

Знак фототаксиса брюхоногого легочного моллюска *Radix peregra* (Müller, 1774) (Basommatophora, Lymnaeidae)

И. П. ШЕПЕЛЕВА

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт физиологии им. И. П. Павлова РАН, наб. Макарова, 6, Санкт-Петербург, 199034, РОССИЯ. Балтийский федеральный университет им. И. Канта, ул. Университетская, 2, Калининград, 236040. E-mail: ishepeleva@rambler.ru

The sign of phototaxis of a gastropod pulmonate mollusc *Radix peregra* (Müller, 1774) (Basommatophora, Lymnaeidae)

I. P. SHEPELEVA

Pavlov Institute of Physiology, Russian Academy of Sciences, Makarova emb. 6, St. Petersburg, 199034, RUSSIA. I. Kant Baltic Federal University, Universitetskaya ulitsa 2, Kaliningrad, 236040, RUSSIA. E-mail: ishepeleva@rambler.ru

ABSTRACT. The sign of phototaxis of a gastropod pulmonate mollusk *Radix peregra* (Müller, 1774) was determined in the laboratory conditions. *R. peregra* demonstrates a positive phototaxis that coordinates with its diurnal type of activity and high level habitats illumination. The positive reaction to the light provides a mollusk with finding of habitats with favourable for life light conditions and realization of the respiratory function.

Глаза – это органы для извлечения полезной информации из света, отражаемого или испускаемого окружающими объектами. Для глаз с высокой разрешающей способностью это означает, что на сетчатке могут быть представлены геометрические свойства объектов и может быть определена их относительная локализация. Так, свет поставляет информацию, необходимую для того чтобы понять, что объект собой представляет и где он находится [Land, Nilsson, 2002]. Обычно животные организуют свое поведение, ориентируясь на окружающие их объекты и стимулы. У большинства животных имеются глаза, способные непосредственно различать направление света [Хайнд, 1975]. У брюхоногих моллюсков камерные глаза обеспечивают реакцию фототаксиса [Сидельников, Степанов, 1998; Ваколюк, Жуков, 2000; Willém, 1892; Stoll, 1973; van Duivenboden, 1982]. На основе фототаксиса возможно оценить остроту зрения [Жуков, Байкова, 2001; Жуков и др., 2002; Hermann, 1968; Zanforlin, 1976; Hamilton, Winter, 1982, 1984; Andrew, Savage, 2000] и

спектральную чувствительность глаз [Hughes, 1970]. Однако даже для тех видов брюхоногих моллюсков, для которых имеются данные о структуре и оптических свойствах глаз, исследования соответствующих форм поведения немногочисленны [Жуков и др., 2002; Hamilton, 1977, 1978; Hamilton, Winter, 1982; Andrew, Savage, 2000]. Сравнительный анализ результатов морфологических, оптических и поведенческих исследований позволит получить наиболее полное представление о зрительных способностях брюхоногих моллюсков.

Данный цикл включает три статьи, посвященные изучению двигательного и зрительного поведения брюхоногого легочного моллюска *Radix peregra* (Müller, 1774), исследование глаза которого было выполнено ранее при помощи морфометрии и оптометрии [Шепелева, 2002, 2005; Bobkova et al., 2004; Gal et al., 2004]. Первая статья посвящена определению знака фототаксиса моллюска, вторая – оценке остроты зрения и третья – определению спектральной чувствительности глаза на основе фототаксиса.

Цель настоящей работы – определить знак фототаксиса *R. peregra*. Экспериментальные задачи – установить отношение моллюска к световому стимулу; сопоставить поведение моллюска с его образом жизни; определить биологическое значение реакции фототаксиса.

Материал и методы

Моллюски

В экспериментах использовали взрослых особей легочного брюхоногого моллюска *Radix peregra* (Müller, 1774) (Lymnaeidae) с высотой раковины 13-15 мм, которых собирали в прудах г. Калининграда в июле-августе 2003 г. Моллюсков содержали в аквариумах с дехлорированной водопроводной водой, при комнатной температуре и естественном световом режиме, кормили листьями одуванчиков.

Установка

Экспериментальная установка (Рис. 1) [Жуков и др., 2002] представляла собой V-образную камеру длиной 45 см и высотой 9 см. Рукава камеры 18 см длиной и 9 см шириной каждый были разведены на 30 градусов. Расстояние между задней стенкой камеры и развилкой рукавов составляло 27 см. Камера изготовлена из светонепроницаемого пластика, за исключением торцевых стеклянных стенок рукавов, и закреплена на подставке из органического стекла, которая имела винты для регулирования горизонтального положения установки. Внутренняя поверхность камеры была покрыта слоем смеси воска с парафином, окрашенной судановым черным. Сверху камеру накрывали съемной светонепроницаемой крышкой. Световую стимуляцию осуществляли через торцевые стеклянные стенки рукавов камеры при помощи лампы накаливания (10 Вт), перед которой помещали теплозащитный и рассеивающий фильтры. Для того чтобы создать направленные пучки света от лампы использовали рукава из плотного картона того же размера, что и рукава камеры.

