

**ДИФРАКЦИЯ В КАМЕРНЫХ ГЛАЗАХ  
БРЮХОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ И ЧЕЛОВЕКА**

© И. П. Шепелева

Институт физиологии им. И. П. Павлова РАН,  
Санкт-Петербург, Россия  
E-mail: ishepeleva@rambler.ru

На основе собственных и литературных данных проанализировано влияние дифракции на разрешающую способность камерных глаз наземных брюхоногих легочных моллюсков и человека. Рассмотрены области сетчаток с максимальной потенциальной разрешающей способностью — центральная область с фоторецепторами 2-го типа у моллюска и фовеола со средневолновыми и длинноволновыми колбочками у человека. Показано, что у моллюска при фиксированном диаметре зрачка на разрешающую способность глаза не влияет дифракция, а также размер фоторецепторов, поскольку достигается дифракционный предел. У человека при диаметре зрачка менее 2400 мкм для средневолновых и 2535 мкм для длинноволновых колбочек разрешающую способность глаза ограничивает дифракция, при диаметре зрачка более 5400 и 5705 мкм соответственно — размер фоторецепторов. Наиболее высокая острота зрения может быть достигнута, когда диаметр зрачка находится в диапазоне 2400—5400 мкм для средневолновых и 2535—5705 мкм для длинноволновых колбочек.

*Ключевые слова:* дифракция, камерный глаз, разрешающая способность, брюхоногие моллюски, человек.

Рос. физиол. журн. им. И. М. Сеченова. Т. 104. № 1. С. 31—38. 2018

*I. P. Shepeleva.* DIFFRACTION IN THE CAMERA EYES OF GASTROPOD MOLLUSKS AND HUMAN. Pavlov Institute of Physiology of the RAS, St. Petersburg, Russia, e-mail: ishepeleva@rambler.ru.

The influence of diffraction on the resolving power of the camera eyes of terrestrial gastropod pulmonate mollusks and human was analyzed on the basis of own and literature data. Regions of the retina with the maximal potential resolving power — the central region with photoreceptors of the second type at mollusk and the foveola with the middle-wave and the long-wave cones at human were considered. It was demonstrated that at mollusk under fixed diameter of the pupil the resolving power of the eye is not affected by diffraction, and also by the size of photoreceptors, because the diffraction limit is achieved. At human under the diameter of the pupil less than 2400  $\mu\text{m}$  for the middle-wave and 2535  $\mu\text{m}$  for the long-wave cones the resolving power of the eye is limited by diffraction, under the diameter of the pupil more than 5400 and 5705  $\mu\text{m}$  respectively — by the size of photoreceptors. The highest visual acuity may be achieved, when the diameter of the pupil is in diapason 2400—5400  $\mu\text{m}$  for the middle-wave and 2535—5705  $\mu\text{m}$  for the long-wave cones.

*Key words:* diffraction, camera eye, resolving power, gastropod mollusks, human.

Брюхоногие моллюски могут служить модельными организмами для исследования механизмов восприятия, кодирования и обработки информации в сетчатке глаз [5—8, 16, 18, 19, 24]. Эти беспозвоночные животные, также как все позвоночные животные и человек, имеют камерные глаза. Однако глаза такого устройства подвержены дифракции — главному оптическому дефекту, который устанавливает ограничение разрешающей способности — главному параметру, характеризующему зрительные возможности [33].

