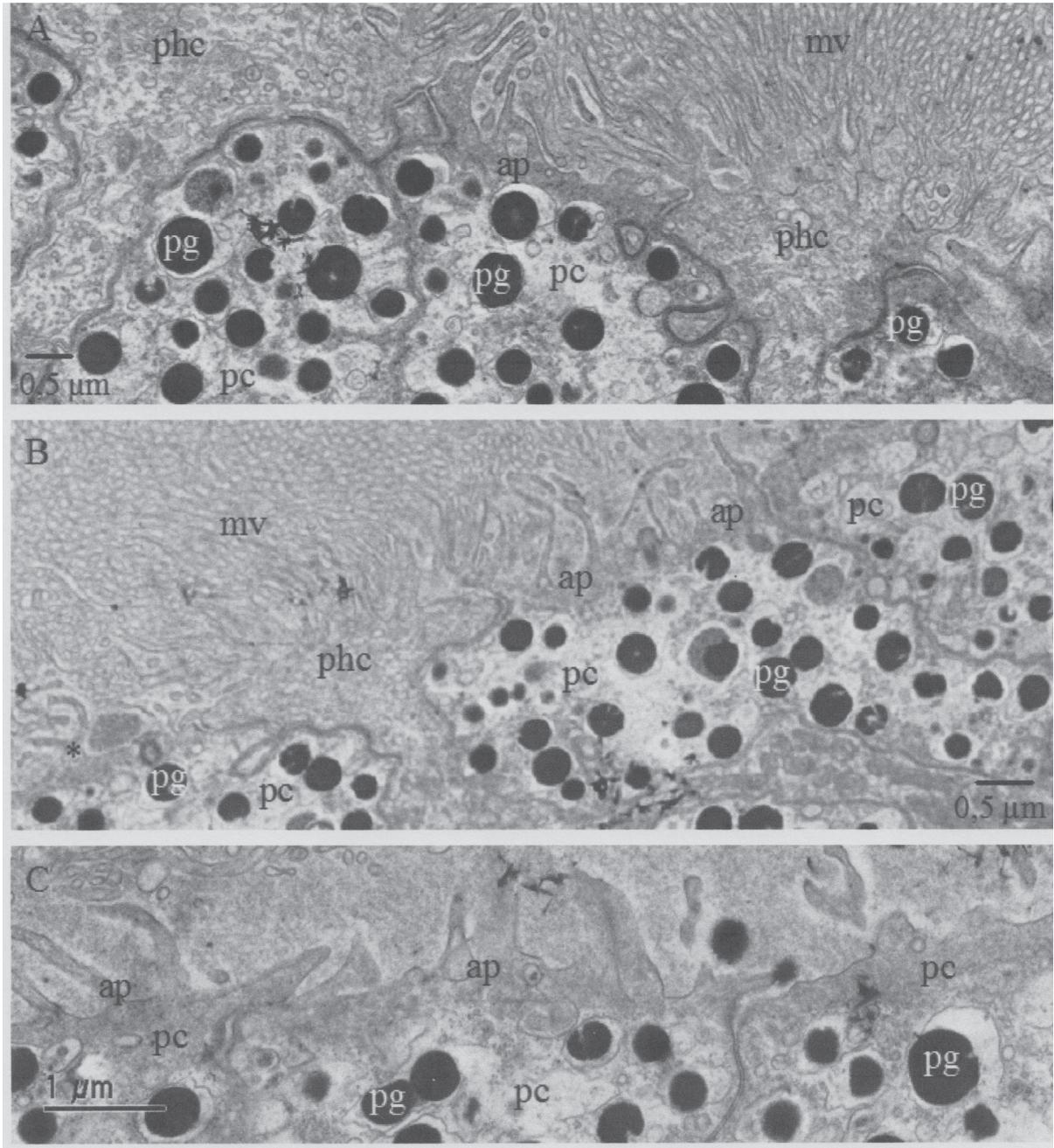


РИС. 2. Пигментные клетки сетчатки камерного глаза *Arion rufus*. **А.** Пигментные клетки в центральной области зрительной части сетчатки. **В.** Пигментные клетки в периферической области зрительной части сетчатки. **С.** Пигментные клетки в незрительной части сетчатки. Сокращения: ап – апикальные отростки пигментной клетки; mv – микровиллы фоторецепторной клетки; pc – пигментная клетка; pg – пигментная гранула; phc – фоторецепторная клетка. * – место раздвоения отростка пигментной клетки. Масштаб: А, В – 0,5 мкм.

FIG. 2. Pigmented cells of the retina of the camera-like eye of *Arion rufus*. **A.** Pigmented cells in the central region of the optic part of the retina. **B.** Pigmented cells in the peripheral region of the optic part of the retina. **C.** Pigmented cells in the non-optic part of the retina. Abbreviation: ap – apical processes of pigmented cell; mv – microvilli of photoreceptor cell; pc – pigmented cell; pg – pigment granule; phc – photoreceptor cell. * – bifurcation place of the process of pigmented cell. Scale bars: A, B – 0,5 μm.

