
Стекловидное тело камерных глаз наземных брюхоногих моллюсков (Heterobranchia, Stylommatophora)

И.П. ШЕПЕЛЕВА

*Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт физиологии им. И.П. Павлова РАН, наб. Макарова, 6, Санкт-Петербург, 199034, РОССИЙСКАЯ ФЕДЕРАЦИЯ; Международный университет Бремена, Кампус, 1, Бремен, 28759, ГЕРМАНИЯ. Университет Лунда, Хельгонаваген, 3, Лунд, 22362, ШВЕЦИЯ.
E-mail: i.p.shepeleva@yandex.ru*

РЕЗЮМЕ. При помощи методов световой и электронной микроскопии изучены морфологические свойства, а также прослежены эволюционные изменения стекловидного тела камерных глаз некоторых видов наземных брюхоногих легочных моллюсков. Показано, что все рассмотренные свойства стекловидного тела моллюсков являются типичными для наземных легочных. В ходе эволюции в результате освоения моллюсками наземной среды свойства их стекловидного тела почти не изменились.

Vitreous body of the camera-like eyes of terrestrial gastropod mollusks (Heterobranchia, Stylommatophora)

I.P. SHEPELEVA

Pavlov Institute of Physiology, Russian Academy of Sciences, Makarova emb. 6, St. Petersburg, 199034, RUSSIAN FEDERATION.

International University Bremen, Campus Ring 1, Bremen, 28759, GERMANY.

*Lund University, Helgonavägen 3, Lund, 22362, SWEDEN.
E-mail: i.p.shepeleva@yandex.ru*

ABSTRACT. Using the methods of light and electron microscopy, the morphological properties were studied, and the evolutionary changes in the vitreous body of the camera-like eyes of some species of terrestrial gastropod pulmonate molluscs were traced. It was demonstrated that all the considered properties of the vitreous body of molluscs are typical for terrestrial pulmonates. In the course of evolution, as a result of the land development by mollusks, the properties of their vitreous body have hardly changed.

1966; Land, 1981; Messenger, 1981; Bobkova, 1998; Shepeleva, 2011, 2013a, 2019; Land, Nilsson, 2012; Zaitseva, 2016]. При помощи камерных глаз некоторые виды брюхоногих моллюсков различают предметы их естественной среды обитания и геометрические фигуры, которые визуально напоминают эти предметы и, следовательно, используют зрительную информацию для ориентации в окружающей среде [Evans, 1961; Hermann, 1968; Chelazzi, Vannini, 1976; Zanforlin, 1976; Hamilton, 1977, 1978; Land, 1981; Messenger, 1981; Hamilton, Winter, 1982, 1984; Andrew, Savage, 2000; Zhukov, Baikova, 2001; Zhukov *et al.*, 2002; Land, Nilsson, 2012; Shepeleva, 2013b]. Реализация зрительной функции обеспечивается за счет того, что каждый компонент камерного глаза выполняет определенные функции благодаря определенным свойствам. Функции и свойства большинства компонентов камерных глаз, таких как оболочка, зрачок, хрусталик, сетчатка и зрительный нерв, в большей или меньшей степени изучены [Charles, 1966; Land, 1981; Messenger, 1981; Bobkova, 1998; Shepeleva, 2011, 2013a, 2018a, b, 2019, 2020, 2021; Land, Nilsson, 2012; Zaitseva, 2016]. Функции стекловидного тела также известны – светопроводящая, формообразующая, опорная и защитная [Charles, 1966; Messenger, 1981; Shepeleva, 2011, 2013a, 2019]. В то же время свойства стекловидного тела почти не исследованы. Отдельные работы, посвященные изучению свойств стекловидного тела, отсутствуют. В работах, направленных на исследование строения глаз, либо упоминается присутствие стекловидного тела без описания свойств, либо

Введение

Почти все известные виды брюхоногих моллюсков имеют глаза, а подавляющее большинство этих видов – камерные глаза. Камерные глаза брюхоногих моллюсков состоят из нескольких компонентов: оболочки, образованной роговицей и глазной капсулой; зрачка фиксированного диаметра; хрусталика; стекловидного тела, окружающего хрусталик; неинвертированной четырехслойной сетчатки и зрительного нерва [Charles,

перечисляются его свойства, а зачастую – незначительная их часть, без соответствующего рассмотрения. В таких работах в меньшей степени отражены свойства стекловидного тела наземных легочных моллюсков и в большей степени – первичноводных морских *Caenogastropoda*. Также сравнительные исследования других компонентов глаз – хрусталика, роговицы и сетчатки – у наземных легочных и морских *Caenogastropoda* показали, что каждый компонент у наземных легочных моллюсков в связи с их выходом на сушу претерпел эволюционные изменения [Shepeleva, 2018a, b, 2020, 2021]. Так, хрусталики всех или некоторых видов наземных легочных моллюсков по сравнению с хрусталиками всех или некоторых видов морских *Caenogastropoda* утратили сферическую форму, асферическую форму передней преломляющей поверхности, пигментацию и градиент показателя преломления, а также приобрели расположение в глазной полости перпендикулярно оптической оси, больший размер относительно размера глазного бокала, более мягкую консистенцию и везикулы [Shepeleva, 2018a]. Роговица всех видов наземных легочных моллюсков стала толще по сравнению с роговицей всех видов морских *Caenogastropoda* благодаря появлению столбчатого эпителия вместо плоского и кубического [Shepeleva, 2018b]. Фоторецепторный аппарат сетчаток всех или некоторых видов наземных легочных моллюсков по сравнению с фоторецепторным аппаратом сетчаток всех или некоторых видов морских *Caenogastropoda* утратил фоторецепторные клетки смешанного и цилиарного цитологического типа и плоскую форму апикальной поверхности фоторецепторных клеток микровиллярного цитологического типа первого морфологического типа, а также приобрел фоторецепторные клетки микровиллярного цитологического типа второго или первого и второго морфологического типа, выпуклую коническую или в виде шляпки гриба или с коническим отростком форму апикальной поверхности фоторецепторных клеток микровиллярного цитологического типа первого морфологического типа и плоскую форму апикальной поверхности фоторецепторных клеток микровиллярного цитологического типа второго морфологического типа [Shepeleva, 2020]. Светоизолирующий аппарат сетчаток всех или некоторых видов наземных легочных моллюсков по сравнению со светоизолирующим аппаратом сетчаток всех или некоторых видов морских *Caenogastropoda* утратил форму апикальной поверхности пигментных клеток с единичным толстым пальцевидным отростком, цилиарный цитологический тип коротких тонких апикальных отростков пигментных клеток и их многократное ветвление, изоляцию друг от друга светочув-

ствительных частей фоторецепторных клеток при помощи единичных толстых пальцевидных отростков пигментных клеток, а также приобрел второй морфологический тип пигментных клеток и частичное погружение светочувствительных частей фоторецепторных клеток в пигментный слой сетчатки [Shepeleva, 2021]. Сравнительные исследования стекловидного тела камерных глаз наземных легочных и морских *Caenogastropoda* не проводились. Между тем, знания о свойствах и эволюционных изменениях стекловидного тела необходимы для создания наиболее полной характеристики как стекловидного тела, так и камерных глаз, а также для понимания их эволюции у брюхоногих моллюсков.

Цель работы – изучить стекловидное тело камерных глаз наземных брюхоногих легочных моллюсков. Экспериментальные задачи – изучить морфологические свойства стекловидного тела; оценить эволюционные изменения стекловидного тела.