Эксперимент

Эксперимент проводили на моллюсках, адаптированных к темноте, при комнатной температуре. Перед каждым опытом камеру заполняли дехлорированной водой на глубину 2 см. После каждого опыта воду меняли и смывали слизистый след, оставленный моллюском. Протестировано 60 моллюсков: 20 – в контрольной серии и 40 – в экспериментальных сериях. В каждом опыте контрольной и экспериментальных серий по одному животному помещали у середины задней стенки камеры таким образом, чтобы его головной отдел был обращен к развилке рукавов. В опытах контрольной серии камеру не освещали, а торцевые стеклянные стенки рукавов закрывали пластинками из плотного картона, оклеенного черной бумагой. Положение животного регистрировали через 15 минут после начала опыта. В опытах экспериментальных серий одно торцевое окно закрывали, а в другое торцевое окно подавали свет. Проводили две серии опытов (в каждой $n=20$), меняя местами положение источника света. В каждом опыте экспериментальных серий наблюдение прекращали после того, как животное достигало торцевой стенки рукава камеры.

Результаты

Контрольные опыты показали распределение моллюсков между правой и левой половинами камеры 7:13 и позволили убедиться в отсутствии предпочтения животными какого-либо участка

экспериментальной установки (критерий знаков, $n=20$, $z_{\text{крит}}=17$ для $a=1\%$) [Лакин, 1990].

В опытах экспериментальных серий из сорока моллюсков сорок выбрали освещенный рукав камеры. Эта реакция подтверждается статистически (критерий знаков, $n=40$, $z_{\text{крит}}=29$ для $a=1\%$) [Лакин, 1990]. Смена местами положения источника света и, соответственно, освещенного и неосвещенного рукавов, не влияла на выбор и поведение животных. В любом случае они целенаправленно двигались к торцу освещенного рукава.

Обсуждение

Способы, посредством которых животные ориентируются среди внешних раздражителей, столь разнообразны, что практически невозможно создать их исчерпывающую классификацию. И все же, некоторые определения оказались весьма полезными, особенно в случае ориентации беспозвоночных животных, и были изложены Кюном [Kuhn, 1919], Френкелем и Ганном [Fraenkel, Gunn, 1940, 1961], а также Кеннеди [Kennedy, 1945]. Одна из форм ориентирующих движений, которую выделяют эти авторы и которую можно наблюдать у брюхоногих моллюсков – таксисы. При таксисах животное движется по направлению к источнику раздражения (положительный таксис) или от него (отрицательный таксис) [Хайнд, 1975]. В соответствии с этой классификацией *R. peregra*, целенаправленно перемещаясь к источнику света, проявляет положительный фототаксис, так же как пресноводные легочные моллюски *Lymnaea stagnalis* (Linnaeus, 1758) [Willém, 1892; Stoll, 1973; van Duivenboden, 1982] и *Planorbarius corneus* (Linnaeus, 1758) [Жуков и др., 2002], а также морской заднежаберный моллюск *Hermisenda crassicornis* (Eschscholtz, 1831) [Britton, Farley, 1999]. Исследование поведения предполагает выявление связей между поведением и теми событиями, которые непосредственно предшествовали ему [Хайнд, 1975]. *R. peregra* показал положительный фототаксис в условиях предъявления ему освещенной и неосвещенной частей камеры. Выбор, сделанный всеми тестируемыми моллюсками в пользу освещенного рукава камеры, говорит о том, что световой стимул существенен для *R. peregra*. Объяснение того, почему в лабораторных условиях *R. peregra* отдает предпочтение световому стимулу можно найти, если обратиться к поведению моллюска в его естественной среде обитания. *R. peregra* живет в прибрежных участках прудов на водных растениях, растущих вертикально. Днем во время сбора моллюсков в воде были найдены особи как сидящие на растениях или ползающие по ним, так и передвигаю-