представляют собой эпителиальные клетки столбчатой формы. Эти клетки расположены по всей сетчатке: в зрительной части, в которой присутствуют фоторецепторные клетки и в которой выделяют центральную и периферическую область, и в незрительной части, в которой от-

сутствуют фоторецепторные клетки и которая окружает зрачок (Рис. 1). В зрительной части сетчатки в ее центральной области апикальная поверхность тел пигментных клеток имеет плоскую форму и средний диаметр 2,6 мкм. От апикальной поверхности каждой клетки отходит

Табл. 2. Характеристика пигментных клеток и пигментного слоя сетчатки камерных глаз морских Caenogastropoda, наземных легочных моллюсков и *Arion rufus*.Table 2. Characteristic of pigmented cells and pigmented layer of the retina of the camera-like eyes of marine Caenogastropoda, terrestrial pulmonate mollusks and *Arion rufus*.

Характеристика	Морские Caenogastropoda	Наземные легочные моллюски	<i>Arion rufus</i>
Число морфологических типов пигментных клеток	один	один, два	один
Форма пигментных клеток	столбчатая	столбчатая	столбчатая
Форма апикальной поверхности тел пигментных клеток	плоская, с пальцевидным отростком	плоская	плоская
Увеличение диаметра апикальной поверхности тел пигментных клеток по направлению к зрачку	–	–	присутствует
Уменьшение числа отростков пигментных клеток по направлению к зрачку	–	–	присутствует
Увеличение диаметра отростков пигментных клеток в незрительной части по сравнению со зрительной частью	–	–	присутствует
Уменьшение длины отростков пигментных клеток в незрительной части по сравнению со зрительной частью	–	–	присутствует
Цитологический тип отростков пигментных клеток	микровиллярный, цилиарный	микровиллярный	микровиллярный
Форма отростков пигментных клеток	более или менее пальцевидная	более или менее пальцевидная	более или менее пальцевидная
Ориентация отростков пигментных клеток	произвольная	произвольная	произвольная
Тип ветвления отростков пигментных клеток	раздвоение, многократное ветвление	раздвоение	раздвоение
Уменьшение числа раздвоенных отростков пигментных клеток по направлению к зрачку	–	–	присутствует
Увеличение плотности расположения гранул экранирующего пигмента в пигментном слое по направлению к зрачку	присутствует, отсутствует	присутствует, отсутствует	присутствует
Уменьшение толщины пигментного слоя по направлению к зрачку	присутствует	присутствует	присутствует
Изоляция светочувствительных частей фоторецепторных клеток при помощи отростков пигментных клеток	отсутствует, присутствует	отсутствует	отсутствует
Частичное погружение светочувствительных частей фоторецепторных клеток в пигментный слой сетчатки	отсутствует	отсутствует, присутствует	отсутствует

в среднем семь цитоплазматических отростков со средним диаметром 0,1 мкм и средней длиной 1,3 мкм. Все отростки микровиллярного типа, имеют более или менее пальцевидную форму и произвольную ориентацию, многие после возникновения из тела клетки сохраняются в виде единственного выроста, тогда как некоторые раздваиваются (Табл. 1–2; Рис. 2 А, В). В зрительной части сетчатки в ее периферической области у пигментных клеток также наблюдается плоская форма апикальной поверхности, но уже с большим средним диаметром – 2,9 мкм. Среднее число апикальных отростков уменьшается до шести, в то время как остальные характеристики отростков остаются прежними (Табл. 1–2; Рис. 2В). В

незрительной части сетчатки форма апикальной поверхности пигментных клеток не меняется, однако ее средний диаметр увеличивается до 4,1 мкм. Эта поверхность имеет в среднем уже пять отростков, их средний диаметр увеличивается до 0,2 мкм, а средняя длина уменьшается до 1,2 мкм. Цитологический тип, форма и ориентация отростков сохраняются так же, как их раздвоение, хотя в этой части сетчатки среднее число раздвоенных отростков, приходящихся на одну клетку с такими отростками, снижается до одного по сравнению с центральной и периферической областью в зрительной части, где их среднее число составляет два и полтора соответственно (Табл. 1–2; Рис. 2С).

В цитоплазме тела каждой пигментной клетки, за исключением базальной части, содержащей ядро, сосредоточены гранулы экранирующего пигмента (Рис. 2). Пигментированные части всех пигментных клеток образуют пигментный слой сетчатки (Рис. 1). Плотность расположения гранул и толщина пигментного слоя различаются в центральной и периферической области зрительной части, а также в зрительной и незрительной части сетчатки. Так, плотность расположения гранул в центральной области немного меньше, чем в периферической и составляет в среднем 2,2 и 2,7 мкм⁻² соответственно, а в незрительной части больше, чем в зрительной – 4,3 мкм⁻². Толщина пигментного слоя, наоборот, наибольшая в центральной области – 73 мкм, средняя – в периферической области – 63 мкм и наименьшая – в незрительной части – 38 мкм (Табл. 1–2; Рис. 1). Внутри глаза свет попадает на светочувствительные части фоторецепторных клеток, которые не изолированы друг от друга отростками пигментных клеток.

