

Строение и оптические свойства глаза наземного брюхоногого моллюска *Trichia hispida* (Linné, 1758) (Pulmonata: Stylommatophora) из Южной Швеции

И.П. Шепелева

Кафедра биологии клетки и организма, Факультет науки, Университет г. Лунда, Хельгонаваген, 3, Лунд 22362 Швеция.

e-mail: ishepeleva@rambler.ru

РЕЗЮМЕ: С использованием методов световой микроскопии исследованы структура и оптические свойства глаза наземного брюхоногого моллюска *Trichia hispida* (Linné, 1758) из Южной Швеции. Глаза построены по типу камерного глаза с фиксированной оптикой. Обнаружены существенные отличия в строении и оптических свойствах глаза *T. hispida* из Южной Швеции в сравнении с ранее исследованной *T. hispida* из Калининградской области. Глаз *T. hispida* из Южной Швеции приспособлен к зрению в дневное и сумеречное время, тогда как глаз *T. hispida* из Калининградской области функционирует только как детектор освещенности.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: брюхоногие моллюски, *Trichia hispida*, строение глаза, оптические свойства.

Structure and optical properties of the eye of terrestrial gastropod snail *Trichia hispida* (Linné, 1758) (Pulmonata: Stylommatophora) from South Sweden

I.P. Shepeleva

Department of Cell and Organism Biology, Faculty of Science, University of Lund, Helgonavagen 3, S-22362 Lund, Sweden.

e-mail: ishepeleva@rambler.ru

ABSTRACT: Structure and optical properties of the eye of terrestrial gastropod snail *Trichia hispida* (Linné, 1758) from South Sweden were investigated by light microscopy methods. The structure of *T. hispida* eye is typical camera eye with fixed optics. Eye structure and optical properties differences were revealed between the specimens *T. hispida* from South Sweden and the specimens of *T. hispida* from Kaliningrad District previously studied. The eye of *T. hispida* from South Sweden is adapted to the vision during daylight and twilight hours, whereas the eye of *T. hispida* from Kaliningrad District functions as an illumination detector only.

KEY WORDS: gastropod mollusks, *Trichia hispida*, eye structure, optical properties.

Введение

Брюхоногие моллюски заселили многие биотопы океанов, морей, пресных водоемов и суши. Строение их органов чувств — наглядный пример экстенсивной адаптивной радиации и пластичности (Seed, 1983; Audesirk, Audesirk, 1985). Даже в пределах семейства и рода эти животные демонстрируют значительное разнообразие строения периферических отделов зрительной системы (Eakin, 1972; Salvini-Plawen, Maer, 1977; Hamilton, 1991; Bobkova et al., 2004; Gal et al., 2004; Шепелева 2005а,б, 2006а,б,в, 2007). Сравнительное изучение зрительной системы экологически и географически изолированных групп брюхоногих моллюсков может показать степень влияния факторов окружающей среды на ее развитие в филогенезе, выявить функциональное значение этой системы для животных и определить возможный диапазон ее адаптивных изменений (Hamilton, Winter, 1984).

Trichia hispida (Linné, 1758) — представитель легочных брюхоногих моллюсков, широко распространенный в Северной Европе, причем в разных частях ареала экология этого вида различается. Так, в Калининградской области *T. hispida* постоянно обитает в затененных местах под камнями, поваленными деревьями или опавшими листьями и питается разрушающимися растительными остатками (Шилейко, 1978). На юге Швеции *T. hispida* обитает в лесах на достаточно хорошо освещенных участках на невысокой мелколиственной растительности, которой и питается (собственные наблюдения). В ранее опубликованных работах были изучены строение и оптические свойства глаза у *T. hispida*, обитающей в Калининградской области (Шепелева, 2002, 2005б; Bobkova et al., 2004; Gal et al., 2004). Задача настоящей работы — исследование строения и оптических свойств глаза *T. hispida* из Южной Швеции.