Материалы и методы

Материалом для исследования служили взрослые особи шести 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) (Helicidae), 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. Моллюсков содержали в террариумах с почвой при комнатной температуре и естественном световом режиме, кормили листьями одуванчиков.

Исследования *in vitro*

Препараты стекловидного тела вместе с хрусталиками готовили с использованием физиологического раствора под бинокулярным микроскопом Carl Zeiss и фотографировали при помощи светового микроскопа Zeiss AxioPhot. Для каждого вида моллюска исследовали 10 препаратов.

Гистология

В качестве материала для световой и трансмиссионной электронной микроскопии использовали глазные щупальца моллюсков, адаптированных к темноте. Щупальца последовательно фиксировали в 2,5%-ном растворе глутарового

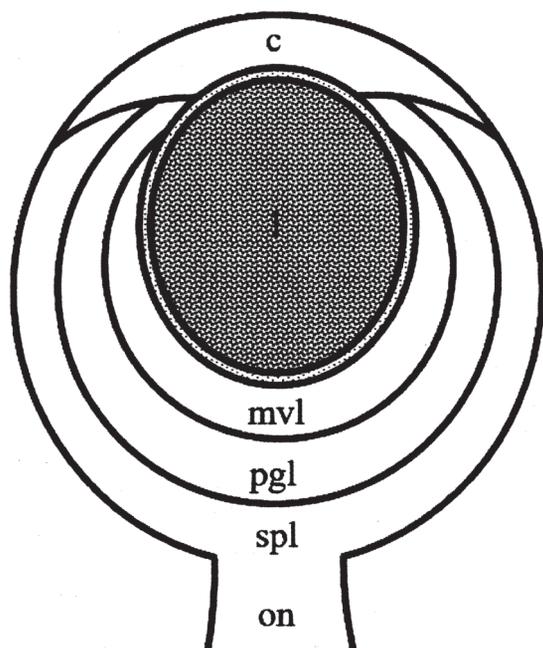


РИС. 1. Схематичное изображение камерного глаза наземных брюхоногих легочных моллюсков. Сокращения: с – роговица; l – хрусталик, окруженный слоем стекловидного тела; mvl – микровиллярный слой сетчатки; on – зрительный нерв; pgl – пигментный слой сетчатки; spl – соматический и плексиформный слой сетчатки.

FIG. 1. Schematic drawing of the camera-like eye of terrestrial gastropod pulmonate molluscs. Abbreviation: 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.

альдегида на 0,1 М s-коллидиновом 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 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, 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. Для каждого вида моллюска изучали срезы, полученные от 10 глаз.

Исследования выполняли в соответствии с Международными рекомендациями по проведению медико-биологических исследований с

использованием животных, принятыми Советом международных медицинских научных организаций в 1985 г.

Результаты

В полости глаз *A. rufus*, *C. laminata*, *M. incarnata*, *H. lapicida*, *A. arbustorum* и *C. hortensis* находится стекловидное тело. Исследования *in vitro*, а также изучение глаз на полутонких и ультратонких срезах показывают, что у всех видов моллюсков стекловидное тело окружает хрусталик в виде слоя, в котором можно выделить две разные по объему части: меньшую переднюю и большую заднюю. Передняя часть слоя стекловидного тела лежит между хрусталиком и роговицей. На полутонких срезах глаз она выглядит свободной от каких-либо включений. На ультратонких срезах заметно, что в стекловидное тело в большей или меньшей степени проникают выросты цитоплазматической мембраны, отходящие от апикальной поверхности тел клеток роговицы. Задняя часть слоя стекловидного тела располагается между хрусталиком и пигментным слоем сетчатки. На полутонких и/или ультратонких срезах видно, что почти на всю толщину слоя стекловидного тела в него погружены длинные пучки микровилл фоторецепторных клеток первого типа и на гораздо меньшую толщину – короткие пучки микровилл фоторецепторных клеток второго типа, которые в совокупности образуют микровиллярный слой сетчатки, а также короткие отростки пигментных клеток, которые находятся в этом слое сетчатки. Не имеющая включений область задней части слоя стекловидного тела вместе с его передней частью образуют вокруг хрусталика тонкий слой, который может быть различим на срезах и который обычно изображают на рисунках глаз (Рис. 1).

Исследования *in vitro* и изучение глаз на ультратонких срезах показывают, что стекловидное тело представляет собой прозрачное бесцветное вещество, имеющее гелеобразную консистенцию и зернистую структуру (Табл. 1; Рис. 2, 3).

Обсуждение

У исследованных в настоящей работе видов наземных легочных моллюсков стекловидное тело расположено в глазной полости вокруг хрусталика: меньшая его часть отделяет хрусталик от роговицы, большая – от пигментного слоя сетчатки. Такой же принцип расположения стекловидного тела в полости глаз характерен для всех изученных видов наземных легочных моллюсков и первичноводных морских Caenogastropoda. У *A. rufus*, *C. laminata*, *M. incarnata*, *H. lapicida*, *A. arbustorum* и *C. hortensis* в стекловидном теле

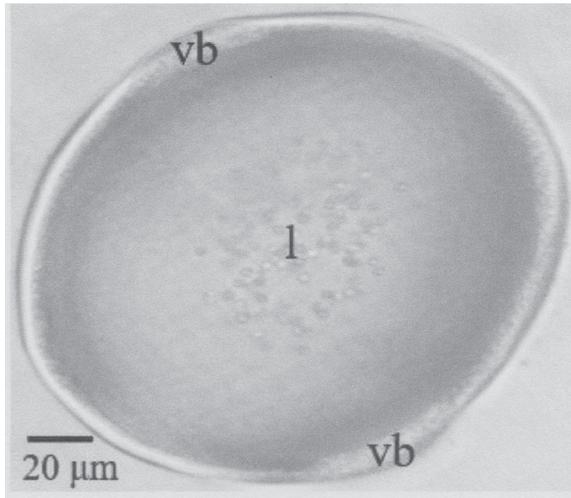


РИС. 2. Изолированный хрусталик, окруженный слоем стекловидного тела, у наземного брюхоногого легочного моллюска *Arianta arbustorum*. Сокращения: l – хрусталик; vb – стекловидное тело.

FIG. 2. The isolated lens, surrounded by a layer of the vitreous body, at the terrestrial gastropod pulmonate mollusc *Arianta arbustorum*. Abbreviation: l – lens; vb – vitreous body.

находятся части клеток разных компонентов глаз: со стороны роговицы – выросты цитоплазматической мембраны ее клеток, со стороны сетчатки – светочувствительные части фоторецепторных клеток первого и второго типа, представленные пучками микровилл разной длины, и короткие отростки пигментных клеток. В целом включения аналогичного характера наблюдаются в стекловидном теле всех исследованных видов наземных легочных моллюсков и морских Caenogastropoda. Однако, у морских Caenogastropoda по сравнению с наземными легочными моллюсками обнаруживаются некоторые отличия, связанные с разнообразием клеточного состава фоторецепторного аппарата: с отсутствием второго морфологического типа фоторецепторных клеток микровиллярного цитологического типа, как у *Littorina scutulata* (Gould, 1848) [Mayes, Hermans, 1973]; с присутствием только первого морфологического типа фоторецепторных клеток смешанного цитологического типа, как у *Aporrhais pespelecani* (Linnaeus, 1758) [Blumer, 1996]; с присутствием второго морфологического типа фоторецепторных клеток цилиарного цитологического типа вместо второго морфологического типа фоторецепторных клеток микровиллярного цитологического типа, как у *Tritia obsoleta* (Say, 1822) [Gibson, 1984]; с присутствием второго морфологического типа фоторецепторных клеток цилиарного цитологического типа дополнительно к первому и второму морфологическому типу фоторецепторных клеток микровиллярного ци-