Обсуждение

Светоизолирующий аппарат камерного глаза наземного брюхоногого легочного моллюска *A. rufus* состоит из одного морфологического типа пигментных клеток (Табл. 1). Аналогичный состав светоизолирующего аппарата имеет подавляющее большинство исследованных видов наземных легочных моллюсков и все виды первичноводных морских Caenogastropoda. Другой состав выявлен только у одного представителя первой группы моллюсков – активного ночью слизня *Meghimatium fruhstorferi* (Collinge, 1901). У этого моллюска пигментные клетки сетчатки в соответствии со своей структурой разделены на два типа: первый тип – клетки большого размера, содержащие гранулы экранирующего пигмента высокой электронной плотности и округлой формы, и второй тип – клетки маленького размера, содержащие гранулы немного меньшей электронной плотности и неправильной формы, а также большего размера [Chang *et al.*, 1998] (Табл. 2). Все описанные у *A. rufus* морфологические свойства пигментных клеток в составе светоизолирующего аппарата глаза, такие как столбчатая форма, плоская апикальная поверхность, а также наличие у каждой клетки отростков микровиллярного типа более или менее пальцевидной формы, произвольной ориентации и разделяющихся на две ветви, можно обнаружить в сетчатке всех изученных видов наземных легочных моллюсков и подавляющего большинства видов морских Caenogastropoda. Часть перечисленных свойств и одновременно рядом уникальных свойств обладает один из представителей последней группы

моллюсков – обитающая на глубине около 20 м улитка *Aporrhais pespelecani* (Linnaeus, 1758) [Blumer, 1996]. Во-первых, форму апикальной поверхности тел пигментных клеток у этого моллюска нельзя охарактеризовать как плоскую из-за единичных толстых отростков пальцевидной формы, которые являются продолжением тел клеток. Во-вторых, не у всех, но у многих пигментных клеток от вершин этих отростков в свою очередь отходит один-два отростка, которые представляют собой не микровиллы, а реснички такой же более или менее пальцевидной формы и произвольной ориентации, но разделяющиеся не на две ветви, а на несколько ветвей. Надо полагать, что эти реснички являются аналогами микровиллярных отростков пигментных клеток других видов моллюсков (Табл. 2). Морфологические свойства пигментных клеток в составе светоизолирующего аппарата глаза *A. rufus* сохраняются при переходе от центральной к периферической области в зрительной части и далее в незрительной части сетчатки. Что касается таких же морфологических свойств пигментных клеток в составе светоизолирующего аппарата глаз наземных легочных моллюсков и морских Caenogastropoda, то в литературе описаны лишь немногие из них (форма клеток и/или цитологический тип отростков), тогда как большинство можно определить только по фотографиям срезов какой-то одной (неуказанной) области/части сетчатки. Исключение составляет *A. pespelecani*, для пигментных клеток которого описаны все морфологические свойства. Поэтому имеющиеся в литературе данные позволяют только установить у моллюсков из обеих групп наличие тех морфологических свойств пигментных клеток, которые были рассмотрены у *A. rufus*, но не сравнить эти свойства в каждой области/части сетчатки (Табл. 2). Постоянство всех морфологических свойств пигментных клеток, наблюдаемое в составе светоизолирующего аппарата глаза *A. rufus*, скорее всего, присутствует в составе светоизолирующего аппарата глаз других видов наземных легочных моллюсков и морских Caenogastropoda и может расцениваться как общая черта строения камерных глаз брюхоногих моллюсков. Как видно из доступных для сравнительного анализа данных, светоизолирующий аппарат глаза *A. rufus* по клеточному составу только частично похож на светоизолирующий аппарат глаз наземных легочных моллюсков и полностью – на светоизолирующий аппарат глаз морских Caenogastropoda. По морфологическим свойствам пигментных клеток, наоборот, он полностью похож на светоизолирующий аппарат глаз наземных легочных моллюсков и только частично – на светоизолирующий аппарат глаз морских Caenogastropoda (Табл. 3).

В отличие от всех рассмотренных морфоло-

Табл. 3. Сходства и различия в характеристике светоизолирующего аппарата камерных глаз морских Caenogastropoda и наземных легочных моллюсков*.

Table 3. Similarities and differences in characteristic of light-insulating apparatus of the camera-like eyes of marine Caenogastropoda and terrestrial pulmonate mollusks*.