Материал и методы

Исследования проводили на взрослых особях наземного брюхоножного легочного

моллюска *Trichia hispida* (Linné, 1758) (Pulmonata: Stylommatophora: Hygromiidae: Trichiinae) с размером раковины 5–6×7–8 мм. Моллюсков собирали в пригороде г. Лунда — Вомбе (Швеция) в июне–июле 2004 г. Животных содержали в террариумах с почвой при температуре 18–20 °С и естественном световом режиме. В качестве корма использовали листья одуванчиков.

Препараты изолированных глаз и хрусталиков готовили под бинокулярным микроскопом Carl Zeiss с использованием физиологического раствора (Takeuchi et al., 1996). Фокусное расстояние хрусталиков оценивали по размерам создаваемых изображений (Nilsson et al., 1988; Seyer, 1992; Шепелева, 2005б). Приблизительный показатель преломления хрусталиков, который составляет 1,54, определяли по формуле для гомогенного сферического хрусталика (Land, 1981). Изолированные глаза, хрусталики и создаваемые ими изображения изучали при помощи светового микроскопа Zeiss Axiophot (объектив 25×0,80 ВИ). Цифровые изображения получали при помощи камеры Olympus DP 50.

Для гистологического изучения использовали глазные стебельки темноадаптированных моллюсков. Глазные стебельки фиксировали в 2,5%-ном растворе глутаральдегида на 0,1 М какодилатном буфере (pH=8,0) в течение 2 ч при 4 °С. После отмывания от глутаральдегида в нескольких порциях буфера препараты фиксировали в 1%-ном растворе OsO₄ на 0,1 М какодилатном буфере (pH=8,0) в течение 1 ч при 4 °С. Обезвоживание проводили в серии этилового спирта возрастающей концентрации и пропитывали эпоном-812. Из полученных блоков делали серийные полутонкие срезы (2 мкм) при помощи ультрамикротомы V LKB 2088, которые окрашивали 0,5%-ным раствором толудинового синего с добавлением 1%-ного карбоната натрия и просматривали при помощи светового микроскопа Zeiss Axiophot. Цифровые изображения получали при помощи камеры Olympus DP 50.

Морфометрию выполняли на цифровых изображениях препаратов и срезов при по-

мощи компьютерной программы CorelDraw 10. Для расчета параметров глаза использовали следующие формулы.

Для *плотности расположения фоторецепторов* (ρ , мкм²) (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 , мкм²·ср⁻¹) (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 апертуры, d — диаметр фоторецептора, f — фокусное расстояние оптической системы, k — коэффициент экстинкции фотопигмента у ракообразных *in situ*, равный 0,0067 мкм⁻¹ и l — длина фоторецептора, соответствующая толщине микровиллярного слоя.

Для *разрешаемого углового расстояния фоторецепторов* ($\Delta\phi$, град) (Land, 1981):

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

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

Для *разрешающей способности глаза* при гексагональном расположении фоторецепторов (R , рад⁻¹) (Land, 1981):

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

где $\Delta\phi$ — разрешаемое угловое расстояние фоторецепторов.

Для *F-числа* (Land, 1981):

$$F = \frac{f}{A}, \quad (5)$$

где f — фокусное расстояние оптической системы и A — диаметр апертуры.

Для *относительной апертуры глаза* (Land, 1981):

$$\frac{A}{f}, \quad (6)$$

где A — диаметр апертуры и f — фокусное расстояние оптической системы.

Для *диаметра диска Эйри* (D_3 , мкм) (Land, 1981), образуемого на сетчатке то-

чным источником света при $\lambda=500$ нм (значение, близкое к максимумам чувствительности фоторецепторных клеток у большинства исследованных видов брюхоногих моллюсков: Жуков, Грибакин, 1990; Черноризов и др., 1992; Dennis, 1967; Gillary, Wolbarsht 1967; Hughes, 1970; von Berg, Schneider, 1972; Suzuki et al., 1979; Katagiri et al., 1985):

$$D_3 = 2,44 \times f \times \left(\frac{\lambda}{A}\right), \quad (7)$$

где f — фокусное расстояние оптической системы и A — диаметр апертуры.

Для всех расчетов использовали средние значения полученных данных. В таблицах эти значения приведены со стандартным отклонением (см. Лакин, 1990).

