

Зрачок 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.

Университет Лунда, Хельгонавэген, 3, Лунд, 22362, ШВЕЦИЯ.

E-mail: i.p.shepeleva@yandex.ru

РЕЗЮМЕ. У наземных легочных брюхоногих моллюсков *Cochlodina laminata*, *Monachoides incarnata*, *Helicigona lapicida*, *Arianta arbustorum*, *Cepaea hortensis*, *Trochulus hispidus* и *Succinea putris* впервые изучены морфологические свойства зрачка камерных глаз: расположение, пространственная ориентация, изменение пространственной ориентации, строение, форма, изменение формы, относительный размер, изменение относительного размера. В работе использовано несколько методов: приготовления препаратов изолированных глаз, приготовления гистологических препаратов глаз, световой микроскопии, морфометрического анализа, статистического анализа, расчетов. Все изученные морфологические свойства зрачка камерных глаз *C. laminata*, *M. incarnata*, *H. lapicida*, *A. arbustorum*, *C. hortensis* и *T. hispidus* схожи с аналогичными морфологическими свойствами зрачка камерных глаз других видов наземных легочных. Одно из изученных морфологических свойств зрачка камерного глаза *S. putris* – относительный размер – отличается от аналогичного морфологического свойства зрачка камерных глаз других видов наземных легочных.

[https://doi.org/10.35885/ruthenica.2023.33\(3\).1](https://doi.org/10.35885/ruthenica.2023.33(3).1)

The pupil 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.

Lund University, Helgonavägen 3, Lund, 22362, SWEDEN.

E-mail: i.p.shepeleva@yandex.ru

ABSTRACT. In terrestrial pulmonate gastropods *Cochlodina laminata*, *Monachoides incarnata*, *Helicigona lapicida*, *Arianta arbustorum*, *Cepaea hortensis*, *Trochulus hispidus* and *Succinea putris*, the morphological properties of the pupil of camera-like eyes were studied for the first time: location, spatial orientation, change in spatial orientation, structure, shape, shape change, relative size, change in relative size. Several methods were used in the work: making of preparations of isolated eyes, making of histological preparations of eyes, light microscopy, morphometric analysis, statistical analysis, calculations. All the studied morphological properties of the pupil of the camera-like eyes of *C. laminata*, *M. incarnata*, *H. lapicida*, *A. arbustorum*, *C. hortensis* and *T. hispidus* are similar to the analogous morphological properties of the pupil of the camera-like eyes of other species of terrestrial pulmonates. One of the studied morphological properties of the pupil of the

camera-like eye of *S. putris* – the relative size – differs from the analogous morphological property of the pupil of the camera-like eyes of other species of terrestrial pulmonates.

Введение

Брюхоногие моллюски (Gastropoda) – единственная группа моллюсков (Mollusca), представители которой обитают как в водной, так и в наземной среде [Sharova, 2002; Ponder *et al.*, 2020]. Преобладающее большинство видов брюхоногих моллюсков для обеспечения своей жизнедеятельности использует информацию, поступающую от глаз [Fraenkel, Gunn, 1940; Land, 1981; Messenger, 1981; Seyer, 1998; Chase, 2002; Zieger, Meyer-Rochow, 2008; Shepeleva, 2009, 2011a, 2013a, b, c; Land, Nilsson, 2012]. Брюхоногим моллюскам, населяющим водную среду, свойственно три типа глаз: пигментный бокал, как у морской *Patella* sp. (Patellogastropoda); диафрагмальный глаз, как у морского *Haliotis discus* Reeve, 1846 (Vetigastropoda); камерный глаз, который является самым распространенным, как у морского Caenogastropoda *Littorina littorea* (Linnaeus, 1758) и пресноводного легочного *Lymnaea stagnalis* (Linnaeus, 1758). Брюхоногим моллюскам, освоившим наземную среду, присущ

один тип глаза: камерный глаз, как у легочного *Helix pomatia* Linnaeus, 1758 [Meisenheimer, 1912; Newell, 1965; Charles, 1966; Tonosaki, 1967; Stoll, 1973; Land, 1981; Messenger, 1981; Hamilton, 1991; Seyer, 1998; Shepeleva, 2011b, c; Land, Nilsson, 2012]. Камерный глаз всех исследованных видов брюхоногих моллюсков состоит из пяти компонентов: роговицы и глазной капсулы; сетчатки; зрачка; хрусталика; стекловидного тела [Lawson, 1863; Charles, 1966; Land, 1981; Messenger, 1981; Land, Nilsson, 2012; Shepeleva, 2011c, 2021a; Zaitseva, 2016; Irwin *et al.*, 2022]. Анализ литературы свидетельствует о том, что из пяти компонентов камерных глаз брюхоногих моллюсков, занимающих как водную, так и наземную среду, самым неизученным компонентом является зрачок. Зрачок представляет собой отверстие в передней части сетчатки, которая расположена непосредственно за роговицей, как показано у трех исследованных ранее видов брюхоногих моллюсков: морского Caenogastropoda *L. littorea* [Seyer, 1992] и наземных легочных *Helicigona lapicida* (Linnaeus, 1758) [Shepeleva, 2018a] и *Arion rufus* (Linnaeus, 1758) [Shepeleva, 2021b]. О зрачке брюхоногих моллюсков из водной и наземной среды известно следующее. В образовании зрачка участвуют пигментные клетки сетчатки, однако их характеристика не дана, у морских Caenogastropoda *Littoraria irrorata* (Say, 1822) [Hamilton *et al.*, 1983] и *L. littorea* [Seyer, 1992], пресноводных легочных *Latia neritoides* (Gray, 1850) и *Ancylus fluviatilis* (Müller, 1774) [Meyer-Rochow, Bobkova, 2001] и наземных легочных *A. rufus* [Shepeleva, 2005, 2007], *Cochlodina laminata* (Montagu, 1803), *Monachoides incarnata* (Müller, 1774) [Shepeleva, 2006a, 2007], *H. lapicida*, *Arianta arbustorum* (Linnaeus, 1758), *Cepaea hortensis* (Müller, 1774) [Shepeleva, 2007] и *Succinea putris* (Linnaeus, 1758) [Shepeleva, 2015]. Зрачок имеет круглую форму у морских *L. irrorata* [Hamilton *et al.*, 1983], *L. littorea* [Seyer, 1992] и *Lobatus raninus* (Linnaeus, 1758) [Seyer, 1994], пресноводного Caenogastropoda *Ampularia* sp. [Seyer *et al.*, 1998] и пресноводных *L. neritoides*, *A. fluviatilis* [Meyer-Rochow, Bobkova, 2001] и *Planorbarius corneus* (Linnaeus, 1758) [Zhukov *et al.*, 2002]. Абсолютный диаметр зрачка измерен у *L. littorea* [Newell, 1965; Seyer, 1992], *L. irrorata* [Hamilton *et al.*, 1983] и *L. raninus* [Seyer, 1994], пресноводных Caenogastropoda *Ampularia* sp. [Seyer *et al.*, 1998] и *Viviparus viviparus* (Linnaeus, 1758) [Zhukov *et al.*, 2006], пресноводных легочных *L. neritoides*, *A. fluviatilis* [Meyer-Rochow, Bobkova, 2001], *P. corneus* [Zhukov *et al.*, 2002; Bobkova *et al.*, 2004a], *L. stagnalis*, *Radix peregra* (Müller, 1774) и *Physa fontinalis* (Linnaeus, 1758) [Bobkova *et al.*, 2004a] и наземных легочных *Strophoheilus* sp. [Oswaldo-Cruz, Bernardes, 1982], *Cepaea nemoralis*

