

Клеточный состав, морфологическая характеристика и эволюционные изменения фоторецепторного аппарата 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, РОССИЯ.
Международный университет Бремена, Кампус, 1, Бремен, 28759, ГЕРМАНИЯ.
Университет г. Лунда, Хельгонаваген, 3, Лунд, 22362, ШВЕЦИЯ.
E-mail: ishepeleva@rambler.ru*

РЕЗЮМЕ. Изучены клеточный состав и морфология компонентов, а также прослежены эволюционные изменения фоторецепторного аппарата сетчаток камерных глаз некоторых видов наземных брюхоногих легочных моллюсков. Показано, что все рассмотренные характеристики фоторецепторного аппарата большинства исследованных видов являются обычными для наземных легочных, тогда как характеристики одного вида являются особенными. Эволюционные изменения фоторецепторного аппарата наземных легочных моллюсков, обусловленные сменой среды обитания, достаточно существенны и касаются его клеточного состава и морфологии фоторецепторных клеток.

Cellular composition, morphological characteristic and evolutionary changes of photoreceptor apparatus of the camera eyes of terrestrial gastropod molluscs (Heterobranchia, 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. Cellular composition and morphology of components of photoreceptor apparatus of the retinae of camera eyes of some species of terrestrial gastropod pulmonate molluscs were studied and its evolutionary transformations were traced. It was demonstrated that all examined characteristics of photoreceptor apparatus of the most investigated species were normal for terrestrial pulmonates, while those of one species were special. Evolutionary transformations of photoreceptor apparatus of terrestrial pulmonate molluscs due to habitat shift were quite significant and concerned its cellular composition and morphology of photoreceptor cells.

лец, которая характеризуется большей длиной и располагается на дорсальной поверхности головы, несет на своих вершинах пару камерных глаз [Likharev, Rammelmeyer, 1952; Baker, 2001; Matsuo *et al.*, 2011]. У наземных легочных моллюсков в глазах такого типа изображение объектов окружающей среды на фоторецепторном слое сетчатки создается диоптрическим аппаратом, который состоит из нескольких линз: эпидермиса, покрывающего глаза, роговицы и хрусталика. Сравнительные исследования диоптрического аппарата глаз наземных легочных моллюсков и первичноводных морских Caenogastropoda показали, что каждая линза наземных легочных моллюсков в связи с их выходом на сушу претерпела эволюционные изменения [Shepeleva, 2018a, b]. Подобные исследования фоторецепторного аппарата глаз представителей этих двух групп моллюсков отсутствуют.

Цель работы – изучить фоторецепторный аппарат камерных глаз наземных легочных моллюсков. Экспериментальные задачи – определить клеточный состав фоторецепторного аппарата; охарактеризовать компоненты фоторецепторного аппарата; оценить эволюционные изменения фоторецепторного аппарата, обусловленные сменой среды обитания. Для работы интерес представляют шесть видов наземных легочных моллюсков, для которых впервые автором получены данные о строении глаз, позволяющие дать наиболее полную характеристику фоторецепторному аппарату.

Введение

Наземные легочные моллюски обычно имеют на голове две пары щупалец, различающихся структурно и функционально. Одна пара щупа-

