

Морфологические и оптические свойства и эволюционные изменения щупальцевого эпидермиса и роговицы глаз наземных брюхоногих моллюсков (Pulmonata, Stylommatophora)

И.П. ШЕПЕЛЕВА

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт физиологии им. И.П. Павлова РАН, наб. Макарова, 6, Санкт-Петербург, 199034, РОССИЯ.
Международный университет Бремена, Кампус, 1, Бремен, 28759, ГЕРМАНИЯ.
Университет г. Лунда, Хельгонаваген, 3, Лунд, 22362, ШВЕЦИЯ.
E-mail: ishepeleva@rambler.ru

Morphological and optical properties and evolutionary changes of tentacular epidermis and cornea of the eyes of terrestrial gastropod molluscs (Pulmonata, Stylommatophora)

I.P. SHEPELEVA

Pavlov Institute of Physiology, Russian Academy of Sciences, Makarova emb. 6, St. Petersburg, 199034, RUSSIA. International University Bremen, Campus Ring 1, Bremen, 28759, GERMANY. University of Lund, Helgonavagen 3, Lund, 22362, SWEDEN. E-mail: ishepeleva@rambler.ru

ABSTRACT. Morphological and optical properties of tentacular epidermis and cornea of the eyes of some species of terrestrial gastropod pulmonate molluscs were studied and their evolutionary transformations were estimated. It was demonstrated that all examined properties of tentacular epidermis and cornea of these species are typical for terrestrial pulmonates. In the course of evolution tentacular epidermis of terrestrial pulmonate molluscs was modified to less extent than cornea, and both these structures underwent minor changes in comparison with analogous structures of the eyes of marine prosobranch molluscs.

Введение

У наземных брюхоногих легочных моллюсков камерные глаза расположены непосредственно под щупальцевым эпидермисом, который имеет искривленную поверхность. Как известно, искривленная поверхность между двумя средами с разным показателем преломления – простой и эффективный способ создания линзы [Nilsson, 1990]. Поэтому у моллюсков эпидермис щупальца становится первым компонентом диоптрического аппарата глаз. Другими компонентами диоптрического аппарата являются уже непосред-

ственные структуры глаза – роговица и хрусталик. Последний в результате адаптации моллюсков к жизни на суше изменился незначительно, и у некоторых видов даже сохранил доминантную преломляющую функцию, как у предков – морских переднежаберных моллюсков [Шепелева, 2002, 2005, 2006а, б, в, 2007, 2008, 2015, 2018; Gál et al., 2004].

Цель работы – изучить щупальцевый эпидермис и роговицу камерных глаз наземных брюхоногих легочных моллюсков. Экспериментальные задачи – изучить морфологические и оптические свойства щупальцевого эпидермиса и роговицы; оценить эволюционные изменения щупальцевого эпидермиса и роговицы.

Материалы и методы

Материалом для исследования служили взрослые особи восьми видов наземных 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.; *Trochulus hispidus* (Linnaeus, 1758) (Hygromiidae) и *Succinea putris* (Linnaeus, 1758) (Succineidae), собранные в Вомбе в июне–июле 2004 г. Моллюсков содержали в террариумах с почвой при

Табл. 1. Параметры глаз наземных брюхоногих легочных моллюсков.

Table 1. Parameters of the eyes of terrestrial gastropod pulmonate mollusks.