(Linnaeus, 1758), *Trochulus hispidus* (Linnaeus, 1758) из Калининградской области [Bobkova *et al.*, 2004a], *Achatina fulica* (Bowdich, 1822) [Bobkova *et al.*, 2004b], *A. rufus* [Shepeleva, 2005, 2007], *C. laminata*, *M. incarnata* [Shepeleva, 2006a], *H. lapicida* [Shepeleva, 2006b], *A. arbustorum*, *C. hortensis* [Shepeleva, 2006c], *T. hispidus* из Южной Швеции [Shepeleva, 2008], *Deroceras agreste* (Linnaeus, 1758) [Zieger *et al.*, 2008] и *S. putris* [Shepeleva, 2015]. Зрачок обладает постоянным абсолютным диаметром, но морфологические основания для этого не указаны, у морских Caenogastropoda *L. littorea* [Newell, 1965; Seyer, 1992], *L. irrorata* [Hamilton *et al.*, 1983] и *L. raninus* [Seyer, 1994], пресноводной легочной *P. corneus* [Zhukov *et al.*, 2002] и наземного легочного *H. lapicida* [Shepeleva, 2018a, b, c, 2021c]. Все перечисленные морфологические свойства зрачка камерных глаз изученных видов брюхоногих моллюсков в работах авторов лишь упоминаются среди свойств других компонентов глаз и совершенно не анализируются. Тем более, в литературе отсутствуют работы, полностью посвященные зрачку камерных глаз брюхоногих моллюсков из водной или наземной среды, или обеих сред сразу. Очевидно, что морфологические свойства зрачка камерных глаз всех немногочисленных исследованных видов брюхоногих моллюсков почти не изучены. Морфологические свойства зрачка брюхоногих моллюсков, живущих в водной среде, изучены в большей степени, чем морфологические свойства зрачка брюхоногих моллюсков, живущих в наземной среде. Тем временем, знания о морфологических свойствах зрачка камерных глаз как можно большего числа видов брюхоногих моллюсков необходимы для создания представления о зрачке в частности и о камерных глазах брюхоногих моллюсков в целом.

Цель работы – изучить зрачок камерных глаз некоторых видов наземных легочных брюхоногих моллюсков. Экспериментальная задача – изучить морфологические свойства зрачка.

Материалы и методы

Исследования проводили на взрослых особях семи видов наземных легочных брюхоногих моллюсков, собранных в нескольких местах в Швеции: *Cochlodina laminata* (Montagu, 1803) (Clausiliidae) и *Monachoides incarnata* (Müller, 1774) (Helicidae) (пригород г. Лунда – Вомб, июнь–август 2004 г.); *Helicigona lapicida* (Linnaeus, 1758) (Helicidae) (о. Эланд, июнь 2004 г.); *Arianta arbustorum* (Linnaeus, 1758) (Helicidae) и *Cepaea hortensis* (Müller, 1774) (Helicidae) (пригород г. Лунда – Риннебаксдален, июнь–август 2004 г.); *Trochulus hispidus* (Linnaeus, 1758) (Hygromiidae) и *Succinea putris* (Linnaeus, 1758)

(Succineidae) (Вомб, июнь–июль 2004 г). Моллюсков содержали в террариумах с почвой при комнатной температуре и естественном световом режиме и кормили листьями одуванчиков.

Приготовление препаратов изолированных глаз и световая микроскопия

Препараты изолированных глаз готовили с использованием физиологического раствора под бинокулярным микроскопом и фотографировали при помощи светового микроскопа Zeiss Axiophot. В зависимости от изучаемого свойства у моллюсков исследовано следующее число препаратов изолированных глаз: у *C. laminata*, *C. hortensis* и *T. hispidus* – от 5 до 10, у *M. incarnata* – от 5 до 7, у *H. lapicida* – 5, у *A. arbustorum* – от 6 до 10 и у *S. putris* – от 6 до 7.