Характеристика	Сходства и различия
Число морфологических типов пигментных клеток	+/-
Форма пигментных клеток	+
Форма апикальной поверхности тел пигментных клеток	+/-
Цитологический тип отростков пигментных клеток	+/-
Форма отростков пигментных клеток	+
Ориентация отростков пигментных клеток	+
Тип ветвления отростков пигментных клеток	+/-
Увеличение плотности расположения гранул экранирующего пигмента в пигментном слое по направлению к зрачку	+
Уменьшение толщины пигментного слоя по направлению к зрачку	+
Изоляция светочувствительных частей фоторецепторных клеток при помощи отростков пигментных клеток	+/-
Частичное погружение светочувствительных частей фоторецепторных клеток в пигментный слой сетчатки	+/-

* – данные о светоизолирующем аппарате камерных глаз наземных легочных моллюсков включают данные для *A. rufus* и других изученных видов этой группы моллюсков.

гических свойств пигментных клеток в составе светоизолирующего аппарата глаза *A. rufus* величины всех рассмотренных параметров пигментных клеток, таких как диаметр апикальной поверхности, число отростков каждой клетки, диаметр и длина этих отростков, а также число раздвоенных отростков каждой клетки, меняются (Табл. 1). Так, диаметр апикальной поверхности тел клеток постепенно увеличивается, а число их отростков постепенно уменьшается при переходе от центральной к периферической области в зрительной части и в незрительной части сетчатки. Диаметр отростков увеличивается, а длина, напротив, уменьшается только в незрительной части, тогда как в обеих областях зрительной части оба параметра остаются одинаковыми. Число раздвоенных отростков так же, как диаметр апикальной поверхности тел клеток и число отростков, постепенно уменьшается при переходе от центральной к периферической области в зрительной части и в незрительной части сетчатки. Из этих параметров в меньшей степени меняются длина отростков и число отростков каждой клетки и в большей степени – диаметр апикальной поверхности тел клеток, диаметр отростков и число раздвоенных отростков каждой клетки. Сравнить параметры пигментных клеток в составе светоизолирующего аппарата глаза *A. rufus* в какой-то одной и тем более в каждой области/части сетчатки с параметрами пигментных клеток в составе светоизолирующего аппарата глаз наземных легочных моллюсков и морских

Caenogastropoda в аналогичных областях/частях сетчаток не представляется возможным в виду отсутствия соответствующих данных для этих двух групп моллюсков (Табл. 2). Изменение величин параметров пигментных клеток в составе светоизолирующего аппарата глаза *A. rufus* при переходе от центральной к периферической области в зрительной части и далее в незрительной части или только в незрительной части сетчатки, по всей видимости, отражает закономерности строения камерных глаз брюхоногих моллюсков.

У *A. rufus* так же, как у всех исследованных видов наземных легочных моллюсков и морских Caenogastropoda, значительную часть цитоплазмы тел пигментных клеток занимают гранулы экранирующего пигмента, которые формируют пигментированные части клеток, а те в свою очередь – пигментный слой сетчатки. Этот слой является экраном, обеспечивающим проникновение света в глаз на светочувствительный слой сетчатки только через зрачок. Последний находится в передней части глаза, которая в отличие от других его частей, подвергается прямому воздействию света, поскольку располагается под прозрачным интегументом [Shepeleva, 2018d]. Передняя часть глаза – это область прозрачной роговицы, внутренняя поверхность которой покрывает хрусталик, а наружная поверхность полностью окружает незрительную часть сетчатки и частично охватывает периферическую область зрительной части. Для того, чтобы свет проникал в глаз целенаправленно через зрачок

и не проникал случайным образом из других направлений, в области роговицы вокруг зрачка должна быть соответствующая защита от света – достаточная для окружающего уровня освещенности пигментация пигментных клеток сетчатки. У *A. rufus* при переходе от центральной к периферической области в зрительной части и далее в незрительной части сетчатки отмечается постепенное повышение плотности расположения гранул экранирующего пигмента в пигментном слое (Табл. 1). *A. rufus* предпочитает места обитания с пониженным уровнем освещенности – участки под невысокой мелколиственной растительностью в лесах [Shepeleva, 2017]. Места обитания с подобными световыми условиями выбирают и другие виды наземных легочных моллюсков, например, активные ночью слизи *M. fruhstorferi* [Chang et al., 1998] и *Limax valentianus* Férussac, 1822 [Hommay et al., 1998], а также некоторые виды морских Caenogastropoda, например, *A. pespelecani* [Blumer, 1996], и активная в тени днем и ночью улитка *Littorina scutulata* Gould, 1848 [Mayes, Hermans, 1973]. При схожем размере пигментных гранул у *M. fruhstorferi* [Chang et al., 1998] наблюдается одинаковая и более высокая по сравнению с *A. rufus* плотность расположения пигментных гранул, у *L. valentianus* [Matsuo et al., 2017] – изменчивая и соизмеримая. У *A. pespelecani* [Blumer, 1996] отмечается одинаковая и, как показано ранее, сопоставимая с *A. rufus* плотность расположения пигментных гранул [Shepeleva, 2017], у *L. scutulata* [Mayes, Hermans, 1973] – одинаковая и более высокая. Места обитания с иными световыми условиями – высоким уровнем освещенности – также населяют определенные виды наземных легочных моллюсков и некоторые виды морских Caenogastropoda. К первым относятся обитающая в зарослях крапивы на полях улитка *Cepaea hortensis* (Müller, 1774) [Shepeleva, 2006a] и предпочитающая открытые участки на скалистом морском берегу улитка *Helicigona lapicida* (Linnaeus, 1758) [Shepeleva, 2006b], ко вторым – прибрежные улитки *Littorina irrorata* (Say, 1822) [Hamilton et al., 1983] и *Conomurex luhuanus* (Linnaeus, 1758) [Gillary, 1974; Gillary, Gillary, 1979]. *C. hortensis* и *H. lapicida* имеют одинаковую и, как показано ранее, высокую (максимальную) по сравнению с *A. rufus* плотность расположения пигментных гранул [Shepeleva, 2017]. *L. irrorata* [Hamilton et al., 1983] демонстрирует изменчивую и более высокую по сравнению с *A. rufus* плотность расположения пигментных гранул, *C. luhuanus* [Gillary, 1974; Gillary, Gillary, 1979] – одинаковую и высокую (максимальную) (Табл. 2). Очевидно, что светоизолирующий аппарат глаза *A. rufus* по варьирующей плотности расположения гранул экранирующего пигмента в пигментном