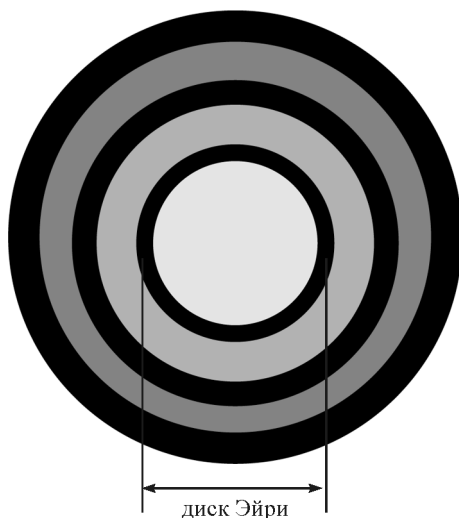
Цель работы — сравнить влияние дифракции на разрешающую способность камерных глаз наземных брюхоногих легочных моллюсков и человека, которые являются типичными примерами глаз брюхоногих моллюсков и позвоночных соответственно. Из 10 видов наземных брюхоногих легочных моллюсков с известными параметрами глаз [10—15, 17, 26] была выбрана улитка *Helicigona lapicida* Linnaeus, 1758, поскольку ее глаз приспособлен к зрению в дневное время при высоком уровне освещенности так же, как и глаз человека [12, 15].

### ДИФРАКЦИЯ СВЕТА НА ЗРАЧКЕ КАМЕРНЫХ ГЛАЗ МОЛЛЮСКА И ЧЕЛОВЕКА

Реальная оптическая система не может дать точного изображения объекта. Точка изображается не в виде точки, а в виде кружка рассеяния. Причина этого связана с волновой природой света — отклонением световой волны при ее распространении мимо резких краев прозрачных или непрозрачных структур, формирующих отверстия. Таким отверстием в глазах является зрачок [1]. У моллюска зрачок находится в центре передней части сетчатки, имеет круглую форму и фиксированный размер [12]. У человека зрачок расположен немного назально и кверху в радужной оболочке, которая является передней частью сосудистой оболочки глаза [29]. Форма зрачка различается в зависимости от условий освещения: на свету она более округлая с длинной осью почти по горизонтали, а в темноте — более эллипсоидная с длинной осью почти по вертикали [42]. Также рефлекторно меняется и диаметр зрачка: от 1.1 мм — при ярком свете до 8 мм — в темноте [41].

Через зрачок свет от точечного источника достигает хрусталика в виде плоского волнового фронта. Проходя через хрусталик, центральная область волнового фронта задерживается по сравнению с краевыми областями, потому что проходит через большую часть оптически плотного материала. В результате этого выходящий волновой фронт приобретает полусферическую форму, центрированную на фокусе и расходящуюся в стороны от него. В фокусе разные участки волнового фронта встречаются и, поскольку проходят друг через друга, — интерферируют. Компоненты, совпадающие по фазе, усиливают друг друга, а не совпадающие — гасят. В результате изображение точечного источника формируется в виде яркого кружка, содержащего около 80 % всей энергии света и окруженного темными (возникающими от гашения) и светлыми (возникающими от усиления) кольцами быстро убывающей интенсивности [30, 33]. Изображение называется дифракционной картиной Эйри, а ее центральный кружок — диском Эйри по имени Джорджа Эйри, который впервые раскрыл свойства этого явления в 1834 г. [20] (см. рисунок). Диаметр центрального диска обычно составляет около 70 % от диаметра первого темного кольца и приблизительно соответствует  $F$  — числу глаза (отношению фокусного расстояния оптической системы к диаметру зрачка) [30]. Дифракционные диски от изображений точек и определяют собой физический предел остроты зрения [2, 3]. Диаметр диска Эйри ( $D_Э$ , мкм), образуемого на сетчатке глаза точечным источником света, рассчитывается по формуле [31]:

$$D_Э = 2.44 \times f \times \frac{\lambda}{A}, \quad (1)$$



Схематичное изображение дифракционной картины Эйри.

где  $f$  — фокусное расстояние оптической системы,  $\lambda$  — длина волны света, соответствующая максимумам чувствительности зрительных пигментов фоторецепторов,  $A$  — диаметр зрачка.

Как видно из формулы (1), с уменьшением диаметра зрачка увеличивается диаметр дифракционного кружка рассеяния и тем самым усиливается влияние дифракции на качество изображения, сформированного на фоторецепторах. У моллюска и человека фоторецепторы по сетчатке распределены неравномерно и образуют области с максимальной плотностью расположения и максимальной потенциальной разрешающей способностью — центральную область и фовеолу соответственно. Здесь у моллюска находится по одному виду фоторецепторных клеток первого и второго типа, которые функционально считаются аналогами палочек и колбочек человека. Фовеола человека не содержит палочек и коротковолновых колбочек, а заполнена только средневолновыми и длинноволновыми колбочками, которыми и определяется центральное зрение [12, 15, 35, 38, 40]. Поэтому в работе представлен анализ параметров для фоторецепторов 2-го типа в центральной области у моллюска и 2 типов колбочек в фовеоле у человека.