Результаты

Глаза *Trichia hispida* построены по типу камерного глаза с фиксированной оптикой (Рис. 1А, 2А). Диоптрический аппарат глаза состоит из двух линз. Первая линза представлена прилежащими друг к другу щупальцевым эпидермисом и роговицей. Они образованы однослойными не пигментированными столбчатыми эпителиями. Вторая линза — неклеточный хрусталик, который имеет сравнительно мягкую консистенцию и эллипсоидную форму перпендикулярно оптической оси. Вдоль короткой оси хрусталик разделен на две зоны — центральную и периферическую. В центральной зоне имеются немногочисленные рассеянные везикулы или множество плотно расположенных везикул эллипсоидной формы размером от менее 1 до 2,5×5 мкм (Рис. 2В). В одном и том же хрусталике присутствуют как темные, так и светлые везикулы. По внутренней структуре везикулы гомогенны. Периферическая зона хрусталиков имеет слоистость. Изолированные хрусталики формируют достаточно отчетливые изображения тестового объекта (Рис. 1С, D).

От микровиллярного слоя сетчатки хрусталик отделен тонким слоем прозрачного студенистого стекловидного тела. Доминирующими клетками сетчатки являются мик-

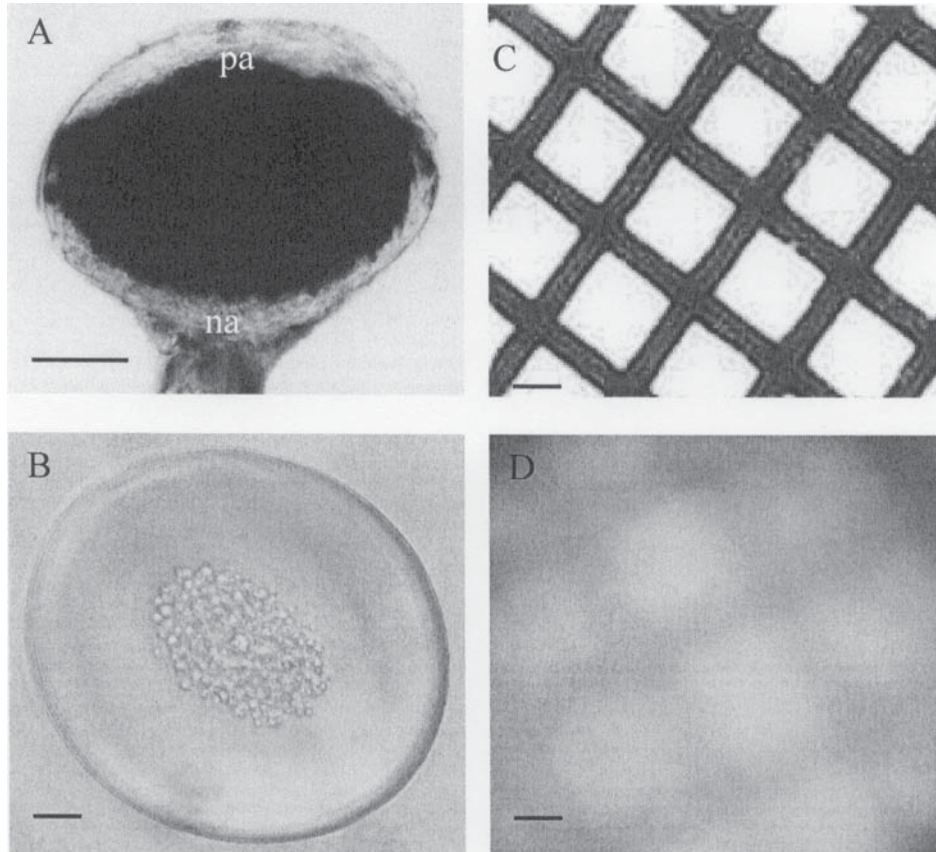


Рис. 1. Цифровые изображения для *T. hispida* из Южной Швеции.

