

---

## Строение и оптические свойства камерного глаза брюхоногого легочного моллюска *Succinea putris* (Linnaeus, 1758) (Stylommatophora, Succineidae)

---

И.П. ШЕПЕЛЕВА

Университет г. Лунда, Хельгонаваген, 3, Лунд, 22362, ШВЕЦИЯ; Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт физиологии им. И. П. Павлова РАН, наб. Макарова, 6, Санкт-Петербург, 199034, РОССИЯ. E-mail: [ishepeleva@rambler.ru](mailto:ishepeleva@rambler.ru)

Structure and optical properties of the camera eye  
of gastropod pulmonate mollusk *Succinea putris*  
(Linnaeus, 1758) (Stylommatophora, Succineidae)

I.P. SHEPELEVA

University of Lund, Helgonavagen 3, Lund, 22362, SWEDEN; Pavlov Institute of Physiology, Russian Academy of Sciences, Makarova emb. 6, St. Petersburg, 199034, RUSSIA. E-mail: [ishepeleva@rambler.ru](mailto:ishepeleva@rambler.ru)

**ABSTRACT.** The results of investigation demonstrate that the eye of *S. putris* is adapted for vision in daytime under pretty high level of illumination.

---

Объектом настоящего исследования является брюхоногий легочный моллюск *Succinea putris* (Linnaeus, 1758). *S. putris* живет в лесах на достаточно хорошо освещенных участках на невысоких растениях, которыми питается. Цель настоящей работы – изучить строение и оптические свойства глаза *S. putris*. Экспериментальные задачи – изучить общую структуру глаза; охарактеризовать основные компоненты глаза; оценить разрешающую способность глаза; определить функциональные возможности глаза.

### Материал и методы

Материалом для исследования служили взрослые особи брюхоногого легочного моллюска *Succinea putris* с размером раковины 8-10×17-19 мм, которых собирали в пригороде г. Лунда – Вомбе (Южная Швеция) в июне-июле 2004 г. Моллюсков содержали в террариумах с почвой при температуре 18-20°C и естественном световом режиме, кормили листьями одуванчиков. Количество исследованных особей приведено в табл. 1, 2, 3.

### Оптические исследования

Препараты изолированных хрусталиков готовили под бинокулярным микроскопом Carl Zeiss с использованием физиологического раствора. Фокусное расстояние хрусталиков оценивали по размерам создаваемых изображений [Nilsson *et al.*, 1988; Seyer, 1992]. Изолированные хрусталики и создаваемые ими изображения изучали при помощи светового микроскопа Zeiss Axioptot и фотографировали цифровой камерой Olympus DP 50.

### Гистология

В качестве материала для световой микроскопии использовали глазные щупальца моллюсков, адаптированных к темноте. Первоначально щупальца фиксировали в 2,5%-ном растворе глутарового альдегида на 0,1 М какодилатном буфере (pH=8,0) в течение 2 часов при 4°C. После отмывания от фиксатора в нескольких порциях буфера щупальца фиксировали в 1%-ном растворе тетраоксида осмия на 0,1 М какодилатном буфере (pH=8,0) в течение 1 ч при 4°C. Затем материал отмывали в нескольких порциях дистиллированной воды, после чего обезвоживали в серии этилового спирта возрастающей концентрации, переносили в смесь смола-ацетон и заливали смолой. Полутонкие срезы (1,5 мкм) нарезами стеклянными ножами при помощи ультрамикротомы V LKB 2088, окрашивали 0,5%-ным раствором толуидинового синего с добавлением 1%-го карбоната натрия, просматривали при помощи светового микроскопа Zeiss Axioptot и фотографировали цифровой камерой Olympus DP 50.

### Морфометрия

Измерения параметров выполняли на фотографиях препаратов и срезов с использованием компьютерной программы CorelDRAW10.

## Расчеты

Для расчета параметров глаза использовали следующие формулы.

Для плотности расположения фоторецепторов ( $\rho$ , мкм<sup>2</sup>) [Gal et al., 2004]:

$$\rho = \frac{2}{\sqrt{3} \times p^2}, \quad (1)$$

где  $p$  – анатомическое расстояние между центрами соседних фоторецепторов.

Для оптической чувствительности глаза к белому свету ( $S_B$ , мкм<sup>2</sup>·ср<sup>-1</sup>) [Warrant, Nilsson, 1998]:

$$S_B = \left(\frac{\pi}{4}\right)^2 \times A^2 \times \left(\frac{d}{f}\right)^2 \times \frac{kl}{(2,3 + kl)}, \quad (2)$$

где  $A$  – диаметр зрачка,  $d$  – диаметр светочувствительной части фоторецептора,  $f$  – фокусное расстояние оптической системы,  $k$  – коэффициент экстинкции зрительного пигмента у ракообразных *in situ*, равный 0,0067 мкм<sup>-1</sup> [Bruno et al., 1977] и  $l$  – длина светочувствительной части фоторецептора.

