
Острота зрения 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 visual acuity 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 visual acuity of a gastropod pulmonate mollusk *Radix peregra* (Müller, 1774) was estimated on the basis of phototaxis in the laboratory conditions. White cards with black vertical stripes of different angular width were used as visual stimuli. A value of the resolving angular distance of photoreceptors was 1-2°, and the calculated on its basis visual acuity – 33-16.5 rad⁻¹. The mollusc has a diurnal type of activity and lives at well-illuminated surface patches of ponds on aquatic caulescent plants that it feeds on. The results of behavioral investigation presented in this work and morpho-optical study of the eye carried out earlier allow to consider that *R. peregra* can identify caulescent plants, suitable for its inhabitation, feeding and travelling to the water surface.

Некоторые исследователи полагают, что брюхоногие моллюски определяют объекты при помощи хеморецепции, а камерные глаза обеспечивают только реакцию фототаксиса [Eakin, Brandenburger, 1975; Audesirk, Audesirk, 1985; Emery, 1992; Chase, 2001]. Исследования глаз при помощи морфометрии и оптометрии [Шепелева, 2011а, 2011б, 2011в], а также поведенческие эксперименты в естественных и лабораторных условиях показали, что брюхоногие моллюски в окружающей среде могут ориентироваться при помощи зрения [Жуков, Байкова, 2001; Жуков и др., 2002; Evans, 1961; Hermann, 1968; Chelazzi, Vannini, 1976; Zanforlin, 1976; Hamilton, 1977, 1978; Hamilton, Winter, 1982, 1984; Andrew,

Savage, 2000]. Исследования структуры и оптических свойств глаза при помощи методов световой и электронной микроскопии, а также рассчитанные зрительные параметры выявили сравнительно хорошие зрительные способности у брюхоногого легочного моллюска *Radix peregra* (Müller, 1774) [Шепелева, 2002, 2005; Bobkova et al., 2004; Gal et al., 2004]. Полученные результаты послужили основанием для выполнения представленного в настоящей работе поведенческого эксперимента с целью проверить зрительные способности моллюска. Цель настоящей работы – оценить остроту зрения *R. peregra* на основе двигательной реакции. Экспериментальные задачи – установить степень аттрактивности для моллюска тестовых карточек с определенной угловой шириной полос; сравнить поведенческие данные с данными морфологических и оптических исследований; сопоставить поведение моллюска с его образом жизни.

Материал и методы

Моллюски

В экспериментах использовали взрослых особей брюхоногого легочного 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

Использовали экспериментальную установку, описанную в статье Шепелевой [2013]. Световую стимуляцию осуществляли через торцевые стеклянные стенки рукавов камеры при помощи двух источников света (лампы по 10 Вт), перед которыми помещали теплозащитные фильтры. Рас-

сеивающие фильтры не использовали, т.к. для тестирования животных применяли карточки из кальки размером 9x9 см, которыми закрывали торцевые стенки рукавов камеры. Фоновым стимулом служила белая карточка из кальки. Тестовыми стимулами служили белые карточки из кальки, на каждую из которых была наклеена черная полоса определенной угловой ширины: 0,5°, 1°, 2°, 3°, 4° и 5°. Такой диапазон был выбран исходя из разрешаемого углового расстояния фоторецепторов, рассчитанного на основе морфологических и оптических данных, согласно которым его значение в тех областях сетчатки глаза, где формируется отчетливое изображение, составляет 2° и 3° [Gal *et al.*, 2004].

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 260 моллюсков: 20 – в контрольной серии и 240 – в экспериментальных сериях. В каждом опыте контрольной и экспериментальной серий по одному животному помещали у середины задней стенки камеры таким образом, чтобы его головной отдел был обращен к развилке рукавов. Опыты контрольной серии проводили в присутствии двух источников света одинаковой интенсивности и фоновых карточек. Положение животного регистрировали через 15 минут после начала опыта. В опытах экспериментальных серий в одно торцевое окно помещали фоновую карточку, в другое – тестовую карточку. С каждой тестовой карточкой проводили две серии опытов (в каждой $n=20$), меняя местами тестовый и фоновый стимулы. В каждом опыте экспериментальных серий наблюдение прекращали после того, как животное достигало торцевой стенки рукава камеры.