#### ВЛИЯНИЕ ДИФРАКЦИИ НА РАЗРЕШАЮЩУЮ СПОСОБНОСТЬ КАМЕРНЫХ ГЛАЗ МОЛЛЮСКА И ЧЕЛОВЕКА

При рассматривании 2 точечных источников на сетчатке глаза формируются дифракционные кружки — изображения этих источников [37]. Разрешающая способность глаза заключается в способности его оптической системы изображать раздельно 2 близко расположенных точечных объекта [3]. Восприятие изображений 2 точек раздельно достигается тогда, когда выполняются условия, соответствующие критерию Релея. Согласно этому критерию, для того чтобы 2 точки объекта могли быть видны раздельно, необходимо, чтобы диски Эйри, соответствующие изображениям этих точек, были разделены, по меньшей мере, радиусом диска Эйри [2].

У моллюска при постоянном диаметре зрачка 103 мкм радиус диска Эйри составляет 1 мкм, а анатомическое расстояние между центрами отдельных соседних фоторецепторов — 6 мкм [12] (табл. 1). Как видно, межрецепторное расстояние, соответствующее расстоянию между изображениями 2 точечных источни-

Т а б л и ц а 1

Анатомические и оптические параметры глаз моллюска и человека

| Параметр  | Моллюск    | Человек             | Ссылки              |
|---|------------|---------------------|---------------------|
| Размер глаза, мкм (переднезадняя × горизонтальная ось)  | 189 × 228* | 24300 × 23600*      | [12, 41]            |
| Диаметр зрачка, $A$ , мкм (минимальный—максимальный)  | 103*       | 1100—8000*          | [12, 41]            |
| Фокусное расстояние оптической системы, $f$ , мкм   | 162*       | 16700*              | [2, 12]             |
| Диаметр светочувствительной части фоторецептора/группы из семи фоторецепторов, $d$ , мкм  | 2.0*/—     | 1.0*/4.0            | [12, 36, 38]        |
| Расстояние между центрами отдельных соседних фоторецепторов/групп из семи фоторецепторов, $p$ , мкм   | 6.0*/—     | 1.5*/4.5            | [4, 12, 21, 27, 38] |
| Диаметр диска Эйри, $D_e$ , мкм (при диаметре зрачка 1100—8000 мкм для средневолновых/длинноволновых колбочек)  | 2.0*       | 19.6—2.7/20.7—2.9   | [12]                |
| Радиус диска Эйри, $R_e$ , мкм (при диаметре зрачка 1100—8000 мкм для средневолновых/длинноволновых колбочек)   | 1.0        | 9.8—1.35/10.35—1.45 |                     |
| Длина волны света, соответствующая максимумам чувствительности зрительных пигментов фоторецепторов 2-го типа у моллюска и средневолновых/длинноволновых колбочек у человека, $\lambda$ , нм | 500*       | 530*/560*           | [5, 22, 28, 34]     |

Примечание. На параметры, обозначенные звездочкой, даны ссылки в таблице. Остальные параметры рассчитаны автором на основе данных из вышеуказанных работ.

ков, больше радиуса диска Эйри в 6 раз. Такую оценку по критерию Релея можно проводить, используя параметры, выраженные в угловых единицах измерения. Так, согласно расчетам радиус диска Эйри, который составляет  $0.25^\circ$  и  $15'$ , меньше межрецепторного расстояния —  $1.5^\circ$  и  $90'$ , также в 6 и 6 раз соответственно (табл. 2). Таким образом, согласно критерию Релея дифракция не ограничивает разрешающую способность глаза моллюска.