A — изолированный глаз; B — изолированный хрусталик; C — тестовый объект — медная сетка для электронного микроскопа с длиной стороны ячейки 88 мкм; D — изображение тестового объекта, сформированное хрусталиком. pa — область зрачка, na — область нейропиля. Масштаб: 50 мкм (A, C) и 10 мкм (B, D).

Fig. 1. Digital pictures for *T. hispida* from South Sweden.

A — isolated eye; B — isolated lens; C — test object, a copper grid for electron microscope with square hole of 88- μm side length; D — the image of the test object formed by the isolated lens. pa — pupil area; na — neuropil area. Scale bars: 50 μm (A, C) and 10 μm (B, D).

ровиллярные фоторецепторы и пигментные клетки, которые изолируют рецепторные клетки друг от друга на уровне клеточных тел (Рис. 2A). Насколько можно судить по полутонким срезам, микровиллы оптически не изолированы друг от друга.

Анатомические и зрительные параметры глаза *Trichia hispida* из Южной Швеции, рассчитанные по формулам (1)–(7), приведены в Табл. 1–3.

Обсуждение

Судя по расчетным данным, приведенным в Табл. 1–3, глаз *T. hispida* способен формировать отчетливое изображение в пределах микровиллярного слоя фоторецепторов (Gal et al., 2004; Шепелева, 2006a). Рассчитанная потенциальная разрешающая способность фоторецепторов ($4,0 \text{ рад}^{-1}$) идентична разрешающей способности фоторецепторов наземного легочного моллюска

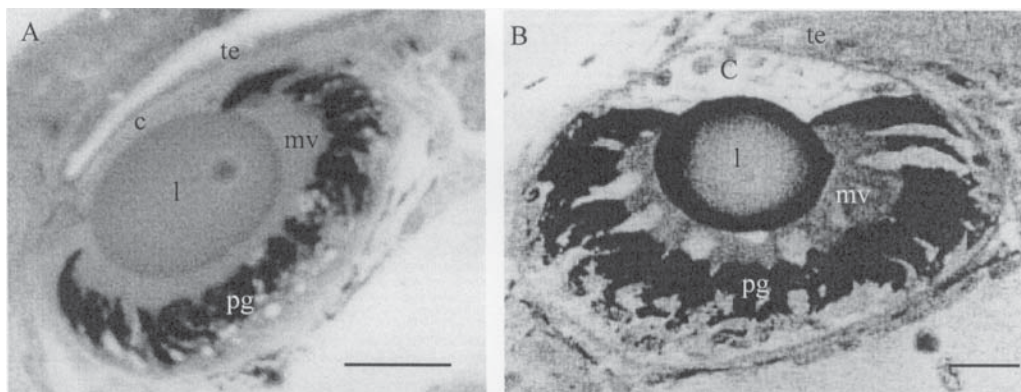


Рис. 2. Цифровые изображения продольных полутонких срезов глаз *T. hispida*.

A — из Южной Швеции; B — из Калининградской области (по Bobkova et al., 2004). te — щупальцевый эпидермис, c — роговица, l — хрусталик, mv — микровиллярный слой сетчатки, pg — пигментный слой сетчатки. Масштаб 50 мкм (A, B).

Fig. 2. Digital pictures of longitudinal semithin sections of *T. hispida* eyes.

A — from South Sweden; B — from Kaliningrad District (after Bobkova et al., 2004). te — tentacular epidermis, c — cornea, l — lens, mv — microvillar layer of the retina, pg — pigmented layer of the retina. Scale bars: 50 μm (A, B).