слое сетчатки только частично похож на светоизолирующий аппарат глаз наземных легочных моллюсков и морских Caenogastropoda (Табл. 2, 3). Можно заметить, что градиент плотности расположения гранул экранирующего пигмента в пигментном слое сетчатки присутствует у моллюсков, обитающих при разных световых условиях. Моллюски из мест обитания с более низким уровнем освещенности склонны иметь меньше экранирующего пигмента в сетчатке по сравнению с моллюсками из мест обитания с более высоким и высоким (максимальным) уровнем освещенности [Shepeleva, 2017]. Для первых характерна и, вероятно, достаточна не одинаковая высокая (максимальная) плотность, а одинаковая и более высокая плотность, чем у *A. rufus*, или изменяющаяся и одинаковая, но такая же невысокая плотность, как у *A. rufus*, для вторых – одинаковая высокая (максимальная) плотность или изменяющаяся и более высокая плотность, чем у *A. rufus*. Присутствие градиента плотности расположения гранул экранирующего пигмента в пигментном слое сетчатки, который выражается в постепенном увеличении этой плотности по направлению к зрачку, вероятно, можно рассматривать как способ защиты глаз от проникновения света в данной области, определяемый окружающим уровнем освещенности и величиной плотности. При любых световых условиях наземные легочные моллюски и морские Caenogastropoda больше склонны иметь одинаковую плотность расположения гранул экранирующего пигмента в пигментном слое сетчатки, чем изменяющуюся. В то же время у *A. rufus* наравне со всеми изученными видами наземных легочных моллюсков и морских Caenogastropoda наблюдается постепенное уменьшение толщины пигментного слоя сетчатки (Табл. 1, 2, 3). Данная тенденция определяется характерным для камерных глаз брюхоногих моллюсков строением, при котором толщина всех слоев сетчатки равномерно уменьшается по направлению к зрачку.

В сетчатке камерных глаз брюхоногих моллюсков можно обнаружить и другие черты, характерные для всех представителей этой группы, в частности, расположение нескольких пигментных клеток вокруг одной фоторецепторной клетки [Charles, 1966; Eakin, 1972; Messenger, 1981; Shepeleva, 2011b, 2017]. Также встречаются черты, которые присущи не всем, но подавляющему большинству видов, и те, которые отмечаются исключительно у единственного вида. Так, у многих видов моллюсков, в том числе у *A. rufus*, пигментные клетки не имеют отростков, заполненных гранулами экранирующего пигмента и изолирующих светочувствительные части соседних фоторецепторных клеток друга от друга, а значит они не выполняют экраниру-