Результаты

Контрольные опыты показали практически равномерное распределение моллюсков между рукавами камеры – 9:11 и позволили убедиться в отсутствии предпочтения животными какого-либо участка экспериментальной установки (критерий знаков, $n=20$, $z_{\text{крит}}=17$ для $\alpha=1\%$) [Лакин, 1990].

Тестирование моллюсков с использованием шести видов карточек, различающихся угловой шириной полос, показало следующие результаты. Больше всего внимания моллюски проявили по отношению к карточкам с угловой шириной полос 1° и 2°, о чем свидетельствуют не только полученные данные (Табл. 1), но и поведение

Табл. 1. Распределение *Radix peregra* по отношению к стимулам

Угловая ширина полосы на тестовой карточке (град)	Количество моллюсков, выбравших стимул	
	тестовый стимул	фоновый стимул
0,5	23	17
1,0	28	12
2,0	28	12
3,0	25	15
4,0	18	22
5,0	8	32

животных. Выбор моллюсками этих тестовых стимулов подтверждается статистически (критерий знаков, $n=40$, $z_{\text{крит}}=27$ для $\alpha=5\%$) [Лакин, 1990]. Все без исключения моллюски, отдавшие предпочтение этим тестовым стимулам, при достижении карточек уверенно заползали вверх на стекло в тех местах, где позади них находились черные полосы. Реакция животных в этих опытах показала, что к стимулам они небезразличны. Иначе обстояло дело с реакцией моллюсков на остальные карточки. На карточки с угловой шириной полос 0,5° и 3° реакция моллюсков была почти одинаковой: карточку с угловой шириной полосы 3° выбрало немного больше моллюсков, чем карточку с угловой шириной полосы 0,5° (Табл. 1). В присутствии карточки с угловой шириной полосы 4° моллюски распределились с небольшим перевесом в пользу фонового стимула (Табл. 1). Выбор моллюсками тестовых карточек с угловой шириной полос 0,5°, 3° и 4° статистически не подтверждается (критерий знаков, $n=40$, $z_{\text{крит}}=27$ для $\alpha=5\%$) [Лакин, 1990]. При предъявлении карточки с угловой шириной полосы 5° моллюски статистически достоверно предпочитали фоновый стимул тестовому стимулу (критерий знаков, $n=40$, $z_{\text{крит}}=29$ для $\alpha=1\%$) [Лакин, 1990] (Табл. 1).

Обсуждение

Пресноводных брюхоногих моллюсков можно разделить на две большие филогенетические группы. Одна из них – первично-водная, т.е. ее эволюция целиком проходила в воде. Другая группа объединяет вторично-водные организмы – потомки сухопутных брюхоногих моллюсков, способных к атмосферному дыханию и относящихся к Pulmonata. В отношении этих моллюсков,

обитающих в пресных водах, было высказано следующее предположение. Предки современных *Lymnaeidae* вели амфибийный образ жизни, находя в условиях влажного тропического и субтропического климата подходящие места обитания на листьях и стеблях водных и околоводных растений. С изменением климата в сторону сухости эти моллюски вместе со служившими им опорой растениями сделались настоящими водными обитателями, получавшими, тем не менее, кислород преимущественно из атмосферного воздуха [Жадин, 1952]. Как видно, моллюски сменили наземную среду обитания на водную, но не изменили своих предпочтений относительно мест обитания, что наглядно демонстрирует современный представитель брюхоногих легочных моллюсков *R. peregra*. *R. peregra* активен днем и живет в хорошо освещенных прибрежных участках прудов на водных растениях, растущих вертикально. Потенциально такие световые условия способствуют хорошей дискриминации моллюском окружающих объектов. Известно, что для *R. peregra* растения являются не только местом обитания, но одновременно служат источником пищи и средством, которое моллюск может использовать для того чтобы добраться до поверхности воды за воздухом. Таким образом, тонкие стебельчатые растения представляют для моллюска биологически важные объекты. Поэтому можно предположить, что одна из тех зрительных задач, для решения которой у него должны быть развиты зрительные способности, заключается в локализации этих растений.