Sepaea nemoralis (Linné, 1758) ($4,0 \text{ рад}^{-1}$) (Gal et al., 2004). Оптическая чувствительность фоторецепторов *T. hispida* — $1,8 \text{ мкм}^2 \cdot \text{ср}^{-1}$ (см. Табл. 3) сравнима с чувствительностью фоторецепторов пресноводных легочных моллюсков, населяющих неглубокие водоемы: *Planorbarius corneus* (Linné, 1758) — $1,4 \text{ мкм}^2 \cdot \text{ср}^{-1}$, *Lymnaea stagnalis* (Linné, 1758) — $1,8 \text{ мкм}^2 \cdot \text{ср}^{-1}$ и *Physa fontinalis* (Linné, 1758) — $2,0 \text{ мкм}^2 \cdot \text{ср}^{-1}$ (Gal et al., 2004). Низкое значение F-числа глаза *T. hispida*, равное 1,1 (см. Табл. 3), указывает на присутствие сферической aberrации, в то же время, абсолютный диаметр апертуры, равный 90 мкм (см. Табл. 1), позволяет пренебречь хроматической aberrацией. Дифракция света на апертуре глаза, вероятно, не ограничивает его разрешающую способность благодаря небольшому диаметру дисков Эйри (1,3 мкм) по сравнению с межрецепторными расстояниями — 14 мкм (см. Табл. 2). Однако острота зрения *T. hispida* должна незначительно снижаться из-за рассеивания света на микровиллах соседних фоторецепторных клеток, поскольку между ними отсутствует экранирующий пигмент.

Для идентификации окружающих объектов, разрешаемое угловое расстояние фото-

рецепторов глаза не должно превышать несколько градусов (Land, Fernald, 1992), а оптическая чувствительность глаза должна соответствовать световым условиям мест обитания (Warrant, McIntyre, 1993). Дневные животные имеют чувствительность ниже единицы, сумеречные — от единицы до ста (Land, Nilsson, 2002). Оптическая чувствительность глаза *T. hispida* из Южной Швеции несколько превышает $1 \text{ мкм}^2 \cdot \text{ср}^{-1}$ (см. Табл. 3). Это означает, что он, скорее всего, приспособлен к зрению в условиях освещенности в дневные и сумеречные часы.

Ранее был исследован глаз *T. hispida* из Калининградской области (Шепелева, 2002; Bobkova et al., 2004; Gal et al., 2004; Шепелева, 2005б). В этом регионе *T. hispida* обитает в условиях более низкой освещенности, и соответственно этому, глаз моллюска имеет чувствительность, равную $4 \text{ мкм}^2 \cdot \text{ср}^{-1}$ (см. Табл. 3). У *T. hispida* из Калининградской области фокус не совпадает с микровиллярным слоем сетчатки (см. Табл. 3). Это означает, что моллюск имеет низкую остроту зрения, и глаз может служить только детектором освещенности (Gal et al., 2004). Хотя моллюск из Калининградской области имеет больший размер глазного бокала и более

Таблица 1. Анатомические параметры глаз *T. hispida*.
Table 1. Anatomical parameters of *T. hispida* eye.

Параметр (мкм)	<i>T. hispida</i> ¹	<i>T. hispida</i> ²
Размер глазного бокала	130±4,0×190±4,0	142±9,0×220±8,0 (n=7)
Диаметр апертуры, А	90±5,0	92±3,0 (n=7)
Наружный радиус кривизны эпителия, r_1	96±5,0	137±7,0 (n=7)
Толщина эпителия	7±2,0	9±0,4 (n=7)
Внутренний радиус кривизны эпителия, r_2	89±2,0	128±7,0 (n=7)
Наружный радиус кривизны роговицы, r_1	89±2,0	128±7,0 (n=7)
Толщина роговицы	8±2,0	13±2,0 (n=7)
Внутренний радиус кривизны роговицы, r_2	81±3,0	49±5,0 (n=7)
Расстояние между наружной поверхностью хрусталика и внутренней поверхностью роговицы	2±0,1	—
Размер хрусталика	63±5,0×96±3,0	81±3,0* (n=5)
Радиус кривизны передней и задней поверхности хрусталика	69±5,0	63±6,0 (n=9)
Расстояние между задней поверхностью хрусталика и верхней границей микровиллярного слоя	2±0,1	—

*T. hispida*¹ — моллюск из Южной Швеции, *T. hispida*² — моллюск из Калининградской области. Средние значения параметров рассчитаны на основе данных, полученных от 12 глаз для *T. hispida*¹. Параметры для *T. hispida*² взяты из Bobkova et al. (2004). * — расстояние между наружной и внутренней поверхностью хрусталика.
*T. hispida*¹ — mollusk from South Sweden, *T. hispida*² — mollusk from Kaliningrad District.