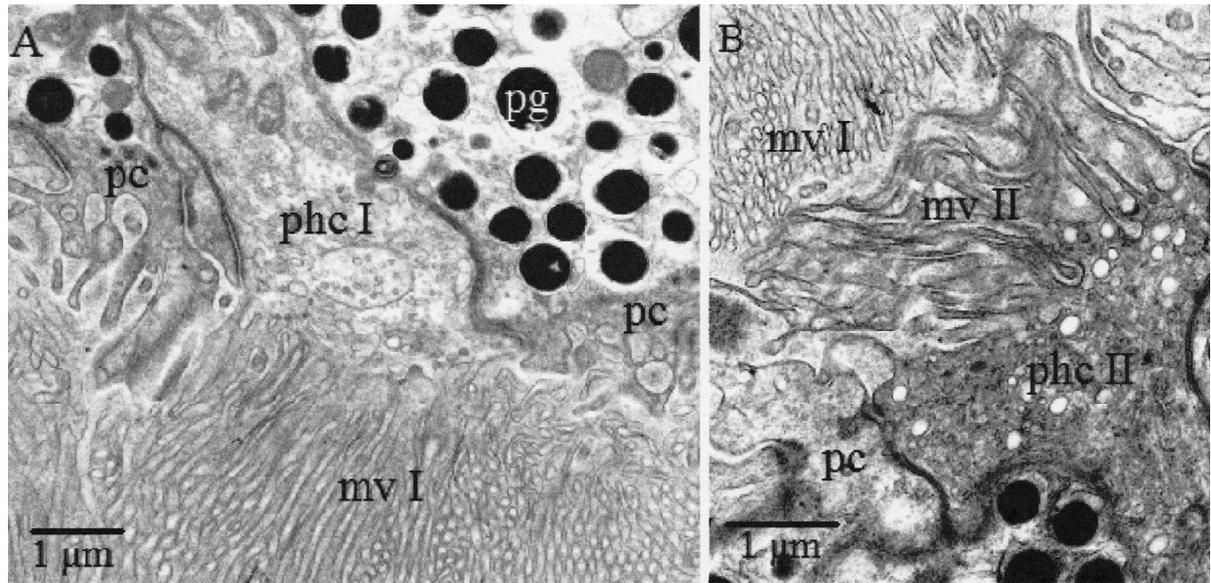


РИС. 1. Микровиллярные фоторецепторные клетки сетчатки камерного глаза *Arion rufus* [Shepeleva, 2007]. А. Фоторецепторная клетка первого морфологического типа. В. Фоторецепторная клетка второго морфологического типа. Сокращения: mv I – микровиллы фоторецепторной клетки первого морфологического типа; mv II – микровиллы фоторецепторной клетки второго морфологического типа; pc – пигментная клетка; pg – пигментная гранула; phc I – фоторецепторная клетка первого морфологического типа; phc II – фоторецепторная клетка второго морфологического типа.

FIG. 1. Microvillar photoreceptor cells of the retina of the camera eye of *Arion rufus* [Shepeleva, 2007]. A. Photoreceptor cell of the first morphological type. B. Photoreceptor cell of the second morphological type. Abbreviation: mv I – microvilli of photoreceptor cell of the first morphological type; mv II – microvilli of photoreceptor cell of the second morphological type; pc – pigmented cell; pg – pigment granule; phc I – photoreceptor cell of the first morphological type; phc II – photoreceptor cell of the second morphological type.

Материалы и методы

Материалом для исследования служили взрослые особи шести видов наземных легочных моллюсков: *Arion rufus* (Linnaeus, 1758) (Arionidae), которых собрали в парках и садах г. Бремена (Германия) в апреле 2003 г. и пригороде г. Лунда – Вомбе (Швеция) в июне–августе 2004 г.; *Monachoides incarnata* (Müller, 1774) (Hygromiidae) и *Cochlodina laminata* (Montagu, 1803) (Clausiliidae), собранные в Вомбе в июне–августе 2004 г.; *Arianta arbustorum* (Linnaeus, 1758) (Helicidae) и *Cepaea hortensis* (Müller, 1774) (Helicidae), которых собрали в пригороде г. Лунда – Риннебакдалене в июне–августе 2004 г., и *Helicigona lapicida* (Linnaeus, 1758) (Helicidae), привезенные с о. Эланд (Швеция) в июне 2004 г. Моллюсков содержали в террариумах с почвой при комнатной температуре и естественном световом режиме, кормили листьями одуванчиков.

Гистология и микроскопия

В качестве материала для световой и электронной микроскопии использовали глазные щупальца моллюсков, адаптированных к темноте. Щупальца последовательно фиксировали в 2,5%-ном растворе глутарового альдегида на 0,1M с-коллидиновом или какодилатном буфере (pH=8,0) в течение 2 час. при 4°C и в 1%-ном растворе

тетраоксида осмия на тех же буферах в течение 1 часа при 4°C. Затем материал обезживали и заливали смолой. Полутонкие (1,5 или 2 мкм) и ультратонкие (70 нм) срезы нарезали при помощи ультрамикротомов LEICA ULTRACUT R или V LKB 2088. Полутонкие срезы окрашивали 0,5%-ным раствором толуидинового синего, заключали под покровное стекло и фотографировали при помощи световых микроскопов OLYMPUS B 201 или Zeiss Axiophot. Ультратонкие срезы последовательно контрастировали 2%-ным раствором ацетата урана и 0,1%-ным раствором цитрата свинца и фотографировали при помощи трансмиссионного электронного микроскопа JEOL JEM-1230.

Морфометрия

Измерения параметров выполняли на фотографиях полутонких и ультратонких срезов глаз с использованием компьютерной программы CorelDRAW. Средние значения полученных данных со стандартным отклонением [Lakin, 1990] приведены в табл. 2.

Результаты

Фоторецепторный аппарат камерных глаз всех шести исследованных видов наземных брюхоногих легочных моллюсков состоит из двух типов

Табл. 1. Параметры фоторецепторных клеток глаз наземных легочных моллюсков.

Table 1. Parameters of photoreceptor cells of the eyes of terrestrial pulmonate molluscs.

Вид моллюска, ссылка	Длина пучка микровилл, мкм		Отношение длины пучка микровилл Фр I и Фр II	Диаметр пучка микровилл, мкм		Отношение диаметра пучка микровилл Фр I и Фр II
	Фр I	Фр II		Фр I	Фр II	
<i>Arion rufus</i> [Шепелева, 2005, 2007]	43±2,2 (n=153)	1,7±0,2 (n=25)	25,3	12±2,7 (n=168)	3,3±0,5 (n=25)	3,6
<i>Monachoides incarnata</i> [Шепелева, 2006а, 2007]	20±1,7 (n=90)	2,0±0,4 (n=24)	10	10±1,1 (n=75)	4,8±0,7 (n=32)	2,1
<i>Cochlodina laminata</i> [Шепелева, 2006а]	9,0±1,0 (n=70)	1,7±0,1 (n=20)	5,3	6,0±0,9 (n=70)	2,5±0,2 (n=25)	2,4
<i>Arianta arbustorum</i> [Шепелева, 2006б, 2007]	24±2,0 (n=90)	1,1±0,1 (n=25)	21,8	7,7±1,1 (n=85)	1,7±0,1 (n=41)	4,5
<i>Cepaea hortensis</i> [Шепелева, 2006б, 2007]	23±1,8 (n=90)	2,2±0,1 (n=20)	10,5	8,3±1,3 (n=75)	4,8±0,2 (n=35)	1,7
<i>Helicigona lapicida</i> [Шепелева, 2006в, 2007]		2,3±0,1 (n=19)			5,0±0,2 (n=29)	1,6
	11±1,0 (n=90)	1,9±0,1 (n=15)	4,8 5,8 5,0	8,0±0,9 (n=75)	2,5±0,1 (n=25)	3,2
		2,2±0,1 (n=15)			2,0±0,1 (n=25)	4,0