Приготовление гистологических препаратов глаз и световая микроскопия

Гистологические препараты глаз готовили из глазных щупалец моллюсков, адаптированных к темноте. Щупальца поочередно фиксировали в 2,5%-ном растворе глутарового альдегида на 0,1 М какодилатном буфере (pH=8,0) в течение 2 час. при 4°C и в 1%-ном растворе тетраоксида осмия на том же буфере в течение 1 часа при 4°C. Далее щупальца обезживали и заливали смолой. Продольные полутонкие срезы (2 мкм) нарезали при помощи ультрамикротомы V LKB 2088, окрашивали 0,5%-ным раствором толуидинового синего, заключали под покровное стекло и фотографировали при помощи светового микроскопа Zeiss Axiophot. У *C. laminata*, *M. incarnata*, *H. lapicida*, *A. arbustorum*, *C. hortensis*, *T. hispidus* и *S. putris* исследовано по пять глаз.

Морфометрический анализ

Измерения параметров проводили на фотографиях полутонких срезов глаз.

Статистический анализ

Для данных, полученных в ходе морфометрического анализа, рассчитывали средние значения и стандартные отклонения [Lakin, 1990].

Расчеты

Относительное расстояние между зрачком и наружной поверхностью хрусталика (L_{rel}) рассчитывали по формуле:

$$L_{rel} = L_{abs} / D_l \quad (1)$$

где L_{abs} – абсолютное расстояние между зрачком и наружной поверхностью хрусталика и D_l – продольный диаметр хрусталика.

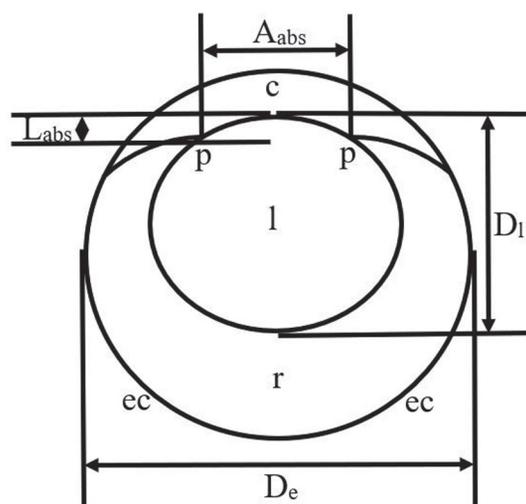


РИС. 1. Схематичное изображение глаза наземного лёгочного моллюска. Сокращения: c – роговица; ec – глазная капсула; r – сетчатка; p – края зрачка; l – хрусталик, окруженный слоем стекловидного тела; L_{abs} – абсолютное расстояние между зрачком и наружной поверхностью хрусталика; D_l – продольный диаметр хрусталика; A_{abs} – абсолютный диаметр зрачка; D_e – поперечный диаметр глаза.

FIG. 1. Schematic drawing of the eye of a terrestrial pulmonate mollusk. Abbreviation: c – cornea; ec – eye capsule; r – retina; p – edges of the pupil; l – lens, surrounded by a layer of the vitreous body; L_{abs} – the absolute distance between the pupil and the outer surface of the lens; D_l – the longitudinal diameter of the lens; A_{abs} – the absolute diameter of the pupil; D_e – the transverse diameter of the eye.

Относительный диаметр зрачка (A_{rel}) рассчитывали по формуле:

$$A_{rel} = A_{abs} / D_e \quad (2)$$

где A_{abs} – абсолютный диаметр зрачка и D_e – поперечный диаметр глаза (Рис. 1).

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

Изучение препаратов изолированных глаз и/или полутонких срезов глаз показывает, что зрачок *C. laminata*, *M. incarnata*, *H. lapicida*, *A. arbustorum*, *C. hortensis*, *T. hispidus* и *S. putris* расположен внутри выступающего через него хрусталика: за наружной, или передней преломляющей, поверхностью хрусталика на расстоянии от нее (Рис. 1, 2). Это расстояние, выраженное в виде относительной величины, варьирует от 0,02 у *A. arbustorum* и *C. hortensis* до 0,2 у *T. hispidus* и

Табл. 1. Морфологические параметры зрачка камерных глаз *C. laminata*, *M. incarnata*, *H. lapicida*, *A. arbustorum*, *C. hortensis*, *T. hispidus* и *S. putris*.Table 1. Morphological parameters of the pupil of the camera-like eyes of *C. laminata*, *M. incarnata*, *H. lapicida*, *A. arbustorum*, *C. hortensis*, *T. hispidus* and *S. putris*.

Вид моллюска	L_{abs} , (мкм)*	D_p (мкм)	L_{rel} *	A_{abs} [†] (мкм)	D_e [‡] (мкм)	A_{rel} *	Ссылки
<i>Cochlodina laminata</i>	3,8±0,5 (n=5)	80	0,05	70	147	0,5	Shepeleva, 2006a
<i>Monachoides incarnata</i>	13,3±0,5 (n=5)	118	0,1	145	270	0,5	Shepeleva, 2006a
<i>Helicigona lapicida</i>	4,8±0,4 (n=5)	99	0,05	103	228	0,5	Shepeleva, 2006b
<i>Arianta arbustorum</i>	3,4±0,8 (n=5)	179	0,02	125	235	0,5	Shepeleva, 2006c
<i>Cepaea hortensis</i>	4,1±0,4 (n=5)	177	0,02	120	233	0,5	Shepeleva, 2006c
<i>Trochulus hispidus</i>	15,0±1,7 (n=5)	63	0,2	90	190	0,5	Shepeleva, 2008
<i>Succinea putris</i>	10,1±0,7 (n=5)	64	0,2	105	180	0,6	Shepeleva, 2015

L_{abs} – абсолютное расстояние между зрачком и наружной поверхностью хрусталика; D_p – продольный диаметр хрусталика; L_{rel} – относительное расстояние между зрачком и наружной поверхностью хрусталика; A_{abs} – абсолютный диаметр зрачка; D_e – поперечный диаметр глаза; A_{rel} – относительный диаметр зрачка; * – параметры измерены или рассчитаны автором на основе оригинальных и опубликованных данных.

S. putris. Оно различается в 10 раз и показывает, что расстояние между зрачком и наружной поверхностью хрусталика составляет 1/50–1/5 продольного диаметра хрусталика (Табл. 1; Рис. 1).