Average values of parameters were calculated on the basis of data taken from 12 eyes for *T. hispida*¹. Parameters for *T. hispida*² were taken from Bobkova et al. (2004). * — distance between outer and inner lens surfaces.

Таблица 2. Характеристика фоторецепторных клеток центральной области сетчатки глаз *T. hispida*.

Table 2. Description of the photoreceptor cells from the central region of *T. hispida* retina.

Параметр	<i>T. hispida</i> ¹	<i>T. hispida</i> ²
Диаметр фоторецептора, d (мкм)	10±2,0 (n=72)	14±3,0 (n=25)
Длина фоторецептора, l (мкм)	12±2,0 (n=72)	15±3,0 (n=25)
Расстояние между центрами соседних фоторецепторов, p (мкм)	14±3,0 (n=72)	15±1,0 (n=25)
Плотность расположения фоторецепторов, ρ (мкм ⁻²)	0,006	0,005

*T. hispida*¹ — моллюск из Южной Швеции, *T. hispida*² — моллюск из Калининградской области. Параметры для *T. hispida*² взяты из Bobkova et al. (2004) и Gal et al. (2004).

*T. hispida*¹ — mollusk from South Sweden, *T. hispida*² — mollusk from Kaliningrad District.
Parameters for *T. hispida*² were taken from Bobkova et al. (2004) and Gal et al. (2004).

длинное фокусное расстояние, однако меньшая плотность расположения фоторецепторов означает меньшую разрешающую способность. Большой размер рецепторов дает более высокое значение оптической чувстви-

тельности глаза, однако у моллюска из Калининградской области она увеличена в ущерб остроте зрения (Табл. 1–3). Глаз *T. hispida* из Калининградской области (в отличие от *T. hispida* из Южной Швеции) харак-

Таблица 3. Рассчитанные зрительные параметры глаз *T. hispida*.
Table 3. Visual parameters of *T. hispida* eye calculated.

Параметр	<i>T. hispida</i> ¹	<i>T. hispida</i> ²
f_x (мкм)	118±0,1 (n=12)	122±19 (n=9)
$f_{p+э}$ (мкм)	381	—
$f_{обш}$ (мкм)	96	113
S_B (мкм ² ·ср ⁻¹)	1,8	4,0
$\Delta\phi$ (град)	8,4	13
R (рад ⁻¹)	4,0	2,5
F -число	1,1	1,2
A/f	0,9	0,8
D_Δ (мкм)	1,3	1,5

*T. hispida*¹ — моллюск из Южной Швеции, *T. hispida*² — моллюск из Калининградской области. f_x — фокусное расстояние хрусталика, $f_{p+э}$ — фокусное расстояние линзы, образованной роговицей и эпителием, $f_{обш}$ — фокусное расстояние оптической системы глаза, S_B — оптическая чувствительность фоторецепторов в центральной сетчатке, $\Delta\phi$ — разрешаемое угловое расстояние фоторецепторов в центральной сетчатке, R — разрешающая способность фоторецепторов в центральной сетчатке, A/f — относительная апертура глаза, D_Δ — диаметр диска Эйри. Параметры для *T. hispida*² взяты из Gal et al. (2004).

*T. hispida*¹ — mollusk from South Sweden, *T. hispida*² — mollusk from Kaliningrad District.

f_l is the focal length of the lens, f_{p+e} is the focal length of the lens formed by cornea and epithelium, f_{com} is the focal length of the optical system, S_B is the optical sensitivity of photoreceptors in the central retina, $\Delta\phi$ is the resolving angular distance of photoreceptors in the central retina, R is the resolving ability of photoreceptors in the central retina, D_Δ is diameter of the Airy disc. Parameters for *T. hispida*² were taken from Gal et al. (2004).

теризуется меньшими размерами хрусталика по сравнению с размером глазного бокала, а фоторецепторные клетки имеют апикальные отростки, хорошо заметные на полутонких срезах (Рис. 2В).