Для разрешаемого углового расстояния фоторецепторов ( $\Delta\varphi$ , град) [Land, 1981]:

$$\Delta\varphi = \frac{p}{f}, \quad (3)$$

где  $p$  – анатомическое расстояние между центрами соседних фоторецепторов и  $f$  – фокусное расстояние оптической системы.

Для разрешающей способности глаза ( $R$ , рад<sup>-1</sup>) [Land, 1981]:

$$R = \frac{1}{\sqrt{3} \times \Delta\varphi}, \quad (4)$$

где  $\Delta\varphi$  – разрешаемое угловое расстояние фоторецепторов.

Для диаметра диска Эйри ( $D_3$ , мкм) [Land, 1981], образуемого на сетчатке точечным источником света при  $\lambda$  около 500 нм, – значение, близкое к максимумам чувствительности зрительных пигментов фоторецепторов у большинства исследованных видов брюхоногих моллюсков [Шепелева, 2013]:

$$D_3 = 2,44 \times f \times \left(\frac{\lambda}{A}\right), \quad (5)$$

где  $f$  – фокусное расстояние оптической системы и  $A$  – диаметр зрачка.

Для расчетов использовали средние значения полученных данных, которые в таблицах приведены со стандартным отклонением [Лакин, 1990].

## Результаты

Глаза у *S. putris* имеют эллипсоидную форму перпендикулярно оптической оси и расположены

Таблица 1. Анатомические параметры камерного глаза *Succinea putris*.

Параметр, мкм	<i>Succinea putris</i>
Размер глазного бокала	140±8,0×180±9,0 (n=18)
Диаметр зрачка, $A$	105±4,0 (n=18)
Наружный радиус кривизны эпителия, $r_1$	102±9,0 (n=18)
Толщина эпителия	9±2,0 (n=18)
Внутренний радиус кривизны эпителия, $r_2$	93±5,0 (n=18)
Наружный радиус кривизны роговицы, $r_1$	93±5,0 (n=18)
Толщина роговицы	10±2,0 (n=18)
Внутренний радиус кривизны роговицы, $r_2$	83±3,0 (n=18)
Расстояние между роговицей и хрусталиком, хрусталиком и всеми областями сетчатки	2±0,1 (n=18)
Размер хрусталика	64±4,0×88±5,0 (n=18)
Радиус кривизны передней и задней поверхности хрусталика, $r_1$ и $r_2$	65±3,0 (n=18)

под прозрачным эпидермисом на вершинах подвижных верхних щупалец. При среднем размере 140×180 мкм камерные глаза янтарки состоят из роговицы, хрусталика, стекловидного тела и сетчатки, края которой образуют зрачок постоянно среднего диаметра 105 мкм (Табл. 1) (Рис. 1 А).

Роговица представляет собой прозрачную линзу с полусферическими преломляющими поверхностями, которая образована непигментированным однослойным столбчатым эпителием. Хрусталик сформирован прозрачной бесцветной неклеточной массой сравнительно мягкой консистенции. Он имеет эллипсоидную форму перпендикулярно оптической оси и полусферические преломляющие поверхности. Вдоль короткой оси хрусталик разделен на две зоны. Изолированные хрусталики формируют отчетливые изображения тестового объекта (Рис. 1 В, С). Вокруг хрусталика находится стекловидное тело – прозрачное непигментированное гомогенное гелеобразное вещество, отделяющее его от роговицы и неинвертированной сетчатки. Сетчатка состоит в основном из микровиллярных фоторецепторных клеток первого и второго типа и пигментных клеток. Последние заполнены гранулами черного экранирующего пигмента и окружают фоторецепторные клетки только на уровне клеточных тел. Микровиллы соседних фоторецепторных клеток не изолированы. В совокупности они образуют микровиллярный слой сетчатки, длина которого уменьшается в направлении от центральной области к периферическим (зрачку). Та часть сетчатки, которая образует зрачок, содержит толь-