Для того чтобы идентифицировать окружающие объекты, разрешаемое угловое расстояние фоторецепторов глаза не должно превышать несколько градусов [Land, Fernald, 1992], а оптическая чувствительность фоторецепторов должна быть адекватна световым условиям мест обитания [Land, 1981; Warrant, McIntyre, 1993]. Результаты морфологических и оптических исследований позволяют считать, что глаз *R. peregra* приспособлен к зрению (Рис. 1). Оптическая система глаза в воде формирует отчетливое изображение на микровиллярном слое фоторецепторов второго типа в дорсальной ямке сетчатки и на микровиллярном слое фоторецепторов первого и второго типа в вентральной ямке. Разрешаемое угловое расстояние фоторецепторов достаточно высокое и составляет 3° для фоторецепторов второго типа в дорсальной ямке и 2° для фоторецепторов первого и второго типа в вентральной ямке. Оптическая чувствительность фоторецепторов второго типа в дорсальной ямке составляет $0,1 \text{ мкм}^2 \cdot \text{ср}^{-1}$, а фоторецепторов первого и второго типа в вентральной ямке – $0,2$ и $0,02 \text{ мкм}^2 \cdot \text{ср}^{-1}$ соответственно [Gal et al., 2004]. При этом значение оптической чувствительности фо-

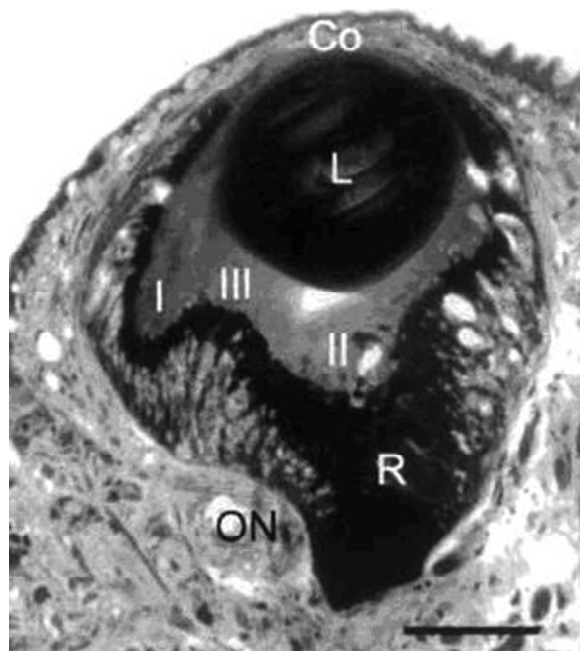


РИС. 1. Продольный полутонкий срез глаза *Radix peregra* [Bobkova et al., 2004]: Co – роговица, L – хрусталик, R – сетчатка, ON – оптический нерв, I – дорсальная ямка сетчатки, II – вентральная ямка сетчатки, III – гребень, разделяющий ямки. Масштаб: 50 мкм.

FIG. 1. Longitudinal semithin section of the eye of *Radix peregra* [Bobkova et al., 2004]: Co – cornea; L – lens; R – retina; ON – optic nerve; I – dorsal pit of retina, II – ventral pit of retina, III – crest, dividing the pits. Scale bar: 50 μm .