В настоящее время мы воздерживаемся от суждений о том, насколько выявленные различия могут отражать таксономическую дифференцировку между популяциями *T. hispida* из Южной Швеции и Калининградской области. Отметим только, что структурные различия глаз и их оптических свойств обнаруживаются и у других близкородственных брюхоногих моллюсков. Периферический отдел зрительной системы легочных

улиток *Cepaea hortensis* (Müller, 1774), обитающей в зарослях крапивы на полях (Шепелева, 2006в), и *C. nemoralis*, живущей на кустарниках и стволах деревьев в садах (Шепелева, 2002, 2005б; Bobkova et al., 2004; Gal et al., 2004), различается формой глазного бокала и положением хрусталика относительно оптической оси. При этом *C. hortensis* может определять лишь изменения уровня освещенности, а *C. nemoralis*, вероятно, может различать объекты окружающей ее среды. Морские переднежаберные моллюски *Littorina littorea* (Linné, 1758) и *L. irrorata* (Say, 1822) активны днем, но в разных условиях: *L. littorea*, главным образом, в водной, а *L. irrorata* — в воздушной среде. Глаза этих видов приспособлены к зрению в соответствующих средах, что сказывается на ориентации эллипсоидных хрусталиков относительно оптической оси (Newell, 1965; Hamilton et al., 1983; Seyer, 1992).

Благодарности

Автор благодарит профессора Э.Дж. Ворранта за предоставленную возможность проведения исследований на кафедре биологии клетки и организма университета г. Лунда (Швеция) и М. Соренссона за указание мест обитания моллюсков и определение вида.

Литература

- Жуков В.В., Грибакин Ф.Г. 1990. Спектральная чувствительность глаза моллюсков *Lymnaea stagnalis* и *Planorbium corneum* в ультрафиолетовой и видимой области спектра // Сенсорные системы. Т.4. № 4. С.341–350.
- Лакин Г.Ф. 1990. Биометрия. М.: Высшая школа. 351 с.
- Черноризов А.М., Шехтер Е.Д., Араkelов Г.Г., Зимачев М.М. 1992. Зрение виноградной улитки: спектральная чувствительность темно-адаптированного глаза // Журнал высшей нервной деятельности. Т.42. С.1150–1155.
- Шепелева И.П. 2002. Сравнительное изучение анатомии и оптических свойств органов зрения некоторых брюхоногих моллюсков // 5-я Всероссийская медико-биологическая конференция молодых исследователей. Тезисы докладов. СПб. С.270–271.
- Шепелева И.П. 2005а. Морфология и оптическая физиология глаза наземного слизня *Arion rufus* (L.)