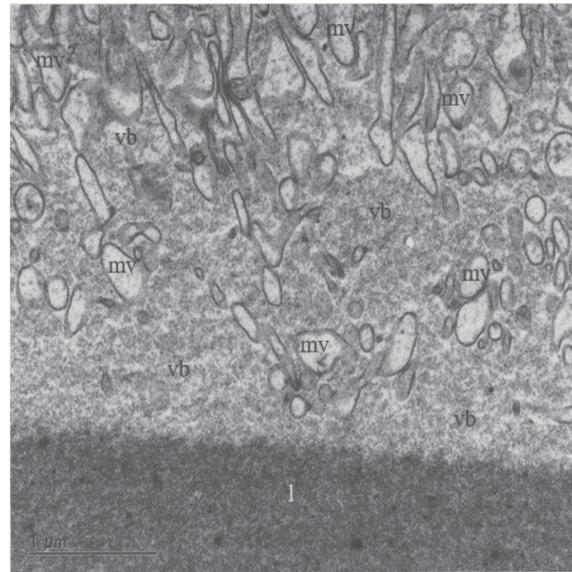


РИС. 3. Продольный ультратонкий срез участка глаза, показывающий область хрусталика, стекловидного тела и микровилл фоторецепторных клеток первого типа, у наземного брюхоногого легочного моллюска *Arion rufus*. Сокращения: l – хрусталик; vb – стекловидное тело; mv – микровиллы фоторецепторных клеток первого типа.

FIG. 3. A longitude ultrathin section of the eye area, showing the region of the lens, vitreous body and microvilli of photoreceptor cells of the first type, at the terrestrial gastropod pulmonate mollusc *Arion rufus*. Abbreviation: l – lens; vb – vitreous body; mv – microvilli of photoreceptor cells of the first type.

тологического типа, как у *Conomurex luhuanus* (Linnaeus, 1758) [Gillary, Gillary, 1979]. Поэтому в соответствии с клеточным составом фоторецепторного аппарата задняя часть слоя стекловидного тела камерных глаз морских Caenogastropoda содержит такие светочувствительные части фоторецепторных клеток, каждая из которых образована только микровиллами или микровиллами и ресничками одновременно, а также такие, одни из которых сформированы микровиллами, другие – ресничками [Shepeleva, 2020].

Предыдущие исследования показали, что толщина слоя стекловидного тела между задней поверхностью хрусталика и верхней границей микровиллярного слоя сетчатки, на котором создается изображение объектов окружающей среды, не превышает 1 мкм у *A. rufus*, *C. laminata*, *H. lapicida*, *A. arbustorum*, *C. hortensis* и 2 мкм – у *M. incarnata* [Shepeleva, 2006a, b, c]. Схожий объем, занимаемый стекловидным телом между хрусталиком и сетчаткой, наблюдается у всех изученных видов наземных легочных моллюсков и у одного вида морских Caenogastropoda – *L. scutulata* [Mayes, Hermans, 1973]. У остальных видов морских Caenogastropoda толщина этого

Табл. 1. Морфологические свойства стекловидного тела камерных глаз морских Caenogastropoda и наземных легочных моллюсков.

Table 1. Morphological properties of the vitreous body of the camera-like eyes of marine Caenogastropoda and terrestrial pulmonate mollusks.

Свойства стекловидного тела	Морские Caenogastropoda	Наземные легочные моллюски ¹	Наземные легочные моллюски ²
Расположение в глазной полости	вокруг хрусталика	вокруг хрусталика	вокруг хрусталика
Толщина слоя между хрусталиком и роговицей	небольшая	небольшая	небольшая
Толщина слоя между хрусталиком и пигментным слоем сетчатки	большая	большая	большая
Толщина слоя между хрусталиком и микровиллярным слоем сетчатки	большая, небольшая	небольшая	небольшая
Прозрачность	прозрачное	прозрачное	прозрачное
Пигментация	бесцветное	бесцветное	бесцветное
Консистенция	гелеобразная	гелеобразная	гелеобразная
Структура	зернистая	зернистая	зернистая

1 – данные для наземных легочных моллюсков из литературы; 2 – данные для *A. rufus*, *C. laminata*, *M. incarnata*, *H. lapicida*, *A. arbustorum* и *C. hortensis*.

слоя стекловидного тела и соответственно расстояние между задней поверхностью хрусталика и верхней границей микровиллярного слоя сетчатки значительно больше, особенно вдоль оптической оси глаза. В зависимости от размера глаза моллюска расстояние вдоль оптической оси может составлять 70 мкм, как у *Littorina littorea* (Linnaeus, 1758) [Seyer, 1992], или достигать 410 мкм, как у *Lobatus raninus* (Linnaeus, 1758) [Seyer, 1994]. Различие в длине обозначенного расстояния является одним из наиболее ярко выраженных различий между камерными глазами всех исследованных видов наземных легочных моллюсков и подавляющего большинства видов морских Caenogastropoda. Как было показано ранее, оно обусловлено функционированием глаз в разных средах – наземной и водной среде соответственно и связано с необходимостью формирования изображения в пределах микровиллярного слоя сетчатки. У наземных легочных моллюсков фокусное расстояние оптической системы глаза откладывается примерно от наружной поверхности роговицы, у морских Caenogastropoda – почти от центра хрусталика, который фактически является единственным преломляющим компонентом [Land, 1981; Land, Nilsson, 2012; Shepeleva, 2006c, 2018a]. Поэтому у наземных легочных моллюсков расстояние между задней поверхностью хрусталика и верхней границей микровиллярного слоя сетчатки может отсутствовать, тогда как у морских Caenogastropoda оно должно присутствовать. Тот факт, что морская Caenogastropoda *L. scutulata* [Mayes, Hermans, 1973] между хрусталиком и сетчаткой имеет расстояние, идентичное таковому у наземных легоч-

ных моллюсков, можно объяснить ее поведением в естественной среде обитания. Особи этого вида живут на скалах в верхней части приливно-отливной зоны, поэтому проводят больше времени вне воды, чем в воде. Толерантность к наземным условиям позволяет моллюскам быть активными как на затененной, так и на освещенной солнцем поверхности скал [Voltolina, Sacchi, 1990; Krebs, 2008; Rolán-Alvarez *et al.*, 2015]. Морфо-оптические и/или поведенческие исследования, посвященные выяснению того, что может видеть *L. scutulata*, отсутствуют. Однако рассматриваемое отклонение в строении глаза *L. scutulata* от типичного строения глаз других видов морских Caenogastropoda свидетельствует о том, что зрение может быть важно для этого моллюска. Даже таким медленно передвигающимся животным, как брюхоногие моллюски, зрение необходимо, например, для распознавания хищников, поиска пищи и особей своего вида, маневрирования в местах обитания [Seyer, 1998].