У человека описание изображений и дальнейшая передача информации на более высокие уровни зрительной системы производится не одиночными фоторецепторами, а группами из 7 фоторецепторов (1 расположен в центре и 6 в вершинах правильного шестиугольника), которые представляют собой «функциональные» элементы дискретизации изображений [9]. Согласно расчетам, при максимальном диаметре зрачка 8000 мкм радиус диска Эйри составляет 1.35 мкм для средневолновых и 1.45 мкм для длинноволновых колбочек, что в 3.3 и 3.1 раза соответственно меньше расстояния между центрами соседних групп фоторецепторов (4.5 мкм) (табл. 1, 3). Четкость изображений вследствие дифракции начинает снижаться, когда диаметр зрачка становится менее 2400 мкм для средневолновых и 2535 мкм для длинноволновых колбочек (табл. 3). При меньших значениях диаметра зрачка радиус дисков Эйри начинает превосходить анатомическое расстояние между центрами соседних «функциональных» фоторецепторных элементов. Например, при минимальном диаметре зрачка 1100 мкм радиус диска Эйри составляет 9.8 мкм для средневолновых и 10.35 мкм для длинноволновых колбочек, что в 2.2 и 2.3 раза соответственно превышает расстояния между центрами соседних групп фоторецепторов (табл. 1, 3). Сопоставление радиуса диска Эйри и расстояния между центрами «функциональных» фоторецепторных

Т а б л и ц а 2

Угловые параметры глаз моллюска и человека

| Параметр   | Моллюск | Человек                     |
|--|---------|-----------------------------|
| Диаметр области сетчатки, соответствующий 1 угл. град, мкм   | 4.0     | 412                         |
| Диаметр области сетчатки, соответствующий 1 угл. мин, мкм  | 0.067   | 6.9                         |
| Диаметр светочувствительной части фоторецептора/группы из семи фоторецепторов, $d$ , угл. град                       | 0.5/—   | 0.0024/0.0097               |
| Диаметр светочувствительной части фоторецептора/группы из семи фоторецепторов, $d$ , угл. мин                        | 30/—    | 0.14/0.58                   |
| Расстояние между центрами отдельных соседних фоторецепторов/групп из семи фоторецепторов, $p$ , угл. град            | 1.5/—   | 0.0036/0.0109               |
| Расстояние между центрами отдельных соседних фоторецепторов/групп из семи фоторецепторов, $p$ , угл. мин             | 90/—    | 0.22/0.65                   |
| Диаметр диска Эйри, $D_э$ , угл. град (при диаметре зрачка 1100—8000 мкм для средневолновых/длинноволновых колбочек) | 0.5     | 0.0476—0.0066/0.0502—0.0070 |
| Радиус диска Эйри, $R_э$ , угл. град (при диаметре зрачка 1100—8000 мкм для средневолновых/длинноволновых колбочек)  | 0.25    | 0.0238—0.0033/0.0251—0.0035 |
| Диаметр диска Эйри, $D_э$ , угл. мин (при диаметре зрачка 1100—8000 мкм для средневолновых/длинноволновых колбочек)  | 30      | 2.84—0.39/3.00—0.42         |
| Радиус диска Эйри, $R_э$ , угл. мин (при диаметре зрачка 1100—8000 мкм для средневолновых/длинноволновых колбочек)   | 15      | 1.42—0.195/1.50—0.21        |

Примечание. Все параметры рассчитаны автором на основе данных из табл. 1.

элементов в угловых единицах измерения показывает, что для средневолновых и длинноволновых колбочек дифракция начинает сказываться на разрешающей способности глаза при тех же значениях диаметра зрачка. Различия между этими параметрами при диаметре зрачка 1100 и 8000 мкм составляют для средневолновых колбочек 2.2 и 3.3 раза, для длинноволновых колбочек — 2.3 и 3.1 раза (табл. 2, 3). Таким образом, дифракция начинает оказывать влияние на разрешающую способность глаза человека, когда диаметр зрачка становится менее 2400 мкм для средневолновых и 2535 мкм для длинноволновых колбочек.