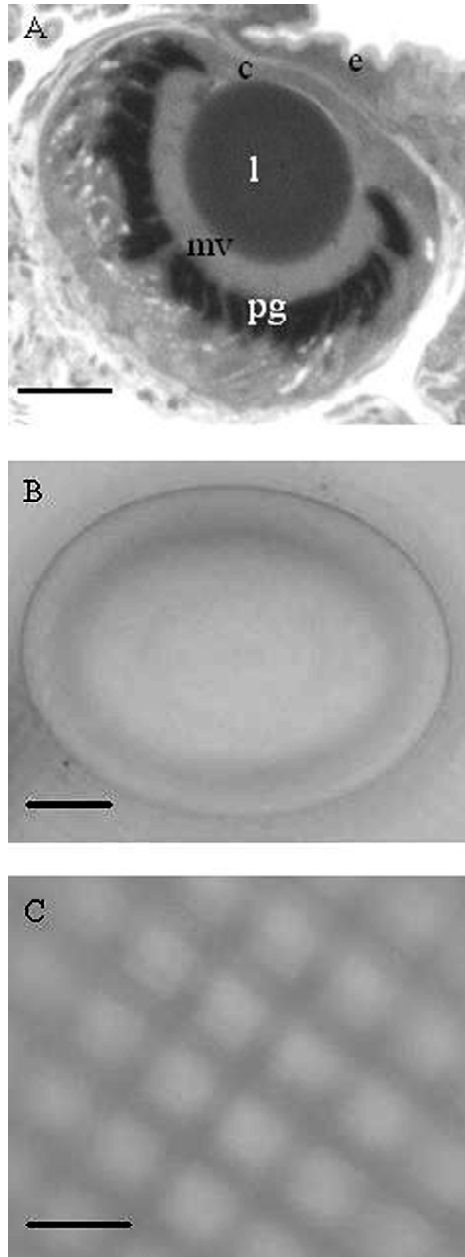


РИС. 1. *Succinea putris*: А – продольный полутонкий срез глаза; В – изолированный хрусталик; С – изображение тестового объекта, медной сетки для электронного микроскопа с длиной стороны ячейки 88 мкм, сформированное изолированным хрусталиком: е – эпидермис, с – роговица, l – хрусталик, mv – микровиллярный слой сетчатки, pg – пигментный слой сетчатки. Масштаб: 30 мкм (А), 15 мкм (В), 10 мкм (С).

FIG. 1. *Succinea putris*: А – longitudinal semithin section of the eye; В – the isolated lens; С – the image of the test object (a copper grid for electron microscope with square hole of 88  $\mu\text{m}$  side length) formed by the isolated lens: e – epidermis, c – cornea, l – lens, mv – microvillar layer of the retina, pg – pigmented layer of the retina. Scale bars: 30  $\mu\text{m}$  (А), 15  $\mu\text{m}$  (В), 10  $\mu\text{m}$  (С).

ко пигментные клетки. Анатомические, оптические и зрительные параметры глаза приведены в табл. 1, 2, 3.

Таблица 2. Анатомические параметры фоторецепторных клеток центральной области сетчатки камерного глаза *Succinea putris*.

Параметр	<i>Succinea putris</i>	
	Фр I	Фр II
Диаметр светочувствительной части фоторецептора, $d$ (мкм)	$8 \pm 1,0$ (n=108)	$3,0 \pm 0,3$ (n=25)
Длина светочувствительной части фоторецептора, $l$ (мкм)	$14 \pm 2,0$ (n=108)	–
Расстояние между центрами соседних фоторецепторов, $p$ (мкм)	$14 \pm 2,0$ (n=108)	$5,7 \pm 2,0$ (n=25)
Плотность расположения фоторецепторов, $\rho$ (мкм <sup>-2</sup> )	0,012	0,04

Фр I и II – фоторецепторные клетки первого и второго типа соответственно.

Таблица 3. Оптические и зрительные параметры камерного глаза *Succinea putris*.

Параметр	<i>Succinea putris</i>	
$f_x$ (мкм)	$150 \pm 2,0$ (n=12)	
$f_{z+p}$ (мкм)	397	
$f_{общ}$ (мкм)	119	
$S_B$ (мкм <sup>2</sup> ·ср <sup>-1</sup> )	Фр I	1,2
	Фр II	–
$\Delta\varphi$ (град)	Фр I	6,8
	Фр II	2,7
$R$ (рад <sup>-1</sup> )	Фр I	4,9
	Фр II	12
$D_\Delta$ (мкм)	1,4	

$f_x$  – фокусное расстояние хрусталика,  $f_{z+p}$  – фокусное расстояние линзы, образованной эпителием и роговицей,  $f_{общ}$  – фокусное расстояние оптической системы глаза,  $S_B$  – оптическая чувствительность фоторецепторов в центральной области сетчатки,  $\Delta\varphi$  – разрешаемое угловое расстояние фоторецепторов в центральной области сетчатки,  $R$  – разрешающая способность фоторецепторов в центральной области сетчатки,  $D_\Delta$  – диаметр диска Эйри, Фр I и II – фоторецепторные клетки первого и второго типа соответственно.

## Обсуждение

Основным параметром, дающим представление о зрительных возможностях, является разрешающая способность глаза или острота зрения. На нее влияет несколько факторов: оптическая чувствительность глаза, положение фокуса, сферическая и хроматическая аберрации, дифракция, рассеяние света в сетчатке [Land, 1981].