Фр I и Фр II – фоторецепторные клетки первого и второго морфологического типа; для *H. lapicida* последовательно приведены параметры фоторецепторных клеток второго морфологического типа первого, второго и третьего вида; n – число исследованных клеток.

микровиллярных фоторецепторных клеток – первого и второго. У *A. rufus*, *M. incarnata*, *C. laminata*, *A. arbustorum*, *C. hortensis* и *H. lapicida* фоторецепторные клетки первого типа представлены одним видом – первым. Число видов фоторецепторных клеток второго типа у моллюсков различается. Так, сетчатка *A. rufus*, *M. incarnata*, *C. laminata*, *A. arbustorum* и *C. hortensis* содержит один вид – второй, а сетчатка *H. lapicida* – три вида – второй-первый, второй-второй и второй-третий (Табл. 1; Рис. 1, 2).

Визуально фоторецепторные клетки первого типа идентифицируются по длинному, достигающему хрусталика, и широкому пучку микровилл, а также выпуклой апикальной поверхности. Последняя у моллюсков различается по форме, являясь полусферической у *A. rufus*, *M. incarnata*, *C. laminata*, *A. arbustorum* и *C. hortensis* и подобной шляпке гриба у *H. lapicida*. Фоторецепторные клетки второго типа по сравнению с фоторецепторными клетками первого типа характеризуются значительно более коротким и узким пучком микровилл на апикальной поверхности другой формы: плоской – у *M. incarnata* и *C. hortensis* и вогнутой полусферической – у *A. rufus*, *C. laminata*, *A. arbustorum* и *H. lapicida* (Табл. 1; Рис. 1, 2). У *H. lapicida* три вида фоторецепторных клеток второго типа различаются, прежде всего, диаметром пучка микровилл, а также длиной пучка микровилл и степенью вогнутости апикальной поверхности. Так,

первый вид клеток имеет самый широкий и длинный пучок микровилл и наименее вогнутую апикальную поверхность. У второго вида отмечается пучок микровилл среднего диаметра и наименьшей длины, а также средняя степень вогнутости верхней части тела клетки. Для третьего вида клеток характерен пучок микровилл наименьшего диаметра и средней длины с наиболее вогнутой апикальной поверхностью (Табл. 1; Рис. 2). Различия в длине пучка микровилл фоторецепторных клеток первого и второго типа у *A. rufus*, *M. incarnata*, *C. laminata*, *A. arbustorum*, *C. hortensis* и *H. lapicida* гораздо более существенны, чем различия в диаметре (Табл. 1). Микровиллы фоторецепторных клеток обоих типов у всех видов моллюсков образуют микровиллярный или светочувствительный слой сетчатки, основным компонентом которого являются микровиллы фоторецепторных клеток первого типа. Микровиллярный слой постепенно укорачивается в направлении от центральной области сетчатки к периферической и исчезает в области зрачка, где фоторецепторные клетки полностью отсутствуют.

Обсуждение

Электронно-микроскопические исследования сетчаток камерных глаз брюхоногих моллюсков позволили создать представление о фоторецепторном аппарате видов, принадлежащих к раз-