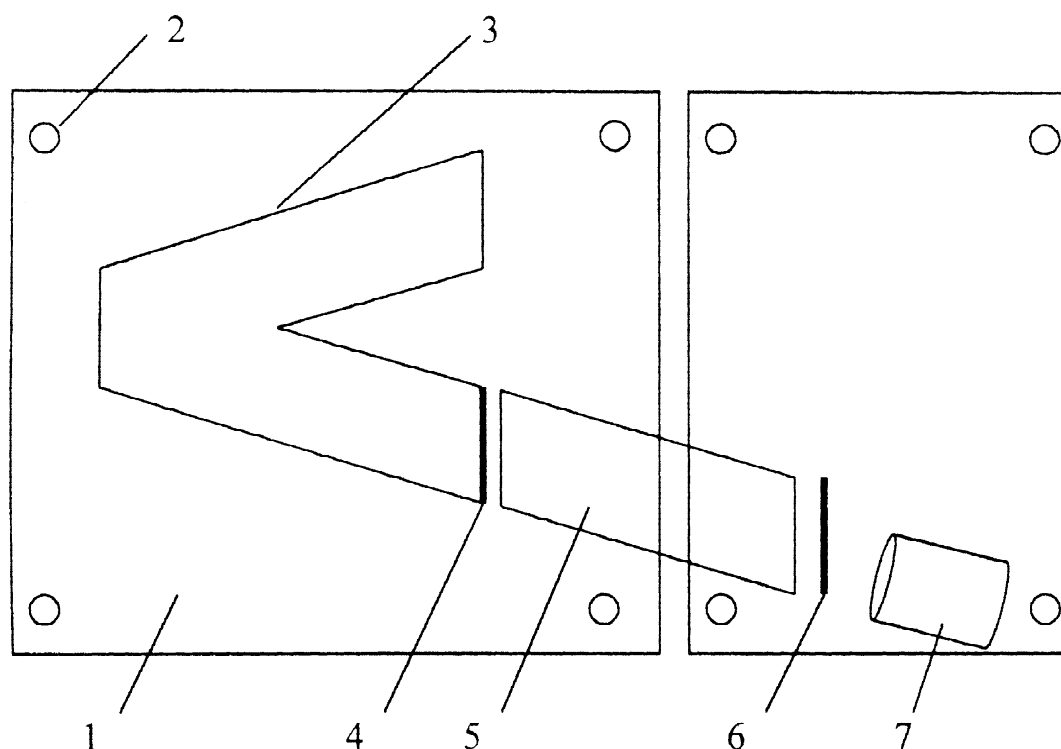


РИС. 1. Экспериментальная установка (вид сверху): 1 – основание установки; 2 – винты для регулирования горизонтального положения установки; 3 – экспериментальная камера; 4 – рассеивающий фильтр; 5 – рукав, направляющий свет от лампы; 6 – теплозащитный фильтр, 7 – источник света.

FIG. 1. Experimental installation (view from above): 1 – base of installation; 2 – screw for regulation of horizontal position of installation; 3 – experimental chamber; 4 – scattering filter; 5 – branch for direction the light from the lamp; 6 – heat protecting filter, 7 – light source.

щиеся вдоль берега. Большинство моллюсков были активны и держались недалеко от поверхности воды. Берег рядом с местом обитания *R. peregra* – открытое пространство, не занятое растительностью. Поэтому здесь ничто не мешает проникновению в воду солнечного света. Следовательно, стремление моллюсков к свету в лабораторных опытах отражает их тип активности – дневной и световые условия предпочитаемых мест обитания – высокий уровень освещенности. Согласованность определенного экспериментально знака фототаксиса с образом жизни показана для пресноводных легочных моллюсков *L. stagnalis* [Willém, 1892; van Duivenboden, 1982] и *Pl. corneus* [Жуков и др., 2002], морского заднежаберного моллюска *H. crassicornis* [Britton, Farley, 1999], а также для наземного легочного моллюска *Achatina fulica* (Bowdich, 1822) [Сидельников, Степанов, 1998; Жуков, Байкова, 2001]. Будучи легочным моллюском, *R. peregra* постоянно должен подниматься к поверхности воды, чтобы набрать воздух в легкое [Жадин, 1952], т.е. каждый раз он должен двигаться в сторону большей освещенности. Таким образом, положительная реакция на свет обеспечивает моллюску нахождение мест обитания с благо-

приятными для жизнедеятельности световыми условиями и реализацию функции дыхания.

Заключение

Эксперимент по определению знака фототаксиса брюхоногого легочного моллюска *R. peregra* в лабораторных условиях показал положительную реакцию на свет, которая проявлялась в целенаправленном перемещении всех протестированных моллюсков к источнику света. Эта реакция отражает дневной тип активности и высокий уровень освещенности мест обитания *R. peregra* и обеспечивает ему нахождение мест обитания с благоприятными для жизнедеятельности световыми условиями и реализацию функции дыхания.