Анализ препаратов изолированных глаз и/или полутонких срезов глаз указывает на то, что зрачок *C. laminata*, *M. incarnata*, *H. lapicida*, *A. arbustorum*, *C. hortensis*, *T. hispidus* и *S. putris* центрирован относительно оптической оси. Просмотр полутонких срезов глаз демонстрирует, что пространственная ориентация зрачка не меняется, потому что в образовании зрачка не участвует мышечная ткань.

Исследование полутонких срезов глаз свидетельствует о том, что зрачок *C. laminata*, *M. incarnata*, *H. lapicida*, *A. arbustorum*, *C. hortensis*, *T. hispidus* и *S. putris* образован крайними эпителиальными клетками сетчатки: верхними частями наружных латеральных поверхностей эпителиальных клеток. Эти эпителиальные клетки так же, как и остальные эпителиальные клетки сетчатки, содержат гранулы экранирующего пигмента. На полутонких срезах глаз эти гранулы имеют черный цвет (Рис. 2).

Изучение препаратов изолированных глаз демонстрирует, что зрачок *C. laminata*, *M. incarnata*, *H. lapicida*, *A. arbustorum*, *C. hortensis*, *T. hispidus* и *S. putris* обладает круглой формой. Обзор полутонких срезов глаз обращает внимание на то, что форма зрачка остается постоянной, так как вокруг зрачка отсутствует мышечная ткань.

Оценка рассчитанного относительного диаметра

зрачка, который в настоящей работе отражает относительный размер зрачка, выявляет следующее. Относительный диаметр зрачка варьирует от 0,5 у *C. laminata*, *M. incarnata*, *H. lapicida*, *A. arbustorum*, *C. hortensis* и *T. hispidus* до 0,6 у *S. putris*. Он различается в 1,2 раза и показывает, что диаметр зрачка составляет 1/2–1/1,7 поперечного диаметра глаза (Табл. 1; Рис. 1). Ознакомление с полутонкими срезами глаз говорит о том, что относительный размер зрачка не варьирует, поскольку в формировании зрачка не вовлечена мышечная ткань.

Обсуждение

Изучение препаратов изолированных глаз и/или полутонких срезов глаз показывает, что зрачок *C. laminata*, *M. incarnata*, *H. lapicida*, *A. arbustorum*, *C. hortensis*, *T. hispidus* и *S. putris* расположен внутри выступающего через него хрусталика: за наружной, или передней преломляющей, поверхностью хрусталика на расстоянии от нее. Это расстояние, выраженное в виде относительной величины, варьирует от 0,02 у *A. arbustorum* и *C. hortensis* до 0,2 у *T. hispidus* и *S. putris*. Оно различается в 10 раз и показывает, что расстояние между зрачком и наружной поверхностью хрусталика составляет 1/50–1/5 продольного диаметра хрусталика. Расположение зрачка в камерных глазах наземных легочных моллюсков в литературе не описано. Фотографии препаратов изолированных глаз, по которым можно было бы

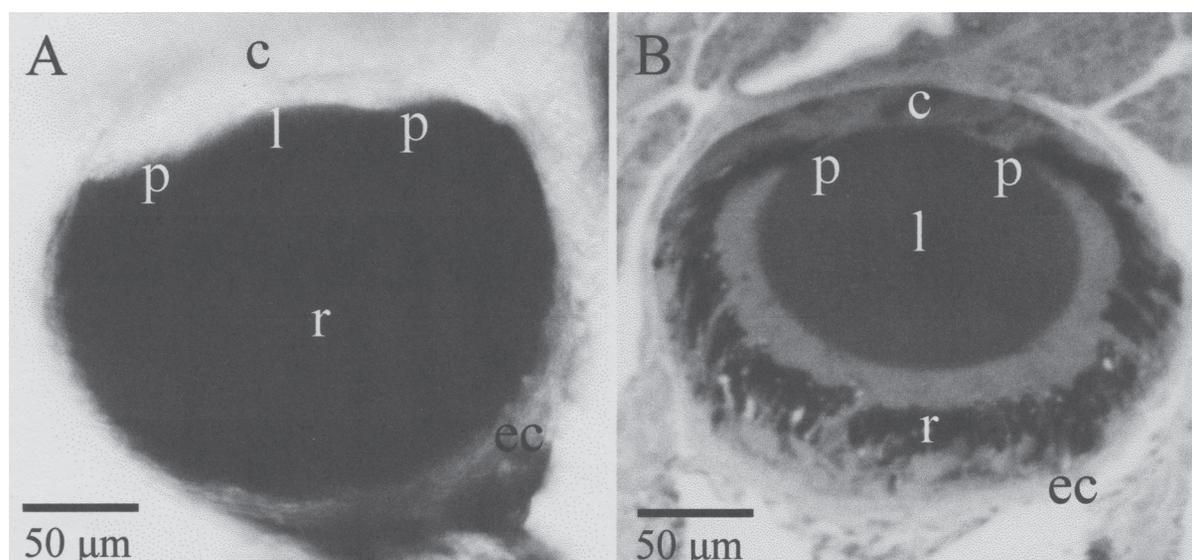


РИС. 2. Глаз *Monachoides incarnata*. **А.** Фотография препарата изолированного глаза. **В.** Фотография продольного полутонкого среза глаза. Сокращения: с – роговица; ec – глазная капсула; r – сетчатка; p – края зрачка; l – хрусталик, окруженный слоем стекловидного тела.

FIG. 2. The eye of *Monachoides incarnata*. **A.** Photograph of the preparation of the isolated eye. **B.** Photograph of the longitudinal semithin section of the eye. Abbreviation: c – cornea; ec – eye capsule; r – retina; p – edges of the pupil; l – lens, surrounded by a layer of the vitreous body.