Вид моллюска, ссылка	Размер глаза, мкм	Толщина щупальцевого эпидермиса*, мкм	Толщина роговицы, мкм	Отношение толщины роговицы и эпидермиса
<i>Arion rufus</i> [Шепелева, 2005]	582±1,4×539±2,7 (n=5)	18±2,4 (n=5)	43±1,4 (n=5)	2,4
<i>Cochlodina laminata</i> [Шепелева, 2006а]	155±4,6×147±5,4 (n=10)	8,0±1,1 (n=10)	12±1,5 (n=10)	1,5
<i>Monachoides incarnata</i> [Шепелева, 2006а]	270±6,2×199±3,1 (n=10)	9,0±1,1 (n=10)	20±2,9 (n=10)	2,2
<i>Helicigona lapicida</i> [Шепелева, 2006б]	228±9,0×189±8,0 (n=10)	11±1,5 (n=10)	15±2,0 (n=10)	1,4
<i>Arianta arbustorum</i> [Шепелева, 2006в]	290±7,0×235±5,0 (n=10)	15±1,7 (n=10)	27±2,0 (n=10)	1,8
<i>Cerpea hortensis</i> [Шепелева, 2006в]	286±8,0×233±7,0 (n=10)	18±2,2 (n=10)	31±5,2 (n=10)	1,7
<i>Trochulus hispidus</i> [Шепелева, 2008]	190±4,0×130±4,0 (n=12)	7,0±2,0 (n=12)	8,0±2,0 (n=12)	1,1
<i>Succinea putris</i> [Шепелева, 2015]	180±9,0×140±8,0 (n=18)	9,0±2,0 (n=18)	10±2,0 (n=18)	1,1

* – включает толщину дермы.

комнатной температуре и естественном световом режиме, кормили листьями одуванчиков. Количество глаз, исследованных у каждого вида моллюсков, приведено в табл. 1.

Исследования *in vitro*

Препараты глазных щупалец и глаз готовили с использованием физиологического раствора под бинокулярным микроскопом Carl Zeiss и фотографировали при помощи светового микроскопа Zeiss Axiophot.

Гистология и микроскопия

В качестве материала для световой микроскопии использовали глазные щупальца моллюсков, адаптированных к темноте. Щупальца последовательно фиксировали в 2,5%-ном растворе глутарового альдегида на 0,1 M s-коллиндиновом или какодилатном буфере (pH=8,0) в течение 2 ч при 4°C и в 1%-ном растворе тетраоксида осмия на тех же буферах в течение 1 ч при 4°C. Затем материал обезвоживали и заливали смолой. Полутонкие (1,5 или 2 мкм) срезы нарезали при помощи ультрамикротомов LEICA ULTRACUT R или V LKB 2088, окрашивали 0,5%-ным раствором толуидинового синего, заключали под покровное стекло и фотографировали при помощи световых микроскопов OLYMPUS B 201 или Zeiss Axiophot.

Морфометрия

Измерения параметров выполняли на фотографиях полутонких срезов глаз с использованием компьютерной программы CorelDRAW. Средние значения полученных данных со стан-

дартным отклонением [Лакин, 1990] приведены в табл. 1.

Результаты

У *A. rufus*, *C. laminata*, *M. incarnata*, *A. arbustorum*, *C. hortensis*, *H. lapicida*, *T. hispidus* и *S. putris* эпидермис, покрывающий глаза, и прилежащая к нему роговица, представляют собой выпукло-вогнутые линзы с полусферической формой преломляющих поверхностей (Рис. 1). *In vitro* щупальцевый эпидермис и роговица выглядят прозрачными, непигментированными и оптически гомогенными. Толщина этих линз относительно друг друга у каждого вида моллюсков различается, но эпидермис всегда тоньше роговицы. Так, минимальные различия – в 1,1 раза – наблюдаются у *T. hispidus* и *S. putris*, максимальные различия – в 2,4 раза – у *A. rufus* (Табл. 1). На полутонких срезах глаз щупальцевый эпидермис и роговица состоят из одного слоя столбчатых эпителиальных клеток, разделенных дермой.

Обсуждение

У брюхоногих моллюсков щупальцевый эпидермис и лежащая под ним роговица имеют одинаковые показатели преломления [Newell, 1965; Newell, Newell, 1968; Hamilton *et al.*, 1983; Gб1 *et al.*, 2004], а внутренний радиус кривизны эпидермиса и наружный радиус кривизны роговицы совпадают [Шепелева, 2005, 2006а, б, в, 2007, 2008, 2015; Bobkova *et al.*, 2004]. Поэтому при расчетах оптических параметров глаз с учетом