ющую функцию [Shepeleva, 2017] (Табл. 2). В то же время, у одного вида из группы морских Caenogastropoda, *A. pespelecani*, наоборот, пигментные клетки обладают упомянутыми выше единичными толстыми отростками, которые содержат многочисленные гранулы экранирующего пигмента и отграничивают светочувствительные части соседних фоторецепторных клеток друг от друга, но только на некоторой высоте [Blumer, 1996] (Табл. 2). Следует отметить, что есть несколько видов наземных легочных моллюсков из мест обитания с разными световыми условиями, у которых светочувствительная часть фоторецепторных клеток первого и/или второго типа частично погружена в пигментный слой сетчатки. К видам, у которых в пигментный слой немного утоплена светочувствительная часть фоторецепторных клеток первого типа, относятся улитки *Cochlodina laminata* (Montagu, 1803), живущая на стволах деревьев в лесах на высоте до 2 м от поверхности земли [Shepeleva, 2006c], и *Arianta arbustorum* (Linnaeus, 1758), обитающая в зарослях крапивы на полях [Shepeleva, 2006a]. К видам, у которых в большей или меньшей степени погружена светочувствительная часть фоторецепторных клеток второго типа, принадлежат *Trochulus hispidus* (Linnaeus, 1758), которую можно найти под опавшими листьями в лесах [Bobkova et al., 2004], *C. laminata* [Shepeleva, 2006c], *A. arbustorum*, *C. hortensis* [Shepeleva, 2006a] и *H. lapicida* [Shepeleva, 2006b]. У представителей морских Caenogastropoda, имеющих в составе сетчатки фоторецепторные клетки только первого типа или первого и второго типа одновременно, аналогичное расположение этих клеток по отношению к пигментному слою отсутствует [Mayes, Hermans, 1973; Gillary, Gillary, 1979; Gibson, 1984; Seyer, 1992; Blumer, 1996]. У *A. rufus* светочувствительные части фоторецепторных клеток и первого, и второго типа располагаются над телами пигментных клеток (Табл. 2). Поэтому светоизолирующий аппарат глаза *A. rufus* в плане отсутствия в сетчатке изоляции друг от друга светочувствительных частей фоторецепторных клеток при помощи отростков пигментных клеток полностью похож на светоизолирующий аппарат глаз наземных легочных моллюсков и только частично – на светоизолирующий аппарат глаз морских Caenogastropoda. В отношении неполного погружения светочувствительных частей фоторецепторных клеток в пигментный слой сетчатки, наоборот, он только частично похож на светоизолирующий аппарат глаз наземных легочных моллюсков и полностью – на светоизолирующий аппарат глаз морских Caenogastropoda (Табл. 3). Световые условия мест обитания моллюсков не влияют на неполное погружение светочувствительных частей фоторецепторных клеток в

пигментный слой сетчатки, которое, возможно, представляет собой альтернативный способ их частичной изоляции друг от друга.

Заключение

Результаты изучения светоизолирующего аппарата камерного глаза наземного брюхоногого легочного моллюска *A. rufus* с учетом имеющихся в литературе данных о светоизолирующем аппарате глаз наземных легочных моллюсков и первичноводных морских Caenogastropoda позволяют сделать следующие заключения. Светоизолирующий аппарат глаза *A. rufus* полностью не отличается от светоизолирующего аппарата глаз наземных легочных моллюсков и морских Caenogastropoda ни одним из рассмотренных признаков. В то же время он может отличаться от светоизолирующего аппарата глаз наземных легочных моллюсков клеточным составом (меньшим числом морфологических типов пигментных клеток), присутствием градиента плотности расположения гранул экранирующего пигмента в пигментном слое сетчатки и отсутствием частичного погружения светочувствительных частей фоторецепторных клеток в пигментный слой сетчатки. Его отличие от светоизолирующего аппарата глаз морских Caenogastropoda может наблюдаться по некоторым морфологическим свойствам пигментных клеток (форме апикальной поверхности тел клеток, цитологическому типу отростков и типу их ветвления), присутствию градиента плотности расположения гранул экранирующего пигмента в пигментном слое сетчатки и отсутствию изоляции друг от друга светочувствительных частей фоторецепторных клеток при помощи отростков пигментных клеток. Также он полностью похож на светоизолирующий аппарат глаз наземных легочных моллюсков всеми морфологическими свойствами пигментных клеток и отсутствием изоляции друг от друга светочувствительных частей фоторецепторных клеток при помощи отростков пигментных клеток, а на светоизолирующий аппарат глаз морских Caenogastropoda – клеточным составом, некоторыми морфологическими свойствами пигментных клеток (формой клеток, формой отростков и их ориентацией) и отсутствием частичного погружения светочувствительных частей фоторецепторных клеток в пигментный слой сетчатки. Наблюдаемое у *A. rufus* постоянство морфологических свойств пигментных клеток в составе светоизолирующего аппарата глаза при переходе от центральной к периферической области в зрительной части и далее в незрительной части сетчатки, а также изменение величин параметров этих клеток и пигментного слоя (толщины) в аналогичных об-