определить расположение зрачка, в литературе не опубликованы. Однако, в литературе имеются фотографии подходящих продольных полутонких срезов глаз, которые проходят через центр глаз, сохраняют свою целостность и взаимное расположение компонентов глаз, для двух видов моллюсков. На этих фотографиях можно увидеть, что зрачок *Cornu aspersum* (Müller, 1774) [Eakin, Brandenburger, 1975a] и *C. nemoralis* [Bobkova et al., 2004a] размещен в пределах выдающегося через него хрусталика: позади наружной, или передней преломляющей, поверхности хрусталика на расстоянии от нее (Табл. 2). Относительное расстояние между зрачком и наружной поверхностью хрусталика в работах авторов не приводится. Абсолютное расстояние между зрачком и наружной поверхностью хрусталика, которое позволило бы самостоятельно рассчитать относительное расстояние между зрачком и наружной поверхностью хрусталика, в работах авторов отсутствует. Поэтому сопоставить относительное расстояние между зрачком и наружной поверхностью хрусталика *C. laminata*, *M. incarnata*, *H. lapicida*, *A. arbustorum*, *C. hortensis*, *T. hispidus* и *S. putris* и других видов наземных легочных моллюсков не представляется возможным. В то же время у двух видов моллюсков это расстояние можно оценить визуально. Даже при таком способе оценки очевидно, что хрусталик выступает из полости глаз моллюсков в большей или меньшей степени и соответственно зрачок локализован от наружной поверхности хрусталика на большем

или меньшем расстоянии. Последнее можно охарактеризовать как большее у *C. aspersum* [Eakin, Brandenburger, 1975a] и как меньшее у *C. nemoralis* [Bobkova et al., 2004a].

Анализ препаратов изолированных глаз и/или полутонких срезов глаз указывает на то, что зрачок *C. laminata*, *M. incarnata*, *H. lapicida*, *A. arbustorum*, *C. hortensis*, *T. hispidus* и *S. putris* центрирован относительно оптической оси. Пространственная ориентация зрачка в камерных глазах наземных легочных моллюсков в литературе не обсуждается. Но автор настоящей работы располагает фотографиями собственных препаратов изолированных глаз для одного вида моллюска, одна из которых опубликована в литературе. Также в литературе опубликована фотография подходящего продольного полутонкого среза глаза, который проходит через центр глаза, сохраняет свою целостность и взаимное расположение компонентов глаза, еще для одного вида моллюска. Пользуясь этими фотографиями можно установить, что зрачок *Helix lucorum* (Linnaeus, 1758) [Shepeleva, 2012] и *C. nemoralis* [Bobkova et al., 2004a] выровнен относительно оптической оси (Табл. 2).

Просмотр полутонких срезов глаз демонстрирует, что пространственная ориентация зрачка *C. laminata*, *M. incarnata*, *H. lapicida*, *A. arbustorum*, *C. hortensis*, *T. hispidus* и *S. putris* не меняется, потому что в образовании зрачка не участвует мышечная ткань. Изменение пространственной ориентации зрачка в камерных глазах наземных

Табл. 2. Морфологические свойства зрачка камерных глаз наземных легочных моллюсков.

Table 2. Morphological properties of the pupil of the camera-like eyes of terrestrial pulmonate mollusks.

Свойства зрачка	Наземные легочные моллюски ¹	Наземные легочные моллюски ²
Расположение	внутри хрусталика: за наружной поверхностью хрусталика	внутри хрусталика: за наружной поверхностью хрусталика
Пространственная ориентация	центрирован относительно оптической оси	центрирован относительно оптической оси
Изменение пространственной ориентации	не меняется	не меняется
Строение	образован крайними эпителиальными клетками сетчатки: верхними частями наружных латеральных поверхностей пигментированных эпителиальных клеток	образован крайними эпителиальными клетками сетчатки: верхними частями наружных латеральных поверхностей пигментированных эпителиальных клеток
Форма	круглая	круглая
Изменение формы	не меняется	не меняется
Относительный размер	0,5–0,6	0,3–0,5
Изменение относительного размера	не меняется	не меняется

¹ – данные для *C. laminata*, *M. incarnata*, *H. lapicida*, *A. arbustorum*, *C. hortensis*, *T. hispidus* и *S. putris*; ² – данные для других видов наземных легочных моллюсков.

легочных моллюсков в литературе не анализируются. Между тем в литературе имеются данные об ультраструктуре сетчатки глаз для 19 видов моллюсков: *Limax maximus* (Linnaeus, 1758) [Henchman, 1897; Eakin, Brandenburger, 1975b; Zaitseva, 2000, 2016], *Helix pomatia* (Linnaeus, 1758) [Meisenheimer, 1912; Röhlich, Török, 1963; Schwalbach *et al.*, 1963; Zaitseva, 1994, 2000, 2016], *Deroceras reticulatum* (Müller, 1774) [Newell, Newell, 1968; Zaitseva, 2000, 2016], *C. aspersum* [Brandenburger, 1975; Eakin, Brandenburger, 1967, 1975a], *Ariolimax californicus* (Cooper, 1872) [Eakin, Brandenburger, 1975b], *Limax flavus* (Linnaeus, 1758) [Kataoka, 1975], *Athoracophorus bitentaculatus* (Quoy et Gaimard, 1832) [Eakin *et al.*, 1980], *Strophoheilus* sp. [Oswaldo-Cruz, Bernardes, 1982], *Nesiiohelix samarangae* (Kuroda, Miyanaga, 1942) [Jeong, Lee, 1994], *Meghimatium fruhstorferi* (Collinge, 1901) [Chang *et al.*, 1998], *Achatina fulica* (Bowdich, 1822) [Zaitseva, 2000, 2016; Bobkova *et al.*, 2004b], *Helix albescens* (Rossmässler, 1839) [Zaitseva, 1994, 2000, 2016], *Arion silvaticus* (Lohmander, 1937), *Limax cinerioniger* (Wolf, 1803) [Zaitseva, 2000, 2016], *C. nemoralis*, *Trochulus hispidus* (Linnaeus, 1758) из Калининградской области [Bobkova *et al.*, 2004a], *Arion rufus* (Linnaeus, 1758) [Shepeleva, 2005, 2007, 2021b], *Deroceras agreste* (Linnaeus, 1758) [Zieger *et al.*, 2008] и *Limax valentianus* (Férussac, 1822) [Matsuo *et al.*, 2017]. Исходя из этих данных можно заключить, что пространственная ориентация зрачка перечисленных видов моллюсков не изменяется вследствие того, что в организации зрачка не задействована мышечная ткань (Табл. 2).