этих свойств эпидермис и роговица могут рассматриваться как одна линза. Большинство других изученных в работе морфологических и оптических свойств щупальцевого эпидермиса и роговицы, таких, как вид линзы, форма ее преломляющих поверхностей, прозрачность, пигментация и оптическая гомогенность, у *A. rufus*, *C. laminata*, *M. incarnata*, *A. arbustorum*, *C. hortensis*, *H. lapicida*, *T. hispidus* и *S. putris* полностью совпадают. Такие же свойства характерны для эпидермиса и роговицы камерных глаз практически всех изученных видов наземных легочных и всех видов морских переднежаберных моллюсков [Шепелева, 2011, 2013; Charles, 1966; Land, 1981; Messenger, 1981] (Табл. 2–3). Исключение составляет наземная легочная улитка *Strophoheilus* sp., у которой эпидермис над глазом описан как слегка пигментированный [Oswaldo-Cruz, Bernardes, 1982].

У *A. rufus*, *C. laminata*, *M. incarnata*, *A. arbustorum*, *C. hortensis*, *H. lapicida*, *T. hispidus* и *S. putris* толщина щупальцевого эпидермиса варьирует от 7 до 18 мкм, роговицы – от 8 до 43 мкм. При этом у каждого вида моллюсков эпидермис имеет меньшую толщину, чем роговица (Табл. 1). Толщина эпидермиса у всех изученных видов сравнима с таковой других видов моллюсков с глазами схожего размера, например, наземных легочных *T. hispidus* (из Калининградской области) [Bobkova et al., 2004] и *Helix aspersa* (Müller, 1774) [Eakin, Westfall, 1964], и морских переднежаберных *Littorina irrorata* (Say, 1822) [Hamilton et al., 1983] и *Littorina littorea* (Linnaeus, 1758) [Seyer, 1992]. Толщина рогови-

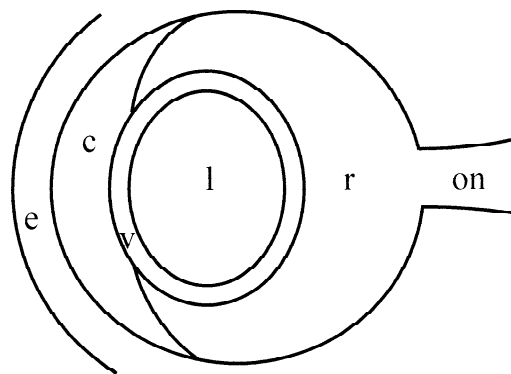


РИС. 1. Схематичное изображение камерного глаза наземного брюхоножного моллюска. Сокращения: e – щупальцевый эпидермис; c – роговица; v – стекловидное тело; l – хрусталик; r – сетчатка; on – зрительный нерв.

FIG. 1. Schematic drawing of the camera eye of terrestrial gastropod pulmonate mollusk. Abbreviation: e – tentacular epidermis; c – cornea; v – vitreous body; l – lens; r – retina; on – optic nerve.

цы также сопоставима с таковой наземных легочных моллюсков, но превышает даже максимальную толщину роговицы морских переднежаберных моллюсков. Что касается различий в толщине эпидермиса и роговицы относительно друг друга, то эпидермис тоньше роговицы почти у всех наземных легочных моллюсков, кроме *Cepaea nemoralis* (Linnaeus, 1758) [Bobkova et al., 2004], и толще роговицы у всех морских

Табл. 2. Морфологические и оптические свойства щупальцевого эпидермиса и роговицы глаз морских переднежаберных и наземных легочных брюхоногих моллюсков.

Table 2. Morphological and optical properties of tentacular epidermis and cornea of the eyes of marine prosobranch and terrestrial pulmonate gastropod mollusks.