Для *S. putris* рассчитанные значения потенци-

альной разрешающей способности фоторецепторов первого и второго типа составляют 4,9 и 12 рад<sup>-1</sup> (Табл. 3) соответственно. Они сравнимы с разрешающей способностью фоторецепторов моллюсков, имеющих дневной тип активности и обитающих при сравнительно высоком уровне освещенности: наземных легочных моллюсков *Sepaea nemoralis* (Linnaeus, 1758) (4,0 рад<sup>-1</sup>), живущей на стволах деревьев и кустарниках в садах [Gal *et al.*, 2004], *Trochulus hispidus* (Linnaeus, 1758) из Южной Швеции (4,0 рад<sup>-1</sup>), обитающего в лесах на невысокой растительности [Шепелева, 2008] и *Cochlodina laminata* (Montagu, 1803) (6,0 и 14 рад<sup>-1</sup>), живущей на стволах деревьев в лесах [Шепелева, 2006], а также пресноводных легочных моллюсков *Lymnaea stagnalis* (Linnaeus, 1758) (6,3 и 11-12 рад<sup>-1</sup>), *Radix peregra* (Müller, 1774) (11 рад<sup>-1</sup>) и *Planorbarius corneus* (Linnaeus, 1758) (13 рад<sup>-1</sup>), предпочитающих прибрежные участки прудов со стебельчатыми растениями [Gal *et al.*, 2004]. Оптическая чувствительность фоторецепторов первого типа – 1,2 мкм<sup>2</sup>·ср<sup>-1</sup> (Табл. 3) близка к чувствительности фоторецепторов *L. stagnalis* (1,3 мкм<sup>2</sup>·ср<sup>-1</sup>), *P. corneus* (1,4 мкм<sup>2</sup>·ср<sup>-1</sup>) [Gal *et al.*, 2004] и *T. hispidus* из Южной Швеции (1,8 мкм<sup>2</sup>·ср<sup>-1</sup>) [Шепелева, 2008] и, таким образом, соответствует световым условиям мест обитания моллюска. Согласно полученным морфологическим и оптическим данным, светопреломляющий аппарат глаза *S. putris* – комбинация линз эпидермис/роговица и хрусталик – способен формировать изображение в пределах микровиллярного слоя сетчатки. Оптическая система глаза скорректирована на сферическую абберацию, о чем свидетельствуют отчетливые изображения тестового объекта, наблюдаемые через изолированные хрусталики. Хроматическая абберация также не снижает остроту зрения моллюска, на что указывает небольшой абсолютный диаметр зрачка – 105 мкм (Табл. 1). Что касается дифракции света на зрачке глаза, то она не ограничивает его разрешающую способность благодаря небольшому диаметру диска Эйри (1,4 мкм) по сравнению с анатомическим расстоянием между центрами соседних фоторецепторов (14 и 5,7 мкм) (Табл. 2, 3). Однако острота зрения улитки незначительно снижается из-за латерального рассеяния света на микровиллах соседних фоторецепторных клеток, поскольку между ними отсутствует экранирующий пигмент. Результаты исследования показывают, что глаз *S. putris* при-

способлен к зрению в дневное время при достаточно высоком уровне освещенности.

## Благодарности

Автор благодарит профессора 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 определение вида.

## Литература

- Лакин Г.Ф. 1990. *Биометрия*. Москва. 351 с.
- Шепелева И.П. 2006. 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. 2008. Структура и оптические свойства глаза наземного брюхоногого моллюска *Trichia hispida* (Linné, 1758) (Pulmonata: Stylommatophora) из Южной Швеции. *Зоология беспозвоночных*, 5 (20): 173-180.
- Шепелева И.П. 2013. Спектральная чувствительность глаза брюхоногого легочного моллюска *Radix peregra* (Müller, 1774) (Basommatophora, Lymnaeidae). *Ruthenica*, 23(2): 177-180.
- Bruno M.S., Barnes S.N., Goldsmith T.H. 1977. The visual pigment and visual cycle in the lobster *Homarus*. *Journal of Comparative Physiology*, 8: 123-142.
- 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.
- Land M.F. 1981. Optics and vision in invertebrate. In: Autrum H., ed., *Handbook of Sensory Physiology*, 7/6B: 471-592.
- Nilsson D.-E., Land M.F., Howard J. 1988. Optics of the butterfly eye. *Journal of Comparative Biology*, 161A: 645-658.
- Seyer J.-O. 1992. Resolution and sensitivity in the eye of the winkle *Littorina littorea*. *Journal of Experimental Biology*, 170: 57-69.
- Warrant E.J., Nilsson D.-E. 1998. Absorption of white light in photoreceptors. *Vision Research*, 38(2): 195-207.

**РЕЗЮМЕ.** Показано, что глаз *S. putris* приспособлен к зрению в дневное время при достаточно высоком уровне освещенности.