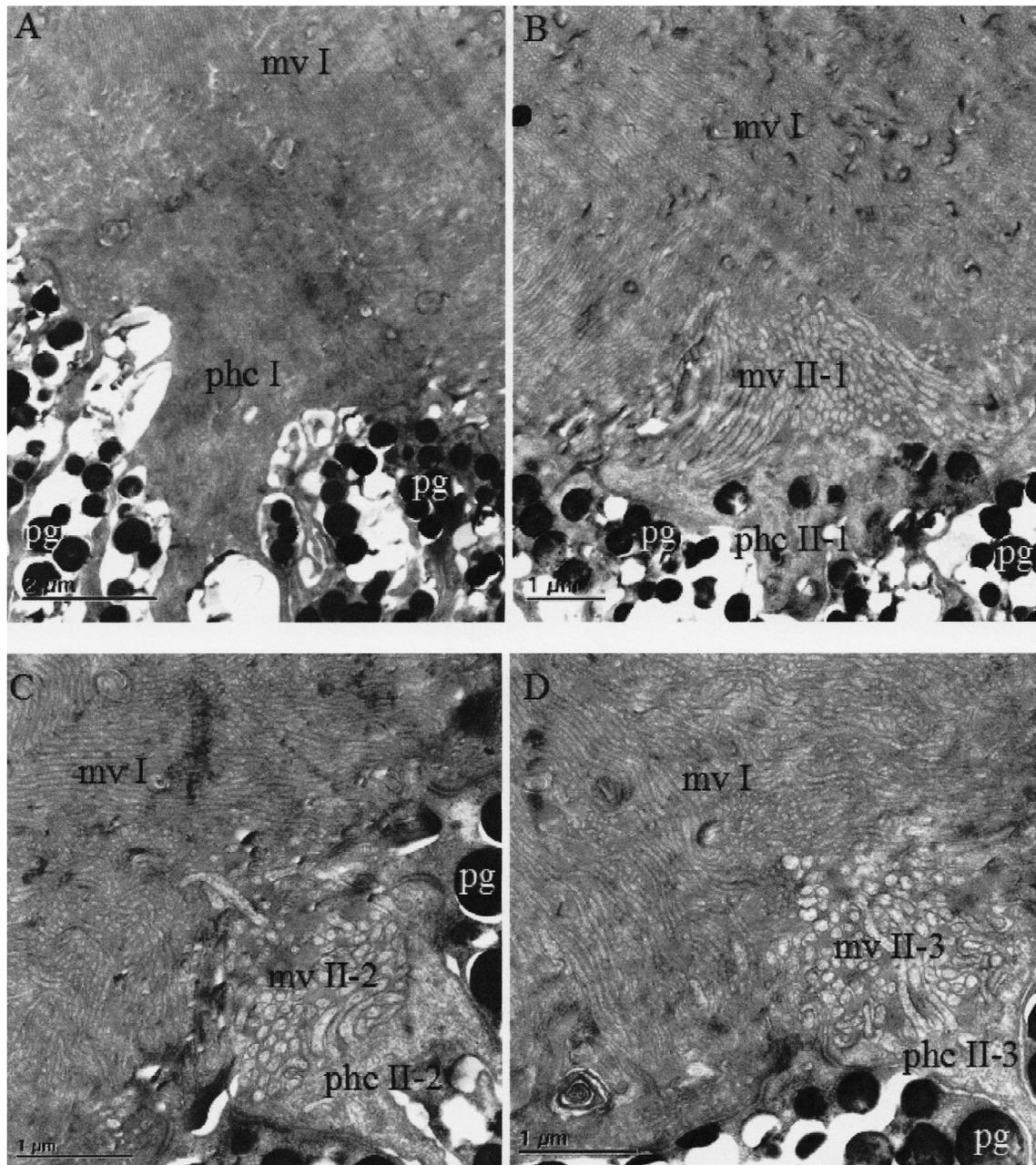


РИС. 2. Микровиллярные фоторецепторные клетки сетчатки камерного типа *Helicigona lapicida* [Shepeleva, 2006c]. **А.** Фоторецепторная клетка первого морфологического типа. **В.** Фоторецепторная клетка второго морфологического типа первого вида. **С.** Фоторецепторная клетка второго морфологического типа второго вида. **Д.** Фоторецепторная клетка второго морфологического типа третьего вида. Сокращения: mv I – микровиллы фоторецепторной клетки первого морфологического типа; mv II-1 – микровиллы фоторецепторной клетки второго морфологического типа первого вида; mv II-2 – микровиллы фоторецепторной клетки второго морфологического типа второго вида; mv II-3 – микровиллы фоторецепторной клетки второго морфологического типа третьего вида; pg – пигментная гранула; phc I – фоторецепторная клетка первого морфологического типа; phc II-1 – фоторецепторная клетка второго морфологического типа первого вида; phc II-2 – фоторецепторная клетка второго морфологического типа второго вида; phc II-3 – фоторецепторная клетка второго морфологического типа третьего вида.

FIG. 2. Microvillar photoreceptor cells of the retina of the camera eye of *Helicigona lapicida* [Shepeleva, 2006c]. **A.** Photoreceptor cell of the first morphological type. **B.** Photoreceptor cell of the second morphological type of the first kind. **C.** Photoreceptor cell of the second morphological type of the second kind. **D.** Photoreceptor cell of the second morphological type of the third kind. Abbreviation: mv I – microvilli of photoreceptor cell of the first morphological type; mv II-1 – microvilli of photoreceptor cell of the second morphological type of the first kind; mv II-2 – microvilli of photoreceptor cell of the second morphological type of the second kind; mv II-3 – microvilli of photoreceptor cell of the second morphological type of the third kind; pg – pigment granule; phc I – photoreceptor cell of the first morphological type; phc II-1 – photoreceptor cell of the second morphological type of the first kind; phc II-2 – photoreceptor cell of the second morphological type of the second kind; phc II-3 – photoreceptor cell of the second morphological type of the third kind.

Табл. 2. Характеристика фоторецепторных клеток в составе фоторецепторного аппарата глаз морских Caenogastropoda и наземных легочных моллюсков.

Table 2. Characteristic of photoreceptor cells in composition of photoreceptor apparatus of the eyes of marine Caenogastropoda and terrestrial pulmonate molluscs.