Для выполнения зрительной функции свет должен достичь сетчатки. Возможность прохождения световых лучей к сетчатке обеспечивается за счет прозрачности роговицы и хрусталика, а также стекловидного тела. У *A. rufus*, *C. laminata*, *M. incarnata*, *H. lapicida*, *A. arbustorum* и *C. hortensis* стекловидное тело прозрачное. В литературе это свойство стекловидного тела описано только у наземных легочных моллюсков – *Trochulus hispidus* (Linnaeus, 1758) [Shepeleva, 2008], *Helix lucorum* (Linnaeus, 1758) [Shepeleva, 2012] и *Succinea putris* (Linnaeus, 1758) [Shepeleva, 2015], а также у морских Caenogastropoda – *Littorina irrorata* (Say, 1822) [Hamilton *et al.*, 1983], *L. littorea* [Seyer,

1992] и *C. raninus* [Seyer, 1994]. У всех этих видов стекловидное тело является прозрачным [Hamilton *et al.*, 1983; Seyer, 1992, 1994; Shepeleva, 2008, 2012, 2015]. Известно, что прозрачность биологических тканей создается и поддерживается благодаря структурным свойствам и биохимическому составу, которые сводят к минимуму рассеяние света в них. Основные источники рассеяния света в биологических тканях следующие: различия в значениях показателей преломления между компонентами ткани, например, между цитоплазмой, клеточной мембраной и клеточными органеллами или основным веществом и коллагеновыми волокнами; размер компонентов, например, клеточных органелл, который должен быть меньше длины волны видимого излучения; расположение компонентов, например, волокон коллагена, которое должно быть упорядоченным; расстояние между компонентами, например, волокнами коллагена, которое не должно превышать длину волны видимого излучения [Johnsen, 2000, 2001; Simonenko, Tuchin, 2007; Sebag, 2008; Krasnikov *et al.*, 2013; Tuchin, 2015; Inyushin *et al.*, 2019]. Данные о физической основе прозрачности и некоторых рассматриваемых далее свойствах стекловидного тела для брюхоногих моллюсков и других беспозвоночных в литературе отсутствуют. Аналогичные данные имеются только для позвоночных, например, для человека. Так, у человека стекловидное тело является самой прозрачной средой глаза и представляет собой соединительную ткань из нескольких типов клеток и межклеточного вещества – волокон коллагена в растворе органических и неорганических соединений [Packer, Williams, 2003; Kleinberg *et al.*, 2011; Reva *et al.*, 2011]. Его прозрачность обусловлена рядом особенностей: очень небольшим числом клеток; уникальной структурой волокон коллагена, которая обеспечивает их небольшой диаметр; крайне низкой концентрацией макромолекулярных растворов; упорядоченным расположением длинных волокон коллагена; разделением длинных волокон коллагена при помощи молекул гиалуроновой кислоты, которая препятствует их объединению в волокна более крупного диаметра; наличием кристаллинов – многофункциональных водорастворимых белков [Swann, 1987; Sebag, 1989, 2008; Tomarev, Piatigorsky, 1996; Jester, 2008; Kleinberg *et al.*, 2011; Liu *et al.*, 2016; Lund-Andersen, Sander, 2011; Scalicky, 2016]. У всех исследованных на сегодняшний день видов брюхоногих моллюсков, в том числе у *A. rufus*, *C. laminata*, *M. incarnata*, *H. lapicida*, *A. arbustorum* и *C. hortensis*, других видов наземных легочных и морской Caenogastropoda, стекловидное тело не является соединительной тканью, а имеет секреторное происхождение [Eakin, 1972; Shepeleva, 2011, 2013a, 2019]. Поэтому у *A. rufus*, *C. laminata*,

M. incarnata, *H. lapicida*, *A. arbustorum* и *C. hortensis*, а также у других видов наземных легочных моллюсков и морских Caenogastropoda, при изучении ультраструктуры стекловидного тела клетки и волокна коллагена в нем не обнаружены. Биохимический состав стекловидного тела брюхоногих моллюсков неизвестен. Однако, известно, что у этих беспозвоночных стекловидное тело и хрусталик формируются одним и тем же секреторным материалом [Röhlich, Török, 1963; Eakin, Westfall, 1964; Eakin, Brandenburger, 1967; Eakin *et al.*, 1967; Gibson, 1984; Blumer, 1996]. На примере морского заднежаберного моллюска – слизня *Aplysia californica* (Cooper, 1863) показано, что хрусталик содержит кристаллины [Cox *et al.*, 1991; Tomarev, Piatigorsky, 1996]. Исследования, выполненные на морском легочном моллюске – слизне *Onchidium verriculatum* (Buchanan, 1800), позволяют полагать, что хрусталик может содержать мукополисахариды, или гликозаминогликаны, – углеводную часть протеогликанов, одним из основных представителей которых является гиалуроновая кислота [Nesmeyanov, Nesmeyanov, 1970; Katagiri, Katagiri, 1998]. Следовательно, с большой долей вероятности можно полагать, что стекловидное тело брюхоногих моллюсков, по меньшей мере, содержит белки из семейства кристаллинов и соединения из класса сложных белков – гликопротеинов [Nesmeyanov, Nesmeyanov, 1970; Piatigorsky, 2003]. На ослабление рассеяния света в стекловидном теле *A. rufus*, *C. laminata*, *M. incarnata*, *H. lapicida*, *A. arbustorum* и *C. hortensis*, всех других видов наземных легочных моллюсков и морской Caenogastropoda *L. scutulata* [Mayes, Hermans, 1973] может указывать его незначительная толщина вдоль оптической оси, благодаря которой через стекловидное тело проходит больше света [Johnsen, Widder, 1999; Johnsen, 2000]. Исходя из вышеизложенного можно заключить, что на данном этапе изучения стекловидного тела *A. rufus*, *C. laminata*, *M. incarnata*, *H. lapicida*, *A. arbustorum* и *C. hortensis* так же, как других видов наземных легочных моллюсков и морских Caenogastropoda, перечисленные выше очевидные источники рассеяния света в нем не обнаружены. Следовательно, вопрос о происхождении прозрачности стекловидного тела брюхоногих моллюсков пока остается открытым.

Прозрачное стекловидное тело *A. rufus*, *C. laminata*, *M. incarnata*, *H. lapicida*, *A. arbustorum* и *C. hortensis* бесцветно. В литературе это свойство стекловидного тела описано только у наземных легочных моллюсков – *T. hispidus* [Shepeleva, 2008], *H. lucorum* [Shepeleva, 2012], *S. putris* [Shepeleva, 2015]. У всех этих видов стекловидное тело бесцветное [Shepeleva, 2008, 2012, 2015]. Известно, что у беспозвоночных и позвоночных прозрачные и бесцветные компоненты глаз, такие

как роговица, хрусталик и стекловидное тело, хорошо пропускают свет в видимой части спектра электромагнитного излучения и соответственно слабо отражают, поглощают и рассеивают свет в этой части спектра [Douglas, Marshall, 1999; Johnsen, 2000, 2001; Simonenko, Tuchin, 2007; Bassnett *et al.*, 2011; Krasnikov *et al.*, 2013]. Эти компоненты могут пропускать ультрафиолетовое и инфракрасное излучение из части ближнего диапазона (315–390 и 760–1400 нм соответственно) с целью его восприятия фоторецепторными клетками или в разной степени ослаблять ультрафиолетовое и инфракрасное излучение из всего ближнего и части среднего диапазона (280–315 и 1400–3000 нм соответственно), а также поглощать ультрафиолетовое и инфракрасное излучение из части среднего и всего дальнего (100–280 и 3000–10⁶ нм соответственно) диапазона. В результате этого в глазах исследованных взрослых представителей беспозвоночных и позвоночных наблюдается полное поглощение ультрафиолетового излучения с длинами волн короче 300–310 нм из большей части среднего (280–315 нм) и всего дальнего (100–280 нм) диапазона и инфракрасного излучения с длинами волн длиннее 1400 нм из всего среднего (1400–3000 нм) и всего дальнего (3000–10⁶ нм) диапазона [Boettner, Walter, 1962; Tovée, 1995; Remé *et al.*, 1996; Douglas, Marshall, 1999; Packer, Williams, 2003; Rózanowska, Sarna, 2005; Shcherbakov *et al.*, 2013; Douglas, Jeffery, 2014; Cronin, Bok, 2016]. В непигментированных компонентах глаз поглощение такого излучения происходит при помощи поглощающих центров – хромофоров, в роли которых для ультрафиолетового излучения выступают фрагменты аминокислот белков, нуклеиновые кислоты и другие структурные элементы, а для инфракрасного излучения – молекулы воды [Remé *et al.*, 1996; van den Berg, Spekrijse, 1997; Douglas, Marshall, 1999; Kourkoumelis, Tzaphlidou, 2011; Krasnikov *et al.*, 2013]. Например, у человека прозрачное и бесцветное стекловидное тело пропускает более 90% видимого излучения в диапазоне от 390 до 760 нм, а поскольку отражением света от стекловидного тела можно пренебречь, то оставшаяся доля, которая составляет менее 10%, приходится на поглощенный и рассеянный свет. Стекловидное тело ослабляет ультрафиолетовое и инфракрасное излучение в диапазоне 300–390 и 760–1400 нм соответственно, а также полностью поглощает ультрафиолетовое излучение с длинами волн короче 300 нм за счет аскорбиновой кислоты и белков и инфракрасное излучение с длинами волн длиннее 1400 нм за счет воды, содержание которой достигает более 99% [Boettner, Walter, 1962; Remé *et al.*, 1996; Durchschlag *et al.*, 1999; Packer, Williams, 2003; Franze *et al.*, 2007; Kourkoumelis, Tzaphlidou, 2011; Hibbert *et al.*,