ластях/частях или только в незрительной части сетчатки, по всей видимости, отражает закономерности строения камерных глаз брюхоногих моллюсков. Присутствие градиента плотности расположения гранул экранирующего пигмента в пигментном слое сетчатки глаза *A. rufus*, который выражается в постепенном увеличении этой плотности по направлению к зрачку, вероятно, можно рассматривать как способ защиты глаз от проникновения света в данной области, определяемый окружающим уровнем освещенности и величиной плотности. Отсутствие у пигментных клеток в составе светоизолирующего аппарата глаза *A. rufus* отростков, заполненных гранулами экранирующего пигмента и изолирующих светочувствительные части соседних фоторецепторных клеток друга от друга, указывает на отсутствие в сетчатке экранирующей функции. Также у *A. rufus* не обнаружено описанное у некоторых других видов наземных легочных моллюсков частичное погружение светочувствительных частей фоторецепторных клеток в пигментный слой сетчатки, которое не зависит от световых условий мест обитания моллюсков и, возможно, представляет собой альтернативный способ их частичной изоляции друг от друга. Таким образом, по всем рассмотренным характеристикам светоизолирующий аппарат глаза *A. rufus* является типичным для наземных легочных моллюсков, но в тоже время может отличаться от них. Поэтому эволюционные изменения светоизолирующего аппарата, обусловленные сменой моллюсками среды обитания, проанализированы для *A. rufus* и других видов наземных легочных моллюсков. У наземных легочных моллюсков по сравнению с морскими Caenogastropoda эти изменения выражаются в приобретении двух признаков – дополнительного морфологического типа пигментных клеток и частичного погружения светочувствительных частей фоторецепторных клеток в пигментный слой сетчатки, а также в утрате четырех признаков – формы апикальной поверхности тел пигментных клеток с отростками, цилиарного типа отростков, многократного ветвления отростков и частичной изоляции светочувствительных частей фоторецепторных клеток при помощи отростков пигментных клеток. Светоизолирующий аппарат камерных глаз *A. rufus* и других видов наземных легочных моллюсков претерпел несущественные изменения так же, как их диоптрический аппарат, и менее существенные изменения в отличие от их фоторецепторного аппарата [Shepeleva, 2018d, e, 2020].

Благодарности

Работа выполнена при поддержке грантов от немецкого фонда «Marga und Kurt Moellgaard-Stiftung» (Т

130/2370/2512/12659/03) и Университета 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, а также проф. Э.Дж. Ворранта за предоставленную возможность проведения исследований на кафедре биологии клетки и организма Университета Лунда.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы фундаментальных научных исследований государственных академий на 2013–2020 годы (ГП-14, раздел 63).