Характеристика	Морские Caenogastropoda	Наземные легочные моллюски
Цитологический тип клеток	микровиллярный, смешанный, микровиллярный + цилиарный	микровиллярный
Число цитологических типов клеток	1, 2	1
Морфологический тип клеток	1-й микровиллярный, 1-й смешанный, 1-й микровиллярный + 2-й цилиарный, 1-й микровиллярный + 2-й микровиллярный + 2-й цилиарный	1-й + 2-й микровиллярный
Число морфологических типов клеток	1, 2, 3	2
Морфологический вид клеток	1-й микровиллярный, 1-й смешанный, 1-й микровиллярный + 2-й цилиарный, 1-й микровиллярный + 2-й микровиллярный + 2-й цилиарный	1-й + 2-й микровиллярный, 1-й микровиллярный + 2-1-й + 2-2-й + 2-3-й микровиллярный
Число морфологических видов клеток	1, 2, 3	2, 4
Форма апикальной поверхности микровиллярных клеток первого морфологического типа	плоская, выпуклая полусферическая, с пальцевидным отростком	выпуклая полусферическая, наподобие шляпки гриба
Число видов форм апикальной поверхности микровиллярных клеток первого морфологического типа	3	2
Форма апикальной поверхности микровиллярных клеток второго морфологического типа	вогнутая полусферическая	плоская, вогнутая полусферическая
Число видов форм апикальной поверхности микровиллярных клеток второго морфологического типа	1	2
Форма апикальной поверхности клеток смешанного типа	вогнутая полусферическая	–
Число видов форм апикальной поверхности клеток смешанного типа	1	0
Форма апикальной поверхности клеток цилиарного типа	плоская (?)	–
Число видов форм апикальной поверхности клеток цилиарного типа	1	0

ным группам, в том числе, к группе наземных легочных моллюсков и первичноводных морских Caenogastropoda. Оказалось, что фоторецепторный аппарат наземных легочных моллюсков состоит из фоторецепторных клеток одного цитологического типа – рабдомерного, или микровиллярного, и двух морфологических типов – первого и второго, каждый из которых представлен одним видом клеток – первым и вторым. В сетчатке морских Caenogastropoda обнаружено три цитологических типа, а также четыре морфологических типа и четыре вида фоторецепторных клеток: первый цитологический тип – микровиллярный, который представлен одним или двумя

морфологическими типами и одним или двумя видами; второй цитологический тип – смешанный, представленный одним морфологическим типом и одним видом, и третий цитологический тип – цилиарный, который представлен также одним морфологическим типом и одним видом. Необходимо отметить, что единых критериев для отнесения фоторецепторных клеток к тому или иному цитологическому типу не существует, и каждый автор классифицирует клетки по-своему. Так у морских Caenogastropoda микровиллярным назван тип фоторецепторных клеток, который имеет не только микровиллы, как у клеток первого типа *Tritia obsoleta* (Say, 1822) [Gibson,

Табл. 3. Сходства и различия в характеристике фоторецепторных клеток в составе фоторецепторного аппарата глаз морских Caenogastropoda и наземных легочных моллюсков.

Table 3. Similarities and differences in characteristic of photoreceptor cells in composition of photoreceptor apparatus of the eyes of marine Caenogastropoda and terrestrial pulmonate molluscs.

Характеристики фоторецепторных клеток	Сходства и различия
Цитологический тип клеток	+/-
Число цитологических типов клеток	+/-
Морфологический тип клеток	-
Число морфологических типов клеток	+/-
Морфологический вид клеток	-
Число морфологических видов клеток	+/-
Форма апикальной поверхности микровиллярных клеток первого морфологического типа	+/-
Число видов форм апикальной поверхности микровиллярных клеток первого морфологического типа	-
Форма апикальной поверхности микровиллярных клеток второго морфологического типа	+/-
Число видов форм апикальной поверхности микровиллярных клеток второго морфологического типа	-
Форма апикальной поверхности клеток смешанного типа	-
Число видов форм апикальной поверхности клеток смешанного типа	-
Форма апикальной поверхности клеток цилиарного типа	-
Число видов форм апикальной поверхности клеток цилиарного типа	-

1984] и *Conomurex luhuanus* (Linnaeus, 1758) [Gillary, Gillary, 1979], но вместе с ними – немногочисленные реснички, как у клеток первого типа *Littorina scutulata* (Gould, 1848) [Mayes, Hermans, 1973] и клеток второго типа *C. luhuanus* [Gillary, Gillary, 1979]. Одновременное присутствие микровилл и ресничек в такой же пропорции характерно и для клеток смешанного типа, как у *Aporrhais pespelecani* (Linnaeus, 1758) [Blumer, 1996], тогда как к цилиарному типу относят клетки, которые имеют не только реснички, как у *C. luhuanus* [Gillary, Gillary, 1979], но и малочисленные микровиллы, как у *T. obsoleta* [Gibson, 1984]. Три цитологических типа, а также четыре морфологических типа и четыре вида фоторецепторных клеток образуют четыре группы фоторецепторных аппаратов. Фоторецепторные аппараты первой группы состоят из одного цитологического и одного морфологического типа и вида клеток, а именно, из микровиллярных фоторецепторных клеток первого типа и вида, как у *L. scutulata* [Mayes, Hermans, 1973]. Фоторецепторные аппараты второй группы также образованы одним цитологическим и одним морфологическим типом и видом клеток – смешанными фоторецепторными клетками первого типа и вида, как у *A. pespelecani* [Blumer, 1996]. Фоторецепторные аппараты третьей группы содержат два цитологических и два морфологических типа и вида клеток, а именно, микровиллярные фото-