Свойства	Морские переднежаберные моллюски		Наземные легочные моллюски	
	щупальцевый эпидермис	роговица	щупальцевый эпидермис	роговица
Вид линзы	выпукло-вогнутая	выпукло-вогнутая	выпукло-вогнутая	выпукло-вогнутая
Форма преломляющих поверхностей линзы	полусферическая	полусферическая	полусферическая	полусферическая
Прозрачность	прозрачный	прозрачная	прозрачный	прозрачная
Пигментация	непигментированный	непигментированная	непигментированный	непигментированная
Оптическая гомогенность	гомогенный	гомогенная	гомогенный	гомогенная
Толщина линзы	большая	маленькая	большая	большая
Толщина линз по отношению друг к другу	большая	маленькая	маленькая	большая
Вид эпителия	однослойный столбчатый или кубический	однослойный плоский или кубический	однослойный столбчатый	однослойный столбчатый

Табл. 3. Сходства и различия в морфологических и оптических свойствах щупальцевого эпидермиса и роговицы глаз морских переднежаберных и наземных легочных брюхоногих моллюсков.

Table 3. Similarities and differences in morphological and optical properties of tentacular epidermis and cornea of the eyes of marine prosobranch and terrestrial pulmonate gastropod mollusks.

Свойства	Сходства и различия	
	щупальцевый эпидермис	роговица
Вид линзы	+	+
Форма преломляющих поверхностей линзы	+	+
Прозрачность	+	+
Пигментация	+	+
Оптическая гомогенность	+	+
Толщина линзы	+	–
Толщина линз по отношению друг к другу	–	–
Вид эпителия	+/-	–

переднежаберных моллюсков (Табл. 2–3). Однозначной зависимости толщины эпидермиса и роговицы от размера глаза у *A. rufus*, *C. laminata*, *M. incarnata*, *A. arbustorum*, *C. hortensis*, *H. lapicida*, *T. hispidus* и *S. putris*, а также у других видов наземных легочных и морских переднежаберных моллюсков не прослеживается. Тем не менее, глаза большего размера обычно покрыты более толстым слоем эпидермиса и имеют более толстую роговицу, как у наземной легочной улитки *Strophoheilus* sp. [Oswaldo-Cruz, Bernardes, 1982] и морской переднежаберной улитки *Strombus raninus* (Linnaeus, 1758) [Seyer, 1994].

Щупальцевый эпидермис и роговица у всех изученных видов образованы однослойным столбчатым эпителием. Такое же строение имеет эпидермис у всех видов наземных легочных моллюсков, а также у некоторых видов морских переднежаберных моллюсков, например, у *Littorina scutulata* (Gould, 1848) [Mayes, Hermans, 1973], тогда как у других видов моллюсков этой группы, например, у *L. irrorata* [Hamilton *et al.*, 1983], эпидермис состоит из слоя кубических клеток. Идентичное строение роговицы свойственно всем наземным легочным моллюскам, в то время как у морских переднежаберных моллюсков роговицу формирует слой плоских клеток, как у *Ilyanassa obsoleta* (Say, 1822) [Gibson, 1984], или слой кубических клеток, как у *L. littorea* [Newell, 1965; Seyer, 1992] (Табл. 2–3).

Как видно, у наземных легочных моллюсков по сравнению с морскими переднежаберными моллюсками толщина щупальцевого эпидермиса осталась неизменной в отличие от толщины роговицы. Толщина эпидермиса, который состоит из слоя столбчатых клеток, у наземных легочных моллюсков сравнима с толщиной эпидермиса, который состоит из слоя более низких кубических клеток, у морских переднежаберных моллюсков за счет более толстого слоя дермы у последних. Различий в структуре самой дермы, которые можно было бы связать с филогенетическим положением брюхоногих моллюсков, не обнаружено [Vairati *et al.*, 2001]. Увеличение толщины роговицы у наземных легочных моллюсков по сравнению с морскими переднежаберными моллюсками произошло за счет изменения вида эпителия. Плоский эпителий из уплощенных клеток или кубический эпителий из невысоких клеток был замещен столбчатым эпителием, клетки которого отличаются большей высотой. У брюхоногих моллюсков роговица помимо светопреломляющей функции выполняет опорную и защитную функции [Шепелева, 2011, 2013; Spearman, 1973; Bubel, 1984; Bobkova *et al.*, 2004]. Утолщение этой линзы у наземных легочных моллюсков вряд ли можно связать с ее опорной функцией, так как значительно более тонкие роговицы успешно используются у морских переднежаберных моллюсков в глазах гораздо большего размера, как у *S. raninus* [Seyer, 1994], а также у видов, обитающих на глубине до 20 м, как у *Aporrhais pespelecani* (Linnaeus, 1758) [Blumer, 1996]. Скорее всего, увеличение толщины роговицы произошло для защиты глаз. Глаза наземных легочных моллюсков, будучи локализованными на концах подвижных щупалец, являются более уязвимыми по сравнению с глазами подавляющего большинства морских переднежаберных моллюсков, которые расположены непосредственно на голове в основании коротких щупалец и окружены периоптическим синусом. К тому же, у наземных моллюсков роговица предохраняет глаза не только от механического повреждения, но и от потери влаги [Шепелева, 2011; Spearman, 1973; Bubel, 1984; Bobkova *et al.*, 2004].