торецепторов второго типа в дорсальной ямке ($0,1 \text{ мкм}^2 \cdot \text{ср}^{-1}$), на которую проецируется вид снизу, в пять раз выше, чем в вентральной ямке ($0,02 \text{ мкм}^2 \cdot \text{ср}^{-1}$), которая получает изображение сверху. Оптическая чувствительность фоторецепторов *R. peregra* близка к оптической чувствительности фоторецепторов других брюхоногих моллюсков с дневным типом активности, например, пресноводных легочных моллюсков *Lymnaea stagnalis* (Linnaeus, 1758) ($0,04 \text{ мкм}^2 \cdot \text{ср}^{-1}$) и *Physa fontinalis* (Linnaeus, 1758) ($0,2 \text{ мкм}^2 \cdot \text{ср}^{-1}$) [Gal et al., 2004], а также морских переднежаберных моллюсков *Littoraria irrorata* (Say, 1822) ($0,3 \text{ мкм}^2 \cdot \text{ср}^{-1}$) [Hamilton et al., 1983] и *Littorina littorea* (Linnaeus, 1758) ($0,37 \text{ мкм}^2 \cdot \text{ср}^{-1}$) [Seyer, 1992]. Значения оптической чувствительности фоторецепторов *R. peregra* показывают очевидную адаптацию глаза к световым условиям мест обитания моллюска в целом и даже к отдельным их областям. Таким образом, глаз *R. peregra* удовлетворяет основным условиям, необходимым для выполнения предсказанной для него зрительной задачи.

Показателем того, что на самом деле видит моллюск, являются поведенческие эксперименты. Опыты, проведенные в настоящей работе, показали, что из тестовых карточек с угловой

шириной полос 0,5°, 1°, 2°, 3°, 4° и 5° *R. peregra* статистически достоверно предпочитал карточки с угловой шириной полос 1-2° (Табл. 1). Моллюски заползали на черные полосы этих карточек, как на растения. Такая реакция говорит о том, что моллюски видят эти полосы и свидетельствует о значимости этих зрительных стимулов для животных. Таким образом, разрешаемое угловое расстояние фоторецепторов, определенное на основе двигательной реакции *R. peregra*, составило 1° и 2°, а рассчитанная на его основе разрешающая способность глаза или острота зрения [Land, 1981] – 33-16,5 рад⁻¹. По результатам структурно-оптических исследований разрешаемое угловое расстояние фоторецепторов глаза *R. peregra* составило 2-3°, а разрешающая способность глаза или острота зрения – 16,5-11 рад⁻¹. Таким образом, значения зрительных параметров, полученные на основе двигательной реакции, близки к рассчитанным значениям этих параметров.

Очевидно, что высокая разрешающая способность необходима хищникам, но хорошее зрение также важно и другим животным для распознавания хищников, нахождения особей своего вида, маневрирования в местах обитания [Seyer, 1998]. Например, морской брюхоногий переднежаберный моллюск *L. irrorata* при помощи зрения находит вертикальные стебли растений, на которые заползает во время прилива и таким образом избегает бентосных хищников [Hamilton, 1977, 1978]. Порог двигательной реакции этого моллюска на вертикальную полосу составляет 0,9° [Hamilton, Winter, 1982], а рассчитанное на основе морфологических и оптических данных разрешаемое угловое расстояние фоторецепторов глаза – 1,04° [Hamilton et al., 1983]. Другой переднежаберный моллюск *Turbo castanea* (Gmelin, 1791) для той же цели использует листья донных растений. Порог его двигательной реакции на вертикальную полосу составляет 0,8° [Hamilton, Winter, 1984]. Пресноводный брюхоногий легочный моллюск *Planorbarius corneus* (Linnaeus, 1758), живущий в прудах на стебельчатых растениях, имеет порог двигательной реакции на вертикальную полосу в пределах интервала 1,43-1,91° [Жуков и др., 2002] и рассчитанное значение разрешаемого углового расстояния фоторецепторов глаза – 2,5° [Gal et al., 2004]. У *R. peregra* разрешаемое угловое расстояние фоторецепторов глаза, как определенное по двигательной реакции (1-2°), так и рассчитанное (2-3°), сравнимо с разрешаемым угловым расстоянием *L. irrorata*, *T. castanea* и *Pl. corneus*. Таким образом, результаты представленного в настоящей работе поведенческого исследования в сочетании с результатами морфо-оптического изучения глаза позволяют считать, что *R. peregra*

может определять стебельчатые растения, подходящие для его обитания, питания и перемещения к поверхности воды.