рецепторные клетки первого типа и вида и цилиарные фоторецепторные клетки второго типа и вида, как у *T. obsoleta* [Gibson, 1984]. И фоторецепторные аппараты четвертой группы сформированы двумя цитологическими и тремя морфологическими типами и видами клеток – микровиллярными фоторецепторными клетками первого и второго типа и вида и цилиарными фоторецепторными клетками второго типа и вида, как у *C. luhuanus* [Gillary, Gillary, 1979]. Фоторецепторный аппарат *A. rufus*, *M. incarnata*, *C. laminata*, *A. arbustorum* и *C. hortensis* содержит один цитологический тип и два морфологических типа и вида микровиллярных фоторецепторных клеток и, таким образом, по клеточному составу похож на фоторецепторный аппарат всех исследованных видов наземных легочных моллюсков. В то же время он отличается от фоторецепторного аппарата всех видов морских Caenogastropoda: от видов, имеющих только микровиллярные фоторецепторные клетки первого типа, – появлением дополнительно к ним микровиллярных фоторецепторных клеток второго типа; от видов, имеющих только клетки смешанного типа, – появлением вместо них микровиллярных фоторецепторных клеток первого и второго типа; от видов, имеющих микровиллярные фоторецепторные клетки первого типа и цилиарные клетки, – появлением микровиллярных фоторецепторных клеток второго типа вместо цилиарных клеток, а

от видов, имеющих микровиллярные фоторецепторные клетки первого и второго типа и цилиарные клетки, – исчезновением цилиарных клеток. Фоторецепторный аппарат *H. lapicida* состоит также из одного цитологического и двух морфологических типов, но четырех видов микровиллярных фоторецепторных клеток и, благодаря наличию двух дополнительных видов фоторецепторных клеток второго типа, является уникальным даже для наземных легочных моллюсков. Таким образом, у *A. rufus*, *M. incarnata*, *C. laminata*, *A. arbustorum*, *C. hortensis* и *H. lapicida* по сравнению с морскими Caenogastropoda клеточный состав фоторецепторного аппарата по числу цитологических типов может быть менее разнообразным, а по числу морфологических типов и видов – более разнообразным (Табл. 3).

Представленная морфологическая характеристика микровиллярных фоторецепторных клеток первого и второго типа у *A. rufus*, *M. incarnata*, *C. laminata*, *A. arbustorum*, *C. hortensis* и *H. lapicida* соответствуют общей характеристике этих типов клеток у наземных легочных и морских Caenogastropoda. Так, у обеих групп моллюсков микровиллярные фоторецепторные клетки первого типа характеризуются длинным и широким пучком микровилл на апикальной поверхности, которая имеет разную форму или отросток в пределах каждой группы. У наземных легочных моллюсков апикальная поверхность этих клеток имеет выпуклую полусферическую форму, как у *Achatina fulica* (Bowdich, 1822) [Tamamaki, Kawai, 1983], или выпуклую коническую форму, как у *Nesiohelix samarangae* (Kuroda, Miyanaga, 1942) [Jeong, Lee, 1994], а также обладает пальцевидным отростком, как у *Trochulus hispidus* (Linnaeus, 1758) [Bobkova et al., 2004], или коническим отростком, как у *Athoracophorus bitentaculatus* (Quoy et Gaimard, 1832) [Eakin et al., 1980]. У морских Caenogastropoda она имеет плоскую форму, как у *T. obsoleta* [Gibson, 1984], или выпуклую полусферическую форму, как у *L. scutulata* [Mayes, Hermans, 1973], или несет пальцевидный отросток, как у *C. luhuanus* [Gillary, Gillary, 1979]. Апикальная поверхность микровиллярных фоторецепторных клеток первого типа у *A. rufus*, *M. incarnata*, *C. laminata*, *A. arbustorum* и *C. hortensis* обладает выпуклой полусферической формой и, следовательно, является обычной для наземных легочных и морских Caenogastropoda. Апикальная поверхность фоторецепторных клеток первого типа в форме шляпки гриба у *H. lapicida* не встречается ни у одного исследованного вида наземных легочных и морских Caenogastropoda и поэтому является для них особенной. По сравнению с микровиллярными фоторецепторными клетками первого типа микровиллярные фоторецепторные клетки вто-

рого типа определяются по короткому и узкому пучку микровилл на плоской или вогнутой полусферической апикальной поверхности у наземных легочных моллюсков и вогнутой полусферической поверхности у морских Caenogastropoda. Апикальная поверхность микровиллярных фоторецепторных клеток второго типа у *A. rufus*, *M. incarnata*, *C. laminata*, *A. arbustorum*, *C. hortensis* и *H. lapicida* имеют плоскую или вогнутую полусферическую форму и, следовательно, является типичной для наземных легочных и отчасти для морских Caenogastropoda. Также, некоторые морфологические черты микровиллярных фоторецепторных клеток первого и второго типа, такие как длинная и широкая светочувствительная часть и вогнутая полусферическая апикальная поверхность соответственно, обнаруживаются у клеток смешанного типа, тогда как общая морфология цилиарных клеток, по всей видимости, соответствует таковой микровиллярных фоторецепторных клеток второго типа. Размер светочувствительной части фоторецепторных клеток смешанного и цилиарного типа позволяет отнести их к первому и второму морфологическому типу и виду соответственно. Таким образом, у морских Caenogastropoda по сравнению с *A. rufus*, *M. incarnata*, *C. laminata*, *A. arbustorum*, *C. hortensis* и *H. lapicida* форма апикальной поверхности микровиллярных фоторецепторных клеток первого типа отличается большим разнообразием, микровиллярных фоторецепторных клеток второго типа – меньшим разнообразием, а клеток смешанного и цилиарного типа является однообразной (Табл. 3).