2015; Scalicky, 2016; Lee, 2019]. У *A. rufus*, *C. laminata*, *M. incarnata*, *H. lapicida*, *A. arbustorum* и *C. hortensis*, а также у других видов наземных легочных моллюсков и морских Caenogastropoda спектры светопропускания стекловидного тела не оценены. Однако, приспособленность глаз брюхоногих моллюсков к зрению в видимой части спектра электромагнитного излучения ($\lambda_{\text{max}} \approx 475\text{--}500$ нм) [Menzel, 1979; Land, Nilsson, 2012; Shepeleva, 2013a, 2018c, 2019], а также прозрачность и бесцветность их стекловидного тела указывают на то, что оно пропускает свет по меньшей мере в этой части спектра. В отношении количества пропущенного, а также отраженного, поглощенного и рассеянного света в видимой части спектра стекловидное тело моллюсков, по всей видимости, схоже со стекловидным телом человека. Данные о способности брюхоногих моллюсков воспринимать ультрафиолетовое и инфракрасное излучение из ближнего диапазона в литературе отсутствуют, поскольку в отличие от некоторых других беспозвоночных и позвоночных подобные исследования на брюхоногих моллюсках не проводились [Menzel, 1979; Land, Nilsson, 2012; Shepeleva, 2013a, 2018c; Lind *et al.*, 2014]. Что касается способности стекловидного тела брюхоногих моллюсков поглощать излучение с длинами волн короче 300–310 нм и длиннее 1400 нм, то нет оснований полагать, что она отличается от таковой других беспозвоночных и позвоночных животных. В этом случае поглощение ультрафиолетового излучения из большей части среднего и всего дальнего диапазона может происходить благодаря белкам, содержащим соответствующие хромофоры и входящим в состав стекловидного тела моллюсков. Поглощение инфракрасного излучения из всего среднего и всего дальнего диапазона может обеспечиваться достаточно высоким содержанием воды в стекловидном теле. Известно, что содержание воды в веществе коррелирует с его показателем преломления и, наоборот [Tuchin, 2010, 2015]. Например, у человека стекловидное тело содержит более 99% воды и имеет показатель преломления 1,336 [Atchison, Smith, 2000; Scalicky, 2016], роговица заключает в себе в среднем 78% воды при показателе преломления 1,376 [Atchison, Smith, 2000; Taylor *et al.*, 2015], а хрусталик содержит примерно 69 и 63% воды в периферической и центральной области при показателе преломления 1,386 и 1,406 соответственно [Fisher, Pettet, 1973; Atchison, Smith, 2000]. У *A. rufus*, *C. laminata*, *M. incarnata*, *H. lapicida*, *A. arbustorum* и *C. hortensis* показатель преломления стекловидного тела не определен так же, как у других видов наземных легочных моллюсков. У морских Caenogastropoda показатель преломления стекловидного тела оценен у двух видов. Так, у *L. littorea* средняя ве-

личина этого параметра составляет 1,38 [Newell, 1965], у *Littorina irrorata* – 1,36 [Hamilton *et al.*, 1983]. Поскольку наземные легочные моллюски и морские Caenogastropoda с камерными глазами принадлежат к одной группе – брюхоногие моллюски, а стекловидное тело рассматривается как среда для хрусталика, то нет оснований полагать, что показатель преломления стекловидного тела *A. rufus*, *C. laminata*, *M. incarnata*, *H. lapicida*, *A. arbustorum* и *C. hortensis* может существенно отличаться от показателя преломления стекловидного тела морских Caenogastropoda. Поэтому, исходя из содержания воды в разных компонентах глаза человека, а также из величины показателя преломления стекловидного тела человека и морских Caenogastropoda, можно предположить, что стекловидное *A. rufus*, *C. laminata*, *M. incarnata*, *H. lapicida*, *A. arbustorum* и *C. hortensis*, как и других видов брюхоногих моллюсков, содержит более 70–80% воды. Кроме того, достаточно высокое содержание воды и соответственно сравнительно невысокий показатель преломления стекловидного тела *A. rufus*, *C. laminata*, *M. incarnata*, *H. lapicida*, *A. arbustorum* и *C. hortensis* коррелируют с его гелеобразной консистенцией.

У *A. rufus*, *C. laminata*, *M. incarnata*, *H. lapicida*, *A. arbustorum* и *C. hortensis* стекловидное тело имеет гелеобразную консистенцию. Это свойство стекловидного тела описано только у наземных легочных моллюсков – *T. hispidus* [Shepeleva, 2008], *H. lucorum* [Shepeleva, 2012], *S. putris* [Shepeleva, 2015], и у морских Caenogastropoda – *C. luhuanus* [Gillary, Gillary, 1979], *L. irrorata* [Hamilton *et al.*, 1983], *L. littorea* [Seyer, 1992], *C. raninus* [Seyer, 1994]. У всех этих видов обнаружена консистенция стекловидного тела в виде геля [Gillary, Gillary, 1979; Hamilton *et al.*, 1983; Seyer, 1992, 1994; Shepeleva, 2008, 2012, 2015]. С химической точки зрения гели представляют собой дисперсные системы, состоящие из дисперсной фазы и дисперсионной среды. Дисперсная фаза – это одно или несколько веществ, суммарный объем которых меньше объема дисперсионной среды. Дисперсионная среда – это одно вещество, объем которого превосходит объем дисперсной фазы и в котором эта фаза распределена [Isaicheva, 2016]. Например, у человека стекловидное тело является гелем. Его дисперсную фазу в основном составляют длинные волокна коллагена и молекулы гиалуроновой кислоты, которые вместе придают ему гелеобразную консистенцию, тогда как дисперсионной средой служит вода, из-за чего стекловидное тело человека принадлежит к категории гидрогелей [Reva *et al.*, 2017; Scalicky, 2016; Shafaie *et al.*, 2018]. Если рассматривать стекловидное тело брюхоногих моллюсков как гель, то достоверно назвать вещества, которые образуют

его дисперсную фазу, пока не представляется возможным. Ранее указывалось, что у *A. rufus*, *C. laminata*, *M. incarnata*, *H. lapicida*, *A. arbustorum* и *C. hortensis*, а также у других видов наземных легочных моллюсков и морских Caenogastropoda, при визуальном изучении стекловидного тела волокна коллагена в нем не обнаружены и биохимический состав не определен. Тем не менее, стекловидное тело, по меньшей мере, должно содержать кристаллины и может содержать мукополисахариды, которые и составят его дисперсную фазу. Что касается дисперсионной среды, то если предположение о том, что стекловидное тело моллюсков содержит более 70–80% воды верно, то тогда его дисперсионной средой следует считать воду, а само стекловидное тело отнести к категории гидрогелей.