Заключение

Эксперимент по оценке остроты зрения брюхоножного легочного моллюска *R. peregra* на основе двигательной реакции в лабораторных условиях выявил у него сравнительно высокое значение этого зрительного параметра – 33-16,5 рад⁻¹. Результаты представленного в настоящей работе поведенческого исследования и выполненного ранее морфо-оптического изучения глаза позволяют считать, что *R. peregra* может ориентироваться в окружающей его естественной среде при помощи зрения.

Литература

- 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.
- 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 с.
- Шепелева И.П. 2005. Сравнительное исследование морфологии и оптических свойств хрусталиков глаз некоторых брюхоногих моллюсков. *Сенсорные системы*, 19(2): 172-176.
- Шепелева И.П. 2011а. Типы глаз беспозвоночных животных. *Вестник Мордовского государственного университета. Серия Биологические науки*, (4): 218-230.
- Шепелева И.П. 2011б. Камерные глаза брюхоногих моллюсков. *Вестник Мордовского государственного университета. Серия Биологические науки*, (4): 230-239.
- Шепелева И.П. 2011в. Разрешающая способность и оптическая чувствительность камерных глаз брюхоногих моллюсков. *Вестник Мордовского государственного университета. Серия Биологические науки*, (4): 240-250.
- Шепелева И.П. 2013. Знак фототаксиса брюхоножного легочного моллюска *Radix peregra* (Müller, 1774) (Basommatophora, Lymnaeidae). *Ruthenica*, 23(2): 167-170.
- Andrew R.J., Savage H. 2000. Appetitive learning using visual conditional stimuli in the pond snail, *Lym-*

- naea stagnalis*. *Neurobiology of Learning and Memory*, 73: 258-273.
- Audesirk T., Audesirk G. 1985. Behaviour of gastropod molluscs. In: Willows A.O.D. (ed.), *The Mollusca*. New-York: Academic Press, 8: 1-94.
- Bobkova M.B., 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.
- Chase R. 2001. Sensory organs and nervous system. In: Barker G.M. (ed.), *The biology of terrestrial mollusks*. Oxon. Britain: Cabi Publishing, Wallingford: 179-211.
- 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.
- Eakin R.M., Brandenburger J.L. 1975. Understanding a snail's eye at a snail's pace. *American Zoology*, 15: 851-863.
- Emery D.G. 1992. Fine structure of olfactory epithelia of gastropod mollusks. *Microscopic Research Technique*, 22: 307-324.
- 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.
- 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. 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.
- Land M.F. 1981. Optics and vision in invertebrate. In: Autrum H., ed. *Sensory physiology*, Berlin-Heidelberg - New-York: Springer-Verlag, 7/6B: 471-592.
- Land M.F., Fernald R.D. 1992. The evolution of eyes. *Annual Review of Neuroscience*, 15: 1-29.
- 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. 1998. *Comparative optics of prosobranch eyes*. Lund: Lund University, 86 p.
- Warrant E.J., McIntyre P.D. 1993. Arthropod eye design and the physical limits to spatial resolving power. *Journal of Neurobiology*, 40: 413-461.
- Zanforlin M. 1976. Observations on the visual perception of the snail *Euparypha pisana* (Müller). *Bollettino di Zooogia*, 43(3): 303-315.

●

РЕЗЮМЕ. В лабораторных условиях на основе фототаксиса оценена острота зрения брюхоногого легочного моллюска *Radix peregra* (Müller, 1774). В качестве зрительных стимулов использовали белые карточки с черными вертикальными полосами разной угловой ширины. Разрешаемое угловое расстояние фоторецепторов глаза *R. peregra* составило 1-2°, а рассчитанная на его основе острота зрения – 33-16,5 рад⁻¹. Моллюск имеет дневной тип активности и живет в хорошо освещенных прибрежных участках прудов на водных стебельчатых растениях, которыми питается. Результаты представленного в настоящей работе поведенческого исследования и выполненного ранее морфо-оптического изучения глаза позволяют считать, что *R. peregra* может определять стебельчатые растения, подходящие для его обитания, питания и перемещения к поверхности воды.