Исследование полутонких срезов глаз свидетельствует о том, что зрачок *C. laminata*, *M. incarnata*, *H. lapicida*, *A. arbustorum*, *C. hortensis*, *T. hispidus* и *S. putris* образован крайними эпителиальными клетками сетчатки: верхними частями наружных латеральных поверхностей эпителиальных клеток. Эти эпителиальные клетки так же, как и остальные эпителиальные клетки сетчатки, содержат гранулы экранирующего пигмента. На полутонких срезах глаз эти гранулы имеют черный цвет. Элементы сетчатки, которые формируют зрачок наземных легочных моллюсков, в литературе не рассматриваются. Тем не менее, в литературе опубликованы фотографии подходящих продольных полутонких срезов глаз для двух видов моллюсков. Кроме того, автор настоящей работы располагает фотографиями собственных продольных полутонких срезов глаз для одного из двух видов моллюсков. По этим фотографиям можно определить, что зрачок *C. aspersum* [Eakin, Brandenburger, 1975a] и *A. rufus* [Shepeleva, 2005, 2007, 2017] сформирован крайними эпителиальными клетками сетчатки: верхними частями наружных латеральных поверхностей эпителиальных клеток. Также в литературе имеются данные об ультраструктуре сетчатки и/или фотографии продольных полутонких срезов глаз для 19 приведенных выше видов моллюсков. В соответствии с этими данными и/или фотографиями эпителиальные клетки, формирующие зрачок, как и другие эпителиальные клетки сетчатки перечисленных видов моллюсков, хранят гранулы экранирующего пигмента. Из этих 19 видов моллюсков сведения о цвете

экранирующего пигмента эпителиальных клеток сетчатки доступны для шести видов моллюсков. Согласно этим сведениям на полутонких срезах глаз гранулы *L. maximus* [Henchman, 1897], *H. pomatia* [Meisenheimer, 1912], *D. reticulatum* [Newell, Newell, 1968], *L. flavus* [Kataoka, 1975] и *A. rufus* [Shepeleva, 2005, 2007, 2017, 2021b] имеют коричневый цвет и гранулы *C. aspersum* [Eakin, Brandenburger, 1975a] имеют черный цвет.

Изучение препаратов изолированных глаз демонстрирует, что зрачок *C. laminata*, *M. incarnata*, *H. lapicida*, *A. arbustorum*, *C. hortensis*, *T. hispidus* и *S. putris* обладает круглой формой. Форма зрачка в камерных глазах наземных легочных моллюсков в литературе не указана. Фотографии препаратов изолированных глаз, на которых можно было бы наблюдать форму зрачка, в литературе отсутствуют. Наряду с этим автор настоящей работы располагает собственными неопубликованными данными о форме зрачка, полученными в ходе приготовления и изучения препаратов изолированных глаз, для трех видов моллюсков. По этим данным, зрачок *A. rufus* (исследования 2003 г.), *C. nemoralis* (исследования 2004 г.) и *H. lucorum* (исследования 2012 г.) имеет круглую форму (Табл. 2).

Обзор полутонких срезов глаз обращает внимание на то, что форма зрачка *C. laminata*, *M. incarnata*, *H. lapicida*, *A. arbustorum*, *C. hortensis*, *T. hispidus* и *S. putris* остается постоянной, так как вокруг зрачка отсутствует мышечная ткань. Изменение формы зрачка в камерных глазах наземных легочных моллюсков в литературе не анализируется. При этом, как сказано выше, в литературе имеются данные об ультраструктуре сетчатки глаз для 19 видов моллюсков. На основании этих данных можно считать, что форма зрачка перечисленных видов моллюсков сохраняется неизменной из-за того, что рядом со зрачком нет мышечной ткани (Табл. 2).

Оценка рассчитанного относительного диаметра зрачка, который в настоящей работе отражает относительный размер зрачка, выявляет следующее. Относительный диаметр зрачка варьирует от 0,5 у *C. laminata*, *M. incarnata*, *H. lapicida*, *A. arbustorum*, *C. hortensis* и *T. hispidus* до 0,6 у *S. putris*. Он различается в 1,2 раза и показывает, что диаметр зрачка составляет 1/2–1/1,7 поперечного диаметра глаза. Относительный диаметр зрачка наземных легочных моллюсков в литературе не приводится. Вместе с тем в литературе обозначен абсолютный диаметр зрачка и поперечный диаметр глаз, которые позволяют самостоятельно рассчитать относительный диаметр зрачка для шести видов моллюсков. В соответствии с этими расчётами относительный диаметр зрачка варьирует от 0,3 у *C. nemoralis* [Bobkova et al., 2004a]

до 0,5 у *A. fulica* [Bobkova et al., 2004b]. Также встречается относительный диаметр зрачка 0,4 у *Strophoheilus* sp. [Oswaldo-Cruz, Bernardes, 1982], *T. hispidus* из Калининградской области [Bobkova et al., 2004a], *A. rufus* [Shepeleva, 2005, 2007] и *D. agreste* [Zieger et al., 2008]. Он отличается в 1,7 раза и составляет 1/3–1/2 поперечного диаметра глаза (Табл. 2).