Литература

- Ваклюк И.А., Жуков В.В. 2000. Изучение фоторецепции *Lymnaea stagnalis* по проявлениям фототаксиса. *Журнал эволюционной биохимии и физиологии*, 36(5): 419-423.
- Жадин В.И. 1952. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. *Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом академии наук СССР*, 43. Москва-Ленинград, 346 с.
- Жуков В.В., Байкова И.Б. 2001. Влияние зрительных

- стимулов на выбор направления движения у *Achatina fulica*. *Сенсорные системы*, 15(2): 133-138.
- Жуков В.В., Бобкова М.В., Ваколюк И.А. 2002. Структура глаза и зрение у пресноводного легочного моллюска *Planorbarius corneus*. *Журнал эволюционной биохимии и физиологии*, 38(4): 419-430.
- Лакин Г.Ф. 1990. *Биометрия*. Москва: Высшая школа, 351 с.
- Сидельников А.П., Степанов И.И. 1998. Влияние удаления и регенерации глазных щупалец на отрицательный фототаксис улитки *Achatina fulica*. *Известия АН. Серия Биологическая*, (5): 544-552.
- Хайнд Р. 1975. *Поведение животных*. Москва: Мир, 855 с.
- Шепелева И.П. 2002. Сравнительное изучение анатомии и оптических свойств органов зрения некоторых брюхоногих моллюсков. Тезисы докладов V Всероссийской медико-биологической конференции молодых исследователей «Человек и его здоровье». Санкт-Петербург: 270.
- Шепелева И.П. 2005. Сравнительное исследование морфологии и оптических свойств хрусталиков глаз некоторых брюхоногих моллюсков. *Сенсорные системы*, 19(2): 172-176.
- 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.
- Bobkova M.V., Gal J., Zhukov V.V., Shepeleva I.P., Meyer-Rochow V.B. 2004. Variations in the retinal design of pulmonate snails (Mollusca, Gastropoda): squaring phylogenetic background and ecophysiological needs (I). *Invertebrate Biology*, 123(2): 101-115.
- Britton G., Farley J. 1999. Behavioural and neural bases of noncoincidence learning in *Hermisenda*. *Journal of Neuroscience*, 19(20): 9126-9132.
- van Duivenboden Y.A. 1982. Non ocular photoreceptors and photo-orientation in the pond snail *Lymnaea stagnalis* (L.). *Journal of Comparative Physiology*, 149A: 363-368.
- Fraenkel G.S., Gunn D.L. 1940. *The orientation of animals*. Oxford: Clarendon Press, 352 p.
- Fraenkel G.S., Gunn D.L. 1961. *The orientation of animals*. New York: Dover Publications, 376 p.
- Gal J., Bobkova M.V., Zhukov V.V., Shepeleva I.P., Meyer-Rochow V.B. 2004. Fixed focal-length optics in pulmonate snails (Mollusca, Gastropoda): squaring phylogenetic background and ecophysiological needs (II). *Invertebrate Biology*, 123(2): 116-127.
- 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.
- Hughes H.P.I. 1970. The spectral sensitivity and absolute threshold of *Onchidoris fusca* (Müller). *Journal of Experimental Biology*, 52: 609-618.
- Kennedy J.S. 1945. Classification and nomenclature of animal behaviour. *Nature*. 156: 754.
- Kuhn A. 1919. *Die orientierung der niere im raum*. Jena. 419 p.
- Land M. F., Nilsson D.-E. 2002. *Animal eyes*. Oxford: Oxford University Press, 47-54.
- Stoll C.J. 1973. On the role of eyes and non-ocular light receptors in orientational behaviour of *Lymnaea stagnalis* (L.). *Proceedings of Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, 76C(2): 204-214.
- Willém V. 1892. Contributions à l'étude physiologique des organes de sens chez les mollusques. I. La vision chez les gastropodes pulmonés. *Archive of Biology*, 12: 5-125.
- Zanforlin M. 1976. Observations on the visual perception of the snail *Euparipha pisana* (Müller). *Bollettino di Zoologia*, 43(3): 303-315.

●

РЕЗЮМЕ. В лабораторных условиях определен знак фототаксиса брюхоножного легочного моллюска *Radix peregra* (Müller, 1774). *R. peregra* показывает положительный фототаксис, который согласуется с его дневным типом активности и высоким уровнем освещенности мест обитания. Положительная реакция на свет обеспечивает моллюску нахождение мест обитания с благоприятными для жизнедеятельности световыми условиями и реализацию функции дыхания.