Как упоминалось выше, стекловидное тело у *A. rufus*, *C. laminata*, *M. incarnata*, *H. lapicida*, *A. arbustorum* и *C. hortensis*, а также у других видов наземных легочных моллюсков и морских Caenogastropoda имеет секреторное происхождение. Последнее, по всей видимости, обуславливает его зернистую структуру. Стекловидное тело образуется из веществ, которые синтезируются в клетках роговицы и пигментных клетках сетчатки, а потом секретируются и транспортируются в полость глаз при помощи отростков этих клеток. Это было показано на примере наземных улиток *Helix pomatia* (Linnaeus, 1758) [Röhlich, Török, 1963] и *Helix aspersa* (Müller, 1774) [Eakin, Westfall, 1964; Eakin, Brandenburger, 1967], морских Caenogastropoda – *T. obsoleta* [Gibson, 1984] и *A. pespelecani* [Blumer, 1996], а также голожаберного моллюска *Hermisenda crassicornis* (Eschscholtz, 1831) [Eakin *et al.*, 1967]. Клетки роговицы и пигментные клетки сетчатки глаз *A. rufus*, *C. laminata*, *M. incarnata*, *H. lapicida*, *A. arbustorum* и *C. hortensis* не исследованы на наличие секреторных везикул. Но, поскольку в полости глаз моллюсков стекловидное тело находится в окружении этих клеток, следует полагать, что так же, как у других видов брюхоногих моллюсков, источником строительного материала для стекловидного тела *A. rufus*, *C. laminata*, *M. incarnata*, *H. lapicida*, *A. arbustorum* и *C. hortensis* являются клетки роговицы и пигментные клетки сетчатки. Зернистая структура стекловидного тела, наблюдаемая у названных видов, характерна для всех изученных видов наземных легочных моллюсков и морских Caenogastropoda. У одних видов моллюсков она описана в литературе, у других видов – не описана, но хорошо различима на фотографиях ультратонких срезов глаз. К первым относятся наземные легочные моллюски – *H. aspersa* [Eakin, Westfall, 1964], *Athoracophorus bitentaculatus* (Quoy et Gaimard, 1832) [Eakin *et al.*, 1980], *Cepaea nemoralis*

Табл. 2. Сходства и различия в морфологических свойствах стекловидного тела камерных глаз морских Caenogastropoda и наземных легочных моллюсков (для наземных легочных моллюсков включены оригинальные данные для *A. rufus*, *C. laminata*, *M. incarnata*, *H. lapicida*, *A. arbustorum*, *C. hortensis* и данные литературы для других изученных видов этой группы моллюсков).

Table 2. Similarities and differences in morphological properties of the vitreous body of the camera-like eyes of marine Caenogastropoda and terrestrial pulmonate mollusks (data for terrestrial pulmonates include original data on *A. rufus*, *C. laminata*, *M. incarnata*, *H. lapicida*, *A. arbustorum*, *C. hortensis* and published data on other studied species of this group).

Свойства стекловидного тела	Сходства и различия
Расположение в глазной полости	+
Толщина слоя между хрусталиком и роговицей	+
Толщина слоя между хрусталиком и пигментным слоем сетчатки	+
Толщина слоя между хрусталиком и микровиллярным слоем сетчатки	+/-
Прозрачность	+
Пигментация	+
Консистенция	+
Структура	+

(Linnaeus, 1758) и *T. hispidus* [Bobkova et al., 2004], а также морская Caenogastropoda – *A. pespelecani* [Blumer, 1996]. Ко вторым принадлежат наземные легочные моллюски – *H. pomatia* [Schwalbach et al., 1963] и слизень *Meghimatium fruhstorferi* (Collinge, 1901) [Chang et al., 1998], а также морские Caenogastropoda – *L. littorea* [Seyer, 1992] и *L. raninus* [Seyer, 1994]. Исследования, выполненные на *H. pomatia* [Röhlich, Török, 1963], *H. aspersa* [Eakin, Westfall, 1964; Eakin, Brandenburger, 1967], *A. pespelecani* [Blumer, 1996] и *H. crassicornis* [Eakin et al., 1967], показали, что материал, который синтезируется в клетках роговицы и пигментных клетках сетчатки и который заключен в секреторных везикулах, обладает зернистостью и похож на тот материал, из которого формируется стекловидное тело. Поэтому можно считать, что зернистость стекловидного тела брюхоногих моллюсков, в том числе *A. rufus*, *C. laminata*, *M. incarnata*, *H. lapicida*, *A. arbustorum* и *C. hortensis*, отражает его биохимические свойства.

Заключение

В настоящей работе у наземных легочных моллюсков *A. rufus*, *C. laminata*, *M. incarnata*, *H. lapicida*, *A. arbustorum* и *C. hortensis* были изучены следующие морфологические свойства стекловидного тела камерных глаз: расположение в глазной полости; толщина слоя между хрусталиком и роговицей, хрусталиком и пигментным слоем сетчатки, хрусталиком и микровиллярным слоем сетчатки; прозрачность; пигментация; консистенция и структура. Также все перечисленные свойства были рассмотрены в ходе сравнительного анализа с другими видами наземных легочных моллюсков и морских Caenogastropoda. Полученные результаты показывают, что по

всем изученным свойствам стекловидное тело *A. rufus*, *C. laminata*, *M. incarnata*, *H. lapicida*, *A. arbustorum* и *C. hortensis* схоже как между собой, так и со всеми другими видами наземных легочных моллюсков и единственным видом морских Caenogastropoda. От подавляющего большинства видов морских Caenogastropoda стекловидное тело *A. rufus*, *C. laminata*, *M. incarnata*, *H. lapicida*, *A. arbustorum* и *C. hortensis* наравне с другими видами наземных легочных моллюсков отличается только одним свойством – толщиной слоя между хрусталиком и микровиллярным слоем сетчатки, которая стала меньше (Табл. 2). Это связано с необходимостью функционирования глаз наземных легочных моллюсков в наземной среде: Среди изученных ранее компонентов камерных глаз наземных легочных моллюсков, таких как хрусталик, роговица и сетчатка, стекловидное тело этих моллюсков по сравнению с морскими Caenogastropoda претерпело самые незначительные изменения [Shepeleva, 2018a, b, 2020, 2021].