Однако, если достигается разрешающая способность глаза по критерию Релея, что наблюдается у моллюска, а также у человека при диаметре зрачка 2400/2535 мкм и более, то остаются другие ограничения. Так, если глаз построен для того чтобы эффективно использовать отчетливое изображение, диаметр его фоторецепторов должен соответствовать диаметру диска Эйри, т. е. должен быть достигнут дифракционный предел — минимально возможный размер кружка рассеяния, который можно получить, фокусируя свет [39].

У моллюска диаметр фоторецепторов соответствует диаметру диска Эйри, означая, что достигнут дифракционный предел (табл. 1, 2). У человека возможны 3 варианта. Первый вариант, когда диаметр «функциональных» фоторецепторных элементов больше диаметра диска Эйри, наблюдается при диаметре зрачка более 5400 мкм для средневолновых и 5705 мкм для длинноволновых колбочек

Т а б л и ц а 3

Размер диска Эйри при разном диаметре зрачка для средневолновых и длинноволновых колбочек глаза человека

| Диаметр зрачка, (A) мкм | Диаметр/радиус диска Эйри, ( $D_3/R_3$ ) |                |            |                          |                |            |
|-------------------------|--|----------------|------------|--------------------------|----------------|------------|
|                         | $\lambda \approx 530$ нм                 |                |            | $\lambda \approx 560$ нм |                |            |
|                         | мкм                                      | угл. град      | угл. мин   | мкм                      | угл. град      | угл. мин   |
| 1100                    | 19.6/9.8                                 | 0.0476/0.0238  | 2.84/1.42  | 20.7/10.35               | 0.0502/0.0251  | 3.00/1.50  |
| 2000                    | 10.8/5.4                                 | 0.0262/0.0131  | 1.57/0.785 | 11.4/5.7                 | 0.0277/0.01385 | 1.65/0.825 |
| 2400                    | 9.0/4.5                                  | 0.0218/0.0109  | 1.30/0.65  | 9.5/4.75                 | 0.0231/0.01155 | 1.38/0.69  |
| 2535                    | 8.5/4.25                                 | 0.0206/0.0103  | 1.23/0.615 | 9.0/4.5                  | 0.0218/0.0109  | 1.30/0.65  |
| 3000                    | 7.2/3.6                                  | 0.0175/0.00875 | 1.04/0.52  | 7.6/3.8                  | 0.0185/0.00925 | 1.10/0.55  |
| 4000                    | 5.4/2.7                                  | 0.0131/0.00655 | 0.78/0.39  | 5.7/2.85                 | 0.0138/0.0069  | 0.83/0.415 |
| 5000                    | 4.3/2.15                                 | 0.0104/0.0052  | 0.62/0.31  | 4.6/2.3                  | 0.0112/0.0056  | 0.67/0.335 |
| 5400                    | 4.0/2.0                                  | 0.0097/0.00485 | 0.58/0.29  | 4.2/2.1                  | 0.0102/0.0051  | 0.61/0.305 |
| 5702                    | 3.8/1.9                                  | 0.0092/0.0046  | 0.55/0.275 | 4.0/2.0                  | 0.0097/0.00485 | 0.58/0.29  |
| 6000                    | 3.6/1.8                                  | 0.0087/0.00435 | 0.52/0.26  | 3.8/1.9                  | 0.0092/0.0046  | 0.55/0.275 |
| 7000                    | 3.1/1.55                                 | 0.0075/0.00375 | 0.45/0.225 | 3.3/1.65                 | 0.0080/0.0040  | 0.48/0.24  |
| 8000                    | 2.7/1.35                                 | 0.0066/0.0033  | 0.39/0.195 | 2.9/1.45                 | 0.0070/0.0035  | 0.42/0.21  |