Ознакомление с полутонкими срезами глаз говорит о том, что относительный размер зрачка *C. laminata*, *M. incarnata*, *H. lapicida*, *A. arbustorum*, *C. hortensis*, *T. hispidus* и *S. putris* не варьирует, поскольку в формирование зрачка не вовлечена мышечная ткань. Изменение относительного размера зрачка в камерных глазах наземных легочных моллюсков в литературе не анализируется. Хотя, как сказано выше, в литературе имеются данные об ультраструктуре сетчатки глаз для 19 видов моллюсков. Согласно этим данным можно полагать, что относительный размер зрачка перечисленных видов моллюсков не нарушается ввиду того, что в построении зрачка не используется мышечная ткань (Табл. 2).

Заключение

В настоящей работе у наземных легочных брюхоногих моллюсков *C. laminata*, *M. incarnata*, *H. lapicida*, *A. arbustorum*, *C. hortensis*, *T. hispidus* и *S. putris* впервые изучены морфологические свойства зрачка камерных глаз: расположение; пространственная ориентация; изменение пространственной ориентации; строение; форма; изменение формы; относительный размер; изменение относительного размера. Все перечисленные морфологические свойства зрачка камерных глаз *C. laminata*, *M. incarnata*, *H. lapicida*, *A. arbustorum*, *C. hortensis*, *T. hispidus* и *S. putris* сопоставлены с такими же морфологическими свойствами зрачка камерных глаз других видов наземных легочных брюхоногих моллюсков (Табл. 3). У последних указанные морфологические свойства зрачка не исследованы, поэтому проанализированы автором настоящей работы на основе имеющихся литературных и собственных неопубликованных материалов (фотографий) и данных. Показано, что все изученные морфологические свойства зрачка камерных глаз *C. laminata*, *M. incarnata*, *H. lapicida*, *A. arbustorum*, *C. hortensis* и *T. hispidus* схожи с аналогичными морфологическими свойствами зрачка камерных глаз других видов наземных легочных. Одно из изученных морфологических свойств зрачка камерного глаза *S. putris* – относительный размер – отличается от аналогичного морфологического свойства зрачка камерных глаз других видов наземных легочных.

Табл. 3. Сходства и различия в морфологических свойствах зрачка камерных глаз *C. laminata*, *M. incarnata*, *H. lapicida*, *A. arbustorum*, *C. hortensis*, *T. hispidus* и *S. putris* и других видов наземных легочных моллюсков.

Table 3. Similarities and differences in morphological properties of the pupil of the camera-like eyes of *C. laminata*, *M. incarnata*, *H. lapicida*, *A. arbustorum*, *C. hortensis*, *T. hispidus* and *S. putris* and other species of terrestrial pulmonate mollusks.

Свойства зрачка	Сходства и различия
Расположение	+
Пространственная ориентация	+
Изменение пространственной ориентации	+
Строение	+
Форма	+
Изменение формы	+
Относительный размер	+/-
Изменение относительного размера	+

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Университета Лунда и Госпрограммы 47 ГП «Научно-технологическое развитие Российской Федерации» (2019–2030), тема 0134-2019-0006. Автор благодарит проф. Э.Дж. Ворранта за предоставленную возможность проведения исследований на кафедре биологии клетки и организма Университета Лунда и М. Соренсона за указание мест обитания моллюсков и доставку *H. lapicida* с о. Эланд.

Литература

- Bobkova M.V., Gál J., Zhukov V.V., Shepeleva I.P., Meyer-Rochow V.B. 2004a. Variations in the retinal design of pulmonate snails (Mollusca, Gastropoda): squaring phylogenetic background and ecophysiological needs (I). *Invertebrate Biology*, 123(2): 101–115.
- Bobkova M.V., Tartakovskaya O.S., Borissenko S.L., Zhukov V.V., Meyer-Rochow V.B. 2004b. Restoration of morphological and functional integrity in the regenerating eye of the giant African land snail *Achatina fulica*. *Acta Zoologica*, 85: 1–14.
- Brandenburger J.L. 1975. Two new kinds of retinal cells in the eye of a snail, *Helix aspersa*. *Journal of Ultrastructural Research*, 50: 216–230.
- 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.
- Chase R. 2002. *Behavior and its neural control in gastropod mollusks*. Oxford University Press, Oxford, 336 p.
- 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. 1975a. Understanding a snail's eye at a snail's pace. *American Zoologist*, 15: 851–863.
- Eakin R.M., Brandenburger J.L. 1975b. Retinal differences between light-tolerant and light-avoiding slugs (Mollusca: Pulmonata). *Journal of Ultrastructural Research*, 53: 382–394.
- Eakin R.M., Brandenburger J.L., Barker J.M. 1980. Fine structure of the eye of the New Zealand slug *Athoracophorus bitentaculatus*. *Zoomorphology*, 94: 225–239.
- Fraenkel G.S., Gunn D.L. 1940. *The orientation of animals*. Clarendon Press, Oxford, 352 p.
- Hamilton P.V. 1991. Variation in sense organ design and associated sensory capabilities in closely related molluscs. *American Malacological Bulletin*. 9(1): 89–98.
- Hamilton P.V., Ardizzoni S.C., Penn J.S. 1983. Eye structure and optics in the intertidal snail, *Littorina irrorata*. *Journal of Comparative Physiology*, 152: 435–445.
- Henchman A.P. 1897. The eyes of *Limax maximus*. *Neuroscience*, 5(115): 428–429.
- Irwin A.R., Williams S.T., Speiser D.I., Roberts N.W. 2022. The marine gastropod *Conomurex luhuanus* (Strombidae) has high-resolution spatial vision and eyes with complex retinas. *Journal of Experimental Biology*, 225(16): 1–14.
- Jeong K-H., Lee H. 1994. An anatomical and ultrastructural study on the eye of a land snail *Nesiohelix samarangae*. *Korean Journal of Malacology*, 10(1): 1–8.
- Kataoka S. 1975. Fine structure of the retina of a slug, *Limax flavus* L. *Vision Research*, 15: 681–686.
- 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.
- Lawson H. 1863. On the general anatomy, histology, and physiology of *Limax maximus* (Moquin-Tandon). *Journal of Cell Science*, 2–3(9): 10–37.
- 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.
- Meisenheimer J. 1912. *Die Weinbergschnecke Helix pomatia* L. Verlag von Werner Klinkhardt, Leipzig, 140 p.
- Messenger J.B. 1981. Comparative physiology of vi-