Анализ структуры фоторецепторных клеток у наземных легочных и морских Caenogastropoda показывает, что их светочувствительная часть может различаться не только по составу, который определяет их принадлежность к тому или иному цитологическому типу, но также различается по размеру у разных морфологических типов одного и того же и разных цитологических типов. Светочувствительная часть микровиллярных фоторецепторных клеток первого и второго типа у обеих групп моллюсков существенно различается по длине и диаметру, и это различие обуславливает соответственно большую и меньшую чувствительность клеток к свету и их роль рецепторов тусклого и яркого света. Так, при помощи вычислительных методов для некоторых видов наземных легочных моллюсков, которые обитают в местах с разными световыми условиями и активны не только в сумерки и ночью, но при благоприятных погодных условиях днем, было показано, что чувствительность к свету микровиллярных фоторецепторных клеток первого типа может превосходить таковую микровиллярных фоторецепторных клеток второго типа в десятки

и даже в сотни раз [Shepeleva, 2005, 2006a, b, c, 2007, 2010, 2011; Bobkova *et al.*, 2004; Gál *et al.*, 2004]. Фоторецепторные клетки смешанного и цилиарного типа у морских Caenogastropoda по размеру светочувствительной части похожи на микровиллярные фоторецепторные клетки первого и второго типа соответственно у каждой группы моллюсков – морских Caenogastropoda и наземных легочных, поэтому с точки зрения чувствительности к свету их можно считать аналогами этих типов клеток. У морских Caenogastropoda *L. scutulata*, активного ночью [Mayes, Hermans, 1973], и *A. pespelecani*, обитающего на глубине до 20 м [Blumer, 1996], фоторецепторные клетки, согласно своей морфологии, могут функционировать как рецепторы тусклого света, а у *T. obsoleta* [Gibson, 1984] и *C. luhuanus* [Gillary, Gillary, 1979], предпочитающих прибрежные зоны, но способных опускаться на глубину до нескольких метров, – как рецепторы тусклого и яркого света. Очевидно, что микровиллярные фоторецепторные клетки второго типа и/или соответствующие им по чувствительности к свету цилиарные фоторецепторные клетки присутствуют у тех видов моллюсков, которые в основном активны при сравнительно высоком уровне освещенности. Известно, что в сетчатке позвоночных животных с дневным типом активности присутствуют только менее чувствительные к свету фоторецепторные клетки – колбочки или дополнительно, в разных пропорциях к ним, – более чувствительные к свету фоторецепторные клетки – палочки, тогда как в сетчатке животных с ночным типом активности наблюдается обратная ситуация, а в сетчатке животных со смешанным типом активности, включая людей, всегда обнаруживаются и колбочки, и палочки [Walls, 1942]. Таким образом, у наземных легочных и морских Caenogastropoda которые в период двигательной активности сталкиваются с разным уровнем освещенности, наблюдается два морфологических типа фоторецепторных клеток с разной чувствительностью к свету. У наземных легочных моллюсков один из этих типов клеток – микровиллярные фоторецепторные клетки первого типа, имеющие только микровиллы, – сохранился, а другой – микровиллярные фоторецепторные клетки второго типа, имеющие только микровиллы, – появился.

Заключение

Результаты сравнительного исследования показывают, что микровиллярный фоторецепторный аппарат сетчаток камерных глаз наземных брюхоногих легочных моллюсков *A. rufus*, *M. incarnata*, *C. laminata*, *A. arbustorum*, *C. hortensis* и *H. lapicida* может различаться клеточным со-