Литература

- Beklemishev V.N. 1952. *Fundamentals of the comparative anatomy of invertebrates*. Sovetskaya nauka, Moscow, 700 p. [In Russian].
- Bharti K., Nguyen M.-T.T., Skuntz S., Bertuzzi S., Arheiter 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.V. 1998. Structural and functional organization of the peripheral part of the visual system of the common pond snail *Lymnaea stagnalis*. *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology*, 34: 716–731.
- Bobkova M.V., Gál 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, *Inclilaria fruhstorferi*. *Korean Journal of Electron Microscopy*, 28(3): 363–377.
- Charles J.H. 1966. Sense organs (less cephalopods). In: Wilbur K.M., Yonge C.M. (Eds). *Physiology of Mollusca*. Academic Press, New York, USA: 455–521.
- D’Alba L., Shawkey M.D. 2019. Melanosomes: biogenesis, properties and evolution of an ancient organelle. *Physiological Reviews*, 99: 1–19.
- Dontsov A.E., Ostrovsky M.A. 2019. Screening eye pigments as natural antioxidants. In: Shishkina L.N., Goloshchapov A.N., Weisfeld L.I. (Eds). *Antioxidants in Systems of Varying Complexity. Chemical, Biochemical and Biological aspects*. Apple Academic Press Inc., Oakville, Canada: 141–179.
- Eakin R.M. 1972. Structure of invertebrate photoreceptors. In: Dartnall H.J.A. (Ed.). *Photochemistry of Vision*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, USA: 625–684.
- Eakin R.M., Brandenburger J.L. 1967. Differentiation in the eye of a pulmonate snail *Helix aspersa*. *Journal of Ultrastructural Research*, 18: 391–421.
- Gibson B. 1984. Cellular and ultrastructural features of the regenerating adult eye in the marine gastropod *Lymnaea obsoleta*. *Journal of Morphology*, 180: 205–220.
- Gillary H.L. 1974. Light-evoked electrical potentials from the eye and optic nerve of *Strombus*: response waveform and spectral sensitivity. *Journal of Experimental Biology*, 60: 383–396.
- 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., Ardizzoni S.C., Penn J.S. 1983. Eye structure and optics in the intertidal snail, *Littorina irrorata*. *Journal of Comparative Physiology*, 152: 435–445.
- Hommay G., Jacky F., Ritz M.F. 1998. Feeding activity of *Limax valentianus* Férussac: nocturnal rhythm and alimentary competition. *Journal of Molluscan Studies*, 64: 137–146.
- Kataoka S. 1977. Ultrastructure of the cornea and accessory retina in a slug, *Limax flavus* L. *Journal of Ultrastructural Research*, 60: 296–305.
- Lakin G.F. 1990. *Biometry*. Vyschaya shkola Publ., Moscow, 351 p. [In Russian].
- Land M.F. 1981. Optics and vision in invertebrates. In: Autrum H. (Ed.). *Vision in Invertebrates*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, USA: 471–592.
- Land M.F., Nilsson D.-E. 2012. *Animal eyes*. Oxford University Press, Oxford, 221 p.
- Matsuo R., Takatori Y., Hamada S., Koyanagi M., Matsuo Y. 2017. Expression and light-dependent translocation of β -arrestin in the visual system of the terrestrial slug *Limax valentianus*. *Journal of Experimental Biology*, 220: 3301–3314.
- Mayes M., Hermans C.O. 1973. Fine structure of the eye of the prosobranch mollusk *Littorina scutulata*. *The Veliger*, 16(2): 166–171.
- Messenger J.B. 1981. Comparative physiology of vision in molluscs. In: Autrum H. (Ed.). *Comparative Physiology and Evolution of Vision in Invertebrates*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, USA: 93–200.
- Röhlich P., Török L.J. 1963. Die Feinstruktur des Auges der Weinbergschnecke (*Helix pomatia* L.). *Zeitschrift für Zellforschung*, 60: 348–368.
- Seyer J.-O. 1992. Resolution and sensitivity in the eye of the winkle *Littorina littorea*. *Journal of Experimental Biology*, 170: 57–69.
- Shepeleva I.P. 2005. Morphology and optical physiology of the eye of the land slug *Arion rufus* (L.) (Mollusca: Gastropoda). *Sensory Systems*, 19(2): 166–171 [In Russian].
- Shepeleva I.P. 2006a. Comparative study of the morphology and optics of the eyes of terrestrial gastropod snails *Arianta arbustorum* and *Cepaea hortensis* (Pulmonata: Stylommatophora) with similar light preferences. *Sensory Systems*, 20(1): 59–67 [In Russian].
- Shepeleva I.P. 2006b. The eye of the terrestrial gastropod snail *Helicigona lapicida* (Pulmonata: Stylommatophora). *Sensory Systems*, 20(1): 52–58 [In Russian].
- Shepeleva I.P. 2006c. Comparative study of the morphology and optics of the eyes of terrestrial gastropod snails *Cochlodina laminata* and *Perforatella incarnata* (Pulmonata: Stylommatophora) with different light preferences. *Sensory Systems*, 20(1): 40–51 [In Russian].
- Shepeleva I.P. 2011a. Resolving ability and optical sensitivity of the camera-like eyes of gastropod mollusks. *Mordovia University Bulletin*, 4: 240–250 [In Russian].
- Shepeleva I.P. 2011b. Camera-like eyes of gastropod mollusks. *Mordovia University Bulletin*, 4: 230–239 [In Russian].
- Shepeleva I.P. 2013a. The visual acuity of a gastropod pulmonate mollusk *Radix peregra* (Müller, 1774) (Basommatophora, Lymnaeidae). *Ruthenica, Russian Malacological Journal*, 23(2): 171–175 [In Russian].
- Shepeleva I.P. 2013b. A comparative analysis of the camera-like eyes of gastropod mollusks and humans. *Sensory systems*, 27(4): 317–326 [In Russian].
- Shepeleva I.P. 2017. Screening pigment of the camera eyes of stalk-eyed mollusks (Pulmonata, Stylommatophora) with different light preferences. *Ruthenica, Russian Malacological Journal*, 27(3): 133–140 [In Russian].
- Shepeleva I.P. 2018a. Diffraction in the camera-like eyes of gastropod mollusks and humans. *Russian Journal of Physiology*, 104(1): 31–38 [In Russian].
- Shepeleva I.P. 2018b. Spherical aberration of camera-like eyes. *Journal of Optical technology*, 85(8): 507–510. DOI:10.17586/1023-5086-2018-85-08-77-81
- Shepeleva I.P. 2018c. A comparative analysis of the resolving power of the camera-like eyes of gastropod mollusks and humans. *Russian Journal of Physiology*, 104(4): 412–424 [In Russian].
- Shepeleva I.P. 2018d. Morphological and optical properties and evolutionary changes of tentacular epidermis and cornea of the eyes of terrestrial gastropod molluscs (Pulmonata, Stylommatophora). *Ruthenica, Russian Malacological Journal*, 28(4): 151–156 [In Russian].
- Shepeleva I.P. 2018e. Morphological and optical properties and evolutionary changes of the eye lenses of terrestrial gastropod molluscs (Pulmonata, Stylommatophora). *Ruthenica, Russian Malacological Journal*, 28(1): 33–38 [In Russian].
- Shepeleva I.P. 2019. A comparative analysis of the camera-like eyes of gastropod mollusks and humans. In: Shelepin Y., Ogorodnikova E., Solovyev N., Yakimova E. (Eds.). *Neural Networks and Neurotechnologies*. VVM, St. Petersburg, Russia: 85–92.
- Shepeleva I.P. 2020. Cellular composition, morphological characteristic and evolutionary changes of photoreceptor apparatus of the camera eyes of terrestrial gastropod molluscs (Heterobranchia, Stylommatophora). *Ruthenica, Russian Malacological Journal*, 30(2): 93–101 [In Russian].
- Warrant E.J. 2006. Invertebrate vision in dim light. In: Warrant E.J., Nilsson D.-E. (Eds.). *Invertebrate Vision*. Cambridge University Press, Cambridge, England: 83–127.