- sion in molluscs. In: Autrum H. (Ed.). *Comparative Physiology and Evolution of Vision in Invertebrates*. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, USA: 93–200.
- Meyer-Rochow V.B., Bobkova M.V. 2001. Anatomical and ultrastructural comparison of the eyes of two species of aquatic, pulmonate gastropods: the bioluminescent *Latia neritoides* and the non-luminescent *Ancylus fluviatilis*. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 35: 739–750.
- Newell G.E. 1965. The eye of *Littorina littorea*. *Proceedings of Zoological Society London*, 144: 75–96.
- Newell P.F., Newell G.E. 1968. The eye of the slug, *Agriolimax reticulatus* (Müll.). *Symposia of the Zoological Society of London*, 23: 97–111.
- Oswaldo-Cruz E., Bernardes R.F. 1982. Morphological and functional observations on the eye of *Strophoheilus* (Mollusca, Gastropoda, Stylommatophora). *Brazilian Journal of Medical and Biological Research*, 15: 161–174.
- Ponder W.F., Lindberg D.R., Ponder J.M. 2020. *Biology and evolution of mollusca*. CRC Press, Boca Raton, 924 p.
- 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.
- 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.
- Seyer J.-O., Nilsson D.-E., Warrant E.J. 1998. Spatial vision in the prosobranch gastropod *Ampularia* sp. *Journal of Experimental Biology*, 201: 1673–1679.
- Schwalbach G., Lickfeld G.K., Hahn M. 1963. Der mikromorphologische Aufbau des Linsenauges der Weinbergschnecke (*Helix pomatia* L.). *Protoplasma*, 56: 242–273.
- Sharova I.H. 2002. *Zoology of invertebrates*. Vldos, Moscow, 592 p. [In Russian].
- 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 *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. 2007. *Comparative morphology and optical properties of the eyes of gastropod molluscs Stylommatophora (Gastropoda: Pulmonata)*: Abstract of the dissertation of Cand. biol. sciences. MSU, Moscow, 28 p. [In Russian].
- Shepeleva I.P. 2008. Structure and optical properties of the eye of terrestrial gastropod snail *Trichia hispida* (Linné, 1758) (Pulmonata: Stylommatophora) from South Sweden. *Invertebrate Zoology*, 5(20): 173–180 [In Russian].
- Shepeleva I.P. 2009. Motive behavior of the terrestrial slug *Arion rufus* (Gastropoda: Stylommatophora) under conditions of light stimulation. *Zoologicheskii Zhurnal*. 88(8): 907–913 [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. Types of invertebrate eyes. *Mordovia University Bulletin*, 4: 218–230 [In Russian].
- Shepeleva I.P. 2011c. 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. The sign of phototaxis of a gastropod pulmonate mollusc *Radix peregra* (Müller, 1774) (Basommatophora, Lymnaeidae). *Ruthenica, Russian Malacological Journal*, 23(2): 167–170 [In Russian].
- Shepeleva I.P. 2013b. 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. 2013c. The spectral sensitivity of the eye of a gastropod pulmonate mollusc *Radix peregra* (Müller, 1774) (Basommatophora, Lymnaeidae). *Ruthenica, Russian Malacological Journal*, 23(2): 177–180 [In Russian].
- 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 [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 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.
- Shepeleva I.P. 2018c. A comparative analysis of the resolving power of the camera eyes of gastropod mollusks and humans. *Russian Journal of Physiology*, 104(4): 412–424 [In Russian].
- Shepeleva I.P. 2021a. Optical sensitivity of camera-like eyes to white light. *Vision*, 5(4): 44.
- Shepeleva I.P. 2021b. 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].
- Shepeleva I.P. 2021c. Light-refracting, light-sensitive and light-insulating apparatus of the camera-like eyes. *Journal of General Biology*, 82: 229–240 [In Russian].
- Stoll C.J. 1973. Observations on the ultrastructure of the basommatophoran snail *Lymnaea stagnalis* (L.). *Proceedings of Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, 76(4): 414–424.
- Tonosaki A. 1967. Fine structure of the retina in *Haliotis discus*. *Zeitschrift für Zellforschung und Mikroskopische Anatomie*, 79: 469–480.
- Zaitseva O.V. 1994. Structural organization of sensory systems of the snail. *Neuroscience and Behavioral Physiology*, 24(1): 47–57.
- Zaitseva O.V. 2000. *Organization of the sensory systems of gastropods: the principle of structural and functional parallelism of development*: Abstract of the dissertation of Doct. biol. sciences. SPbSU, Saint-Petersburg, 33 p. [In Russian].
- 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.
- Zieger M.V., Meyer-Rochow V.B. 2008. Understanding the cephalic eyes of pulmonate gastropods: A review. *American Malacological Bulletin*, 26: 47–66.
- Zieger M.V., Vakoliuk I.A., Tuchina O.P., Zhukov V.V., Meyer-Rochow V.B. 2008. Eyes and vision in *Arion rufus* and *Deroceras agreste* (Mollusca; Gastropoda; Pulmonata): What role does photoreception play in the orientation of these terrestrial slugs? *Acta Zoologica*, 90(2): 189–204.
- Zhukov V.V., Bobkova M.V., Vakolyuk I.A. 2002. Eye structure and vision in the freshwater pulmonate mollusc *Planorbarius corneus*. *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology*, 38(4): 419–430.
- Zhukov V.V., Borissenko S.L., Zieger M.V., Vakolyuk I.A., Meyer-Rochow V.B. 2006. The eye of the freshwater prosobranch gastropod *Viviparus viviparus*: ultrastructure, electrophysiology and behaviour. *Acta Zoologica*, 87: 13–24.