ставом, а именно, морфологическими видами и числом видов фоторецепторных клеток второго типа, и морфологией, а именно, формой апикальной поверхности фоторецепторных клеток первого и второго типа. Его отличие от микровиллярного фоторецепторного аппарата других наземных легочных моллюсков может наблюдаться по тем же признакам, за исключением формы апикальной поверхности фоторецепторных клеток второго типа. От фоторецепторного аппарата морских Caenogastropoda он может отличаться цитологическим типом, числом цитологических и морфологических типов и видов фоторецепторных клеток, а также формой апикальной поверхности микровиллярных фоторецепторных клеток первого и второго типа, и отличается морфологическим типом и видом, и числом видов форм апикальной поверхности микровиллярных фоторецепторных клеток первого и второго типа. Фоторецепторный аппарат одного из исследованных в работе видов моллюсков – *H. lapicida* – уникален для моллюсков сразу по двум рассмотренным свойствам: по клеточному составу и морфологии фоторецепторных клеток первого типа. У *A. rufus*, *M. incarnata*, *C. laminata*, *A. arbustorum*, *C. hortensis* и *H. lapicida* по сравнению с морскими Caenogastropoda клеточный состав фоторецепторного аппарата по числу цитологических типов может быть менее разнообразным, а по числу морфологических типов и видов – более разнообразным, в то время как форма апикальной поверхности микровиллярных фоторецепторных клеток первого и второго типа отличается меньшим и большим разнообразием соответственно. Таким образом, изменения, наблюдаемые в фоторецепторном аппарате наземных легочных моллюсков по сравнению с фоторецепторным аппаратом морских Caenogastropoda, достаточно существенны и касаются его клеточного состава и морфологии фоторецепторных клеток. В клеточном составе изменения прослеживаются в направлении исчезновения двух цитологических типов фоторецепторных клеток – смешанного и цилиарного и соответственно двух морфологических типов и двух видов этих клеток, а также в направлении увеличения числа или появления морфологических типов и видов фоторецепторных клеток другого цитологического типа – микровиллярного. В морфологии изменения фоторецепторных клеток заметны, как минимум, в направлении исчезновения плоской формы апикальной поверхности у фоторецепторных клеток первого типа и появления такой формы апикальной поверхности в качестве дополнительной у фоторецепторных клеток второго типа. Наземные легочные моллюски так же, как морские Caenogastropoda, содержат два морфологических типа фоторецепторных кле-

ток, предназначенных для функционирования при разном уровне освещенности, один из которых – микровиллярные фоторецепторные клетки первого типа, имеющие только микровиллы, – сохранился, а другой – микровиллярные фоторецепторные клетки второго типа, имеющие только микровиллы, – появился.

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.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы фундаментальных научных исследований государственных академий на 2013–2020 годы (ГПИ-14, раздел 63).

Литература

- Barker G.M. 2001. Gastropods on land: phylogeny, diversity and adaptive morphology. In: Barker G.M. (Ed.). *The biology of terrestrial mollusks*. CABI Publishing, Hamilton: 1–47.
- 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.
- 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., Barker J.M. 1980. Fine structure of the eye of the New Zealand slug *Athoracophorus bitentaculatus*. *Zoomorphology*, 94: 225–239.
- 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 regenerating adult eye in the marine gastropod *Ilyanassa obsoleta*. *Journal of Morphology*, 180: 205–220.
- Gillary H.L., Gillary E.W. 1979. Ultrastructural features of the retina and optic nerve of *Strombus luhuanus*, a marine gastropod. *Journal of Morphology*, 159(1): 89–116.
- 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.
- Lakin G.F. 1990. *Biometry*. Vyschaya shkola Publ., Moscow, 351 p. [In Russian].
- Likharev I.M., Rammelmeyer E.S. 1952. Land molluscs of the fauna of the USSR. *Opredeliteli po faune SSSR*. 43, Moscow–Leningrad: Nauka Publishing House: 1–512 [In Russian].
- Mayes M., Hermans C.O. 1973. Fine structure of the eye of the prosobranch mollusk *Littorina scutulata*. *The Veliger*, 16(2): 166–171.
- Matsuo R., Kobayashi S., Yamagishi M., Ito E. 2011. Two pairs of tentacles and a pair of procerebra: optimized functions and redundant structures in the sensory and central organs involved in olfactory learning of terrestrial pulmonates. *Journal of Experimental Biology*, 214: 879–886.
- 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. 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. 2006c. The eye of the terrestrial gastropod snail *Helicigona lapicida* (Pulmonata: Stylommatophora). *Sensory Systems*, 20(1): 52–58 [In Russian].
- Shepeleva I.P. 2007. *Comparative morphology and optical properties of the eyes of gastropod molluscs (Gastropoda: Pulmonata)*: Abstract of the dissertation of Cand. biol. sciences. MSU, Moscow, 28 p. [In Russian].
- Shepeleva I.P. 2010. Diversity and peculiarities of photoreceptors in the retina of the camera eye of the gastropod mollusc *Helicigona lapicida* (Linnaeus, 1758) (Pulmonata, Stylommatophora). *Bulletin of Mordovian State University*, 1: 69–76 [In Russian].
- Shepeleva I.P. 2011. Resolving ability and optical sensitivity of the camera eyes of gastropod molluscs. *Bulletin of Mordovian State University*, 4: 240–250 [In Russian].
- Shepeleva I.P. 2018a. Morphological and optical properties and evolutionary changes of the eye lenses of terrestrial gastropod molluscs (Pulmonata, Stylommatophora). *Ruthenica, Russian Malacological Journal*, 28(1): 33–38 [In Russian].
- Shepeleva I.P. 2018b. Morphological and optical properties and evolutionary changes of tentacular epidermis and cornea of the eyes of terrestrial gastropod molluscs (Pulmonata, Stylommatophora). *Ruthenica, Russian Malacological Journal*, 28(4): 151–156 [In Russian].
- Tamamaki N., Kawai K. 1983. Ultrastructure of the accessory eye of the giant snail, *Achatina fulica* (Gastropoda, Pulmonata). *Zoomorphology*, 102: 205–213.
- Walls G.L. 1963. *The vertebrate eye and its adaptive radiation*. Hafner Publ. Comp., New York, London, 814 p.