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы фундаментальных научных исследований государственных академий на 2013–2020 годы (ГПИ-14, раздел 63), 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, проф. Э.Дж. Ворранта за предоставленную возможность проведения исследований на кафедре биологии клетки и организма Университета 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

- Andrew R.J., Savage H. 2000. Appetitive learning using visual conditional stimuli in the pond snail, *Lymnaea stagnalis*. *Neurobiology of Learning and Memory*, 73: 258–273.
- Atchison D.A., Smith G. 2000. *Optics of the human eye*. Butterworth-Heinemann, Oxford, 269 p.
- Bassnett S., Shi Y., Vrensen G.F.J.M. 2011. Biological glass: structural determinants of eye lens transparency. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 366: 1250–1264.
- Berg T.J.T.P. van den, Spekreijse H. 1997. Near infrared light absorption in the human eye media. *Vision Research*, 37(2): 249–253.
- 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.
- Boettner E.A., Walter J.R. 1962. Transmission of the ocular media. *Investigative Ophthalmology and Visual Science*, 1(6): 776–783.
- 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.
- 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.
- Chelazzi G., Vannini M. 1976. Researches on the coast of Somalia. The shore and dune of Sar Uanle. 9. Coastward orientation after displacement in *Nerita textiles* Dillwyn (Gastropoda, Prosobranchia). *Monitoring of Zoology in Italy*, 7: 161–178.
- Cox R.L., Glick D.L., Strumwasser F. 1991. Isolation and protein sequence identification of *Aplysia californica* lens crystallins. *Biological Bulletin*, 181: 333–335.
- Cronin T.W., Bok M.J. 2016. Photoreception and vision in the ultraviolet. *Journal of Experimental Biology*, 219: 2790–2801.
- Douglas R.H., Jeffery G. 2014. The spectral transmission of ocular media suggests ultraviolet sensitivity is widespread among mammals. *Proceedings of the Royal Society B*, 281: 20132995
- Douglas R.H., Marshall N.J. 1999. A review of vertebrate and invertebrate ocular filters. In: Archer S.N., Djamgoz M.B.A., Loew E.R., Partridge J.C., Vallerga S. (Eds). *Adaptive Mechanisms in the Ecology of Vision*. Springer, Dordrecht, The Netherlands: 95–162.
- Durchschlag H., Fochler C., Abraham K., Kulawik B. 1999. Radiation effects on eye components. *Radiation Physics and Chemistry*, 55(5–6): 691–697.
- 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.
- 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 J.A. 1964. Further observations on the fine structure of some invertebrate eyes. *Zeitschrift für Zellforschung und Mikroskopische Anatomie*, 62: 310–332.
- Eakin R.M., Westfall J.A., Dennis M.J. 1967. Fine structure of the eye of a nudibranch mollusc, *Hermisenda crassicornis*. *Journal of Cell Science*, 2: 349–358.
- Evans F. 1961. Responses to disturbance of the periwinkle *Littorina punctata* (Gmelin) on a shore in Ghana. *Proceedings of Zoological Society London*, 137: 393–402.
- Fisher R.F., Pettet B.E. 1973. Presbyopia and the water content of the human crystallin lens. *Journal of Physiology*, 234: 443–447.
- Franze K., Grosche J., Skatchkov S.N., Schinkinger S., Foja C., Schild D., Uckermann O., Travis K., Reichenbach A., Guck J. 2007. Müller cells are living optical fibers in the vertebrate retina. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(20): 8287–8292.
- 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. 1977. Daily movements and visual location of plant stems by *Littorina irrorata* (Mollusca: Gastropoda). *Marine Behaviour and Physiology*, 4: 293–304.
- Hamilton P.V. 1978. The role of vision in adaptive orientated movements of *Littorina irrorata* (Mollusca: Gastropoda) when displaced from their natural habitat. *Marine Behaviour and Physiology*, 5: 255–271.
- 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.
- Hamilton P.V., Winter M.A. 1982. Behavioural responses to visual stimuli by the snail *Littorina irrorata*. *Animal Behaviour*, 30: 725–760.
- Hamilton P.V., Winter M.A. 1984. Behavioural responses to visual stimuli by the snails *Tectarius muricatus*, *Turbo castanea* and *Helix aspersa*. *Animal Behaviour*, 32: 51–57.
- Hermann H.T. 1968. Optic guidance of locomotor behaviour in the land snail *Otala lactea*. *Vision Research*, 8: 601–612.
- Hibbert S.A., Watson R.E.B., Gibbs N.K., Costello P., Baldock C., Weiss, A.S., Griffiths C.E.M., Sherratt M.J. 2015. A potential role for endogenous proteins as sacrificial sunscreens and antioxidants in human tissues. *Redox Biology*, 5: 101–113.
- Inyushin M., Meshalkina D., Zueva L., Zayas-Santiago

- A. 2019. Tissue transparency in vivo. *Molecules*, 24: 1–13.
- Isaicheva L.A. 2016. *Colloidal chemistry*. FGBOU VO Saratov GAU, Saratov, 47p. [In Russian].
- Jester J.V. 2008. Corneal crystallins and the development of cellular transparency. *Seminars in Cell and Developmental Biology*, 19(2): 82–93.
- Johnsen S. 2000. Transparent animals. *Scientific American*, 199: 80–89.
- Johnsen S. 2001. Hidden in plain sight: the ecology and physiology of organismal transparency. *Biology Bulletin*, 201: 301–318.
- Johnsen S., Widder E. 1999. The physical basis of transparency in biological tissue; ultrastructure and the minimization of light scattering. *Journal of Theoretical Biology*, 199: 181–198.
- Katagiry N., Katagiry Y. 1998. Fine structure of the dioptric apparatus in the stalk eye of *Onchidium verriculatum* (Gastropoda, Stylommatophora): a distinct lamellar substructure of the lens. *Zoomorphology*, 118: 13–21.
- Kleinberg T.T., Tzekov R.T., Stein L., Ravi N., Kaushal S. 2011. Vitreous substitutes: a comprehensive review. *Survey of Ophthalmology*, 56(4): 300–323.
- Kourkoumelis N., Tzaphlidou M. 2011. Eye safety related to near infrared radiation exposure to biometric devices. *The Scientific World Journal*, 11: 520–528.
- Krasnikov I.V., Privalov V.E., Seteikin A.Yu., Fotiadi A.E. 2013. Propagation of optical radiation in biological tissues. *St. Petersburg State University Bulletin*, 11 (4): 202–217. [In Russian].
- Krebs C. 2008. *The ecological world view*. University of California Press, Los Angeles, 592 p.
- 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.
- Lee W.J. 2019. *Vitamin C in Human Health and Disease*. Springer, Dordrecht, 184 p.
- Lind O., Mitkus M., Olsson P., Kelber A. 2014. Ultraviolet vision in birds: the importance of transparent eye media. *Proceedings of the Royal Society B*, 281: 20132209.
- Liu T., Bouhenni R.A., Dufresne C.P., Semba R.D., Edward D.P. 2016. Differential expression of vitreous proteins in young and mature New Zealand white rabbits. *PLOS ONE*, 11(4): 1–15.
- Lund-Andersen H., Sander B. 2011. In: Levin L.A., Nilsson S.F.E., Ver Hoeve J., Wu S.M. (Eds). *Adler's Physiology of the Eye*. Elsevier, Edinburgh, Scotland: 164–181.
- Mayes M., Hermans C.O. 1973. Fine structure of the eye of the prosobranch mollusk *Littorina scutulata*. *The Veliger*, 16(2): 166–171.
- Menzel R. 1979. Spectral sensitivity and colour vision in invertebrates. In: Autrum H. (Ed.). *Comparative Physiology and Evolution of Vision in Invertebrates*. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, Germany: 504–566.
- 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.
- Nesmeyanov A.N., Nesmeyanov N.A. 1970. *The beginnings of organic chemistry*. Chemistry, Moscow. 824 p. [In Russian].
- Newell G.E. 1965. The eye of *Littorina littorea*. *Proceeding of the Zoological Society of London*, 144: 75–86.
- Packer O., Williams D.R. 2003. Light, the retinal image, and photoreceptors. In: Shevell S. (Ed.). *The Science of Color*. Elsevier, Boston, USA: 41–102.
- Piatigorsky J. 2003. Gene sharing, lens crystallins and speculations on an eye/ear evolutionary relationship. *Integrative and Comparative Biology*, 43: 492–499.
- Remé C., Reinboth J., Clausen M., Hafezi F. 1996. Light damage revisited: converging evidence, diverging views? *Graefe's Archive for Clinical and Experimental Ophthalmology*, 234: 2–11.
- Reva G.V., Lemeshko T.N., Albrandt K.F., Mozhilevs-kaya E.S., Baldaev S.N., Vershinina S.S., Poleshchuk T.S., Indik M.V., Kostyuk N.V., Nikolaenko G.A., Reva I.V. 2017. Development, structure, pathology and biochemistry of the vitreous body of the human eye. *Modern Problems of Science and Education*, 5: 1–11 [In Russian].
- Reva I.V., Yamamoto T., Reva G.V. 2011. Phenotypes the hyalocytes differens in vitreous body of the human eyes. *Fundamental Research*, 11(1): 114–121 [In Russian].
- Röhlich P., Török L.J. 1963. Die Feinstruktur des Auges der Weinbergschnecke (*Helix pomatia* L.). *Zeitschrift für Zellforschung*, 60: 348–368.
- Rolán-Alvarez E., Austin C.J., Boulding E.G. 2015. The contribution of the genus *Littorina* to the field of evolutionary ecology. *Oceanography and Marine Biology*, 53: 157–214.
- Rózanowska M., Sarna T. 2005. Light-induced damage to the retina: role of rhodopsin chromophore revisited. *Photochemistry and Photobiology*, 81: 1305–1330.
- Scalicky S.E. 2016. *Ocular and visual physiology*. Springer, Singapore, 365 p.
- Schwalbach G., Lickfeld G.K., Hahn M. 1963. Der mikromorphologische Aufbau des Linsenauges der Weinbergschnecke (*Helix pomatia* L.). *Protoplasma*, 56: 242–273.
- Sebag J. 1989. *The vitreous*. Springer-Verlag, New York, 173 p.
- Sebag J. 2008. To see the invisible: the quest of imaging vitreous. In: Meyer C.H. (Ed.). *Vital Dyes in Vitreoretinal Surgery*. Karger, Switzerland: 5–28.
- Seyer J.-O. 1992. Resolution and sensitivity in the eye of the winkle *Littorina littorea*. *Journal of Experimental Biology*, 170: 57–69.
- 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.
- Seyer J.-O. 1998. *Comparative optics of prosobranch eyes*: PhD thesis for doctorate degree. Lund University, Lund, 86 p.
- Shafaie S., Huttera V., Browna M.B., Cooka M.T., Chaua D.Y.S. 2018. Diffusion through the ex vivo vitreal body – Bovine, porcine, and ovine models are poor surrogates for the human vitreous. *International Journal of Pharmaceutic*, 550: 207–215.
- Shcherbakov D., Knörzer A., Espenhahn S., Hilbig R., Haas U., Blum M. 2013. Sensitivity differences in