Заключение

Результаты исследования показывают, что у наземных брюхоногих легочных моллюсков *A. rufus*, *C. laminata*, *M. incarnata*, *H. lapicida*, *A. arbustorum*, *C. hortensis*, *T. hispidus* и *S. putris* и щупальцевый эпидермис, и роговица по всем рассмотренным морфологическим и оптическим свойствам полностью похожи, а друг от друга отличаются только толщиной. Эпидермис *A. rufus*,

C. laminata, *M. incarnata*, *H. lapicida*, *A. arbustorum*, *C. hortensis*, *T. hispidus* и *S. putris* может отличаться от эпидермиса других наземных легочных моллюсков пигментацией и толщиной относительно роговицы. Также он может отличаться видом эпителия и отличается толщиной относительно роговицы от эпидермиса морских переднежаберных моллюсков. Роговица похожа на роговицу наземных легочных моллюсков, но отличается толщиной, толщиной относительно эпидермиса и видом эпителия от роговицы морских переднежаберных моллюсков. Таким образом, у наземных легочных и морских переднежаберных брюхоногих моллюсков щупальцевый эпидермис имеет меньше различий, чем роговица, и обе эти линзы очень похожи друг на друга по морфологическим и оптическим свойствам (Табл. 2–3). В целом в ходе эволюции щупальцевый эпидермис и роговица глаз наземных легочных моллюсков претерпели незначительные изменения по сравнению с аналогичными структурами глаз морских переднежаберных моллюсков.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке грантов от немецкого фонда «Marga und Kurt Moellgaard-Stiftung» (Т 130/2370/2512/12659/03) и Университета г. 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 г. Лунда и М. Соренссона за указание мест обитания моллюсков и доставку *H. lapicida* с о. Эланд.