- (Mollusca: Gastropoda) // Сенсорные системы. Т.19. № 2. С.166–171.
- Шепелева И.П. 2005б. Сравнительное исследование морфологии и оптических свойств хрусталиков глаз некоторых брюхоногих моллюсков // Сенсорные системы. Т.19. № 2. С.172–176.
- 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. Т.20. № 1. С.40–51.
- Шепелева И.П. 2006б. Глаз наземного брюхоногого моллюска *Helicigona lapicida* (Pulmonata: Stylommatophora) // Сенсорные системы. Т.20. № 1. С.52–58.
- Шепелева И.П. 2006в. Сравнительное изучение морфологии и оптики глаз наземных брюхоногих моллюсков *Arianta arbustorum* и *Cepaea hortensis* (Pulmonata: Stylommatophora) со сходными световыми предпочтениями // Сенсорные системы. Т.20. № 1. С.59–67.
- Шепелева И.П. 2007. Сравнительная морфология и оптические свойства глаз брюхоногих моллюсков Stylommatophora (Gastropoda: Pulmonata). Дис. канд. биол. наук. М.: МГУ. 147 с.
- Шилейко А.А. 1978. Наземные моллюски надсемейства Helicoidea. Л.: Наука. 384 с.
- Audesirk T., Audesirk G. 1985. Behaviour of gastropod mollusks // A.O.D. Willows (ed.). The Mollusca. New York: Acad. Press. Vol.8. P.1–94.
- von Berg E., Schneider G. 1972. The spectral sensitivity of the dark-adapted eye of *Helix pomatia* L. // Vision Research. Vol.12. P.2151–2152.
- 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. Vol.123. No.2. P.101–115.
- Dennis M.J. 1967. Electrophysiology of the visual system in a nudibranch mollusc // Journal of Neurophysiology. Vol.30. P.1439–1465.
- Eakin R.M. 1972. Structure of invertebrate photoreceptors // H.J.A. Dartnall (ed.). Handbook of sensory physiology. Berlin–Heidelberg–New York: Springer. Vol.7/1. P.625–684.
- 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. Vol.123. No.2. P.116–127.
- Gillary H.L., Wolbarsht M.L. 1967. Electrical responses from the eye of a land snail // Review of Canadian Biology. Vol.26. P.125–134.
- Hamilton P.V. 1991. Variation in sense organ design and associated sensory capabilities among closely related mollusks // American Malacological Bulletin. Vol.9. No.1. P.89–98.
- Hamilton P.V., Winter M.A. 1984. Behavioural responses to visual stimuli by the snails *Tectarius muricatus*, *Turbo castanea* and *Helix aspersa* // Animal Behaviour. Vol.32. P.51–57.
- Hamilton P.V., Ardizzoni S.C., Penn J.S. 1983. Eye structure and optics in the intertidal snail, *Littorina irrorationa* // Journal of Comparative Physiology. Vol.152. P.435–445.
- Hughes H.P.I. 1970. The spectral sensitivity and absolute threshold of *Onchidoris fusca* (Muller) // Journal of Experimental Biology. Vol.52. P.609–618.
- Katagiri Y., Katagiri N., Fujimoto K. 1985. Morphological and electrophysiological studies of a multiple photoreceptive system in a marine gastropod, *Onchidium* // Neuroscience Research. Vol.2. P.1–15.
- Land M.F. 1981. Optics and vision in invertebrate // H. Autrum (ed.). Handbook of Sensory Physiology. Berlin–Heidelberg–New York: Springer-Verlag. Vol.7/6B. P.471–592.
- Land M.F., Fernald R.D. 1992. The evolution of eyes // Annual Review Neuroscience. Vol.15. P.1–29.
- Land M.F., Nilsson D.-E. 2002. Animal eyes. Oxford: Oxford University Press. P.47–54.
- Newell G.E. 1965. The eye of *Littorina littorea* // Transaction of Zoological Society, London. Vol.144. P.75–86.
- Nilsson D.-E. 1988. A new type of imaging optics in compound eyes // Nature. Vol.332. P.76–78.
- Salvini-Plawen L.V., Mayr E. 1977. On the evolution of photoreceptors and eyes // Evolutionary Biology. Vol.10. P.207–263.
- Seed F. 1983. Structural organization, adaptive radiation, and the classification of mollusks // P.W. Hochachka (ed.). The Mollusca. New York: Acad. Press. Vol.1. P.1–54.
- Seyer J.-O. 1992. Resolution and sensitivity in the eye of the winkle *Littorina littorea* // Journal of Experimental Biology. Vol.170. P.57–69.
- Suzuki H., Watanabe M., Tsukahara Y., Tasaki K. 1979. Duplex system in the simple retina of a gastropod mollusc, *Limax flavus* L. // Journal of Comparative Physiology. Vol.133. P.125–130.
- Takeuchi H., Araki Y., Emaduddin M., Zhang W., Han X.Y., Salunga T.L., Wong S.M. 1996. Identifiable *Achatina* giant neurones: Their localizations in ganglia, axonal pathways and pharmacological features // Genus Pharmacology. Vol.27. P.3–32.
- Warrant E.J., McIntyre P.D. 1993. Arthropod eye design and the physical limits to spatial resolving power // Journal of Neurobiology. Vol.40. P.413–461.
- Warrant E.J., Nilsson D.-E. 1998. Absorption of white light in photoreceptors // Vision Research. Vol.38. No.2. P.195–207.