- fish offer near-infrared vision as an adaptable evolutionary trait. *PLOS ONE*, 8(5): 1–11.
- Shepeleva I.P. 2006a. 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. 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 *Arianta arbustorum* and *Cepaea hortensis* (Pulmonata: Stylommatophora) with similar light preferences. *Sensory Systems*, 20(1): 59–67 [In Russian].
- Shepeleva I.P. 2008. Structure and optical properties of the eye of terrestrial gastropod snail *Trichia hispida* (Linn, 1758) (Pulmonata: Stylommatophora) from South Sweden. *Invertebrate Zoology*, 5(20): 173–180 [In Russian].
- Shepeleva I.P. 2011. Camera-like eyes of gastropod mollusks. *Mordovia University Bulletin*, 4: 230–239 [In Russian].
- Shepeleva I.P. 2012. The eye of the terrestrial pulmonate mollusk *Helix lucorum* L. (Stylommatophora, Helicidae) *in vitro*. *Materials of the V-th All-Russian medical and biological conference of young scientists "Symbiosis-Russia 2012" with international participation*. Tver: 407–409 [In Russian].
- Shepeleva I.P. 2013a. A comparative analysis of the camera-like eyes of gastropod mollusks and humans. *Sensory systems*, 27(4): 317–326 [In Russian].
- Shepeleva I.P. 2013b. The visual acuity of a gastropod pulmonate mollusc *Radix peregra* (Müller, 1774) (Basommatophora, Lymnaeidae). *Ruthenica, Russian Malacological Journal*, 23(2): 171–175.
- Shepeleva I.P. 2015. Structure and optical properties of the camera eye of gastropod pulmonate mollusk *Succinea putris* (Linnaeus, 1758) (Stylommatophora, Succineidae). *Ruthenica, Russian Malacological Journal*, 25(1): 11–14.
- Shepeleva I.P. 2018a. 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. 2018b. 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. 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. 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].
- Shepeleva I.P. 2021. Light-insulating apparatus of the camera-like eye of the terrestrial gastropod mollusk *Arion rufus* (Heterobranchia, Stylommatophora). *Ruthenica, Russian Malacological Journal*, 31(1): 39–49 [In Russian].
- Simonenko G.V., Tuchin V.V. 2007. *Optical properties of biological tissues*. Saratov University Press, Saratov, 48 p. [In Russian].
- Swann D.A. 1987. Biochemistry of the vitreous. In: Schepens C.L., Neetens A. (Eds). *The Vitreous and Vitreoretinal Interface*. Springer-Verlag, New York, USA: 59–72.
- Taylor Z.D., Garritano J., Sung S., Bajwa N., Nowroozi B., Tewari P., Sayre J., Hubschman J-P., Deng S., Brown E.R., Grundfest W.S. 2015. THz and mm-wave sensing of corneal tissue water content: electromagnetic modelling and analysis. *IEEE Transactions on Terahertz Science and Technology*, 5(2): 170–183.
- Tomarev S.I., Piatigorsky J. 1996. Lens crystallins of invertebrates. Diversity and recruitment from detoxification enzymes and novel proteins. *European Journal of Biochemistry*, 235, 449–465.
- Tovée M.J. 1995. Ultra-violet photoreceptors in the animal kingdom: their distribution and function. *Trends in Ecology and Evolution*, 10(11): 455–460.
- Tuchin V.V. 2010. *Lasers and fiber optics in biomedical research*. Fizmatlit, Moscow, 488 p.
- Tuchin V.V. 2015. Tissue optics and photonics: light-tissue interaction. *Journal of Biomedical Photonics and Engineering*, 1(2): 98–134.
- Voltolina D., Sacchi C.F. 1990. Field observations on the feeding habits of *Littorina scutulata* Gould and *L. sitkana* Philippi (Gastropoda, Prosobranchia) of southern Vancouver Island (British Columbia, Canada). *Hydrobiologia*, 193: 147–154.
- Zaitseva O.V. 2016. Stability, variability, and parallelisms in the development of distant sensory systems: olfactory and visual systems in the phylogeny and ontogeny of gastropods. *Biology Bulletin*, 43(3): 195–207.
- Zanforlin M. 1976. Observations on the visual perception of the snail *Euparipha pisana* (Müller). *Bolletino di Zoologia*, 43(3): 303–315.
- Zhukov V.V., Baikova I.B. 2001. Influence of visual stimuli on choice of direction of movement in *Achatina fulica*. *Sensory Systems*, 15(2): 133–138.
- Zhukov V.V., Bobkova M.V., Vakolyuk I.A. 2002. Eye structure and vision in the freshwater lung mollusk *Planorbarius corneus*. *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology*, 38(4): 419–430.