Литература

- Лакин Г.Ф. 1990. *Биометрия*. М.: Высшая школа, 351 стр.
- Шепелева И.П. 2002. Сравнительное изучение анатомии и оптических свойств органов зрения некоторых брюхоногих моллюсков. *Тезисы докладов V-й Всероссийской медико-биологической конференции молодых исследователей «Человек и его здоровье»*. Санкт-Петербург: 270.
- Шепелева И.П. 2005. Морфология и оптическая физиология глаза наземного слизня *Arion rufus* (L.) (Mollusca: Gastropoda). *Сенсорные системы*, 19(2): 166–171.
- Шепелева И.П. 2006а. Сравнительное изучение морфологии и оптики глаз наземных брюхоногих моллюсков *Cochlodina laminata* и *Perforatella incarnata* (Pulmonata: Stylommatophora) с различными световыми предпочтениями. *Сенсорные системы*, 20(1): 40–51.
- Шепелева И.П. 2006б. Глаз наземного брюхоножного моллюска *Helicigona lapicida* (Pulmonata: Stylommatophora). *Сенсорные системы*, 20(1): 52–58.
- Шепелева И.П. 2006в. Сравнительное изучение морфологии и оптики глаз наземных брюхоногих моллюсков *Arianta arbustorum* и *Cerpea hortensis* (Pulmonata: Stylommatophora) со сходными световыми предпочтениями. *Сенсорные системы*, 20(1): 59–67.
- Шепелева И.П. 2007. *Сравнительная морфология и оптические свойства глаз брюхоногих моллюсков Stylommatophora (Gastropoda: Pulmonata)*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 28 стр.
- Шепелева И.П. 2008. Структура и оптические свойства глаза наземного брюхоножного моллюска *Trichia hispida* (Linn, 1758) (Pulmonata: Stylommatophora) из Южной Швеции. *Зоология беспозвоночных*, 5(20): 173–180.
- Шепелева И.П. 2011. Камерные глаза брюхоногих моллюсков. *Вестник Мордовского университета. Серия Биологические науки*, (4): 230–239.
- Шепелева И.П. 2013. Сравнительный анализ камерных глаз брюхоногих моллюсков и человека. *Сенсорные системы*, 27(4): 317–326.
- Шепелева И.П. 2015. Строение и оптические свойства камерного глаза брюхоножного легочного моллюска *Succinea putris* (Linnaeus, 1758) (Stylommatophora, Succineidae). *Ruthenica, Russian Malacological Journal*, 25(1): 11–14.
- Шепелева И.П. 2018. Морфологические и оптические свойства и эволюционные изменения хрусталиков глаз наземных брюхоногих моллюсков (Pulmonata, Stylommatophora). *Ruthenica, Russian Malacological Journal*, 28(1): 33–38.
- Bairati A., Comazzi M., Gioria M. 2001. An ultrastructural study of connective tissue in mollusc integument: II. Gastropoda. *Tissue Cell*, 33(5): 426–38.
- Blumer M.J.F. 1996. Alterations of the eyes during ontogenesis in *Aporrhais pespelecani* (Mollusca, Caenogastropoda). *Zoomorphology*, 116: 123–131.
- Bobkova M.B., 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.
- Bubel A. 1984. Epidermal Cells. In: Bereiter-Hahn J., Matoltsy A.G., Richards K.S. (Eds). *Biology of the Integument*. Springer, Berlin, Heidelberg: 400–447.
- Charles J.H. 1966. Sense organs (less cephalopods). In: Wilbur K.M., Yonge C.M. (Eds). *Physiology of Mollusca*. Academic Press, New York, 2(4): 455–521.
- 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.
- Gál 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. *Invertebrate Biology*, 123(2): 116–127.
- Gibson B. 1984. Cellular and ultrastructural features of the adult and the embryonic eye in the marine gastropod, *Lyanassa obsoleta*. *Journal of Morphology*, 181: 205–220.
- 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.

- Land M.F. 1981. Optics and vision in invertebrate. In: Autrum H. (Ed.). *Sensory physiology*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 7/6B: 471–592.
- Mayer M., Hermans C.O. 1973. Fine structure of the eye of the prosobranch mollusks *Littorina scutulata*. *The Veliger*, 16(2): 166–171.
- Messenger J.B. 1981. Comparative physiology of vision in molluscs. In: Autrum H. (Ed.). *Sensory physiology*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 7/6C: 93–200.
- Newell G.E. 1965. The eye of *Littorina littorea*. *Proceedings of Zoological Society of London*, 144: 75–86.
- Newell P.F., Newell G.E. 1968. The eye of the slug, *Agriolimax reticulatus* (Müll). *Symposium of Zoological Society of London*, 23: 97–111.
- Nilsson D.-E. 1990. From cornea to retinal image in invertebrate eyes. *Trends in Neurosciences*, 13(2): 55–63.
- 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.
- 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.
- Spearman R.I.C. 1973. *The integument*. Cambridge University Press, Cambridge, 208 p.

РЕЗЮМЕ. Изучены морфологические и оптические свойства, а также оценены эволюционные изменения щупальцевого эпидермиса и роговицы глаз восьми видов наземных брюхоногих легочных моллюсков. Показано, что все рассмотренные свойства эпидермиса и роговицы являются типичными для наземных легочных. В ходе эволюции щупальцевый эпидермис наземных легочных моллюсков изменился меньше, чем роговица, и обе эти структуры претерпели незначительные изменения по сравнению с аналогичными структурами глаз морских переднежаберных моллюсков.