(табл. 3). При этом изображения 2 точечных источников попадают на один фоторецептор, а не на два, и поэтому не могут быть различимы [32]. Глаз не способен использовать всю информацию, передаваемую оптической системой, и размер фоторецепторов ограничивает его разрешающую способность. Второй вариант, когда диаметр группы фоторецепторов соответствует диаметру диска Эйри, возможен при диаметре зрачка 5400 мкм для средневолновых и 5705 мкм для длинноволновых колбочек (табл. 3). В этом случае достигается дифракционный предел, и размер фоторецепторов не влияет на разрешающую способность глаза. Третий вариант, когда диаметр «функциональных» фоторецепторных элементов меньше диаметра диска Эйри. Этот вариант прослеживается при диаметре зрачка менее 5400 мкм для средневолновых и 5705 мкм для длинноволновых колбочек (табл. 3). При этом изображения двух точечных источников попадают на разные фоторецепторы и воспринимаются раздельно [32]. Фоторецепторы будут правильно передавать информацию, доставляемую оптической системой, и размер фоторецепторов не ограничивает разрешающую способность глаза до тех пор, пока выполняется критерий Релея. Таким образом, размер фоторецепторов начинает сказываться на разрешающей способности глаза человека, когда диаметр зрачка становится более 5400 мкм для средневолновых и 5705 мкм для длинноволновых колбочек.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ влияния дифракции на разрешающую способность камерных глаз наземных брюхоногих легочных моллюсков и человека позволяет сделать следующие заключения. У моллюска при фиксированном диаметре зрачка на разрешающую способность глаза не влияет дифракция, а также размер фоторецепторов, поскольку достигается дифракционный предел. У человека при диаметре зрачка менее 2400 мкм для средневолновых и 2535 мкм для длинноволновых колбочек разрешающую способность глаза ограничивает дифракция, при диаметре зрачка более 5400 и 5705 мкм соответственно — размер фоторецепторов. Наиболее высокая острота зрения в отношении рассмотренных ограничивающих факторов может быть достигнута, когда диаметр зрачка находится в диапазоне 2400—

5400 мкм для средневолновых и 2535—5705 мкм для длинноволновых колбочек. Выполненные расчеты согласуются с данными литературы, согласно которым диаметр зрачка при дневном свете обычно меняется от 2000 до 6000 мкм, средний диаметр зрачка составляет 3090 мкм [42], а оптимальный диаметр зрачка для центрального зрения — 4300 мкм [25]. Дифракция же сказывается на разрешающей способности глаза только при маленьких диаметрах зрачка [23]. Интервал значений диаметра зрачка, в пределах которого разрешающую способность глаза ограничивает дифракция, составляет 1300 мкм для средневолновых и 1435 мкм для длинноволновых колбочек. Размер фоторецепторов снижает остроту зрения в большем промежутке — 2600 и 2295 мкм соответственно. Отсутствие влияния дифракции и размера фоторецепторов наблюдается в интервале 3000 мкм для средневолновых и 3170 мкм для длинноволновых колбочек.

Автор благодарит заведующего Лабораторией физиологии зрения Института физиологии им. И. П. Павлова РАН, проф., докт. мед. наук Ю. Е. Шелепина за идею создания статьи.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [1] Борн М., Вольф Э. Основы оптики. М. Наука. 1970.
- [2] Кравков С. В. Глаз и его работа. М.-Л. АН СССР. 1950.
- [3] Майзель С. О. Свет и зрение. Л.-М. Гос. тех.-теор. изд. 1932.
- [4] Максutow Д. Д. Астрономическая оптика. Л. Наука. 1979.
- [5] Черноризов А. М., Шехтер Е. Д., Аракелов Г. Г., Зимачев М. М. Зрение виноградной улитки: спектральная чувствительность темно-адаптированного глаза. Журн. высш. нерв. деятельности. 42 : 1150—1155. 1992.
- [6] Черноризов А. М., Зимачев М. М., Шехтер Е. Д., Гарусев А. В. Механизмы ахроматического зрения виноградной улитки *Helix lucorum* L.: данные внутриклеточного исследования светочувствительных клеток сетчатки. Журн. высш. нервн. деятельности. 57(1) : 80—85. 2007.
- [7] Черноризов А. М., Шехтер Е. Д., Греченко Т. Н., Гарусев А. В. Психофизиология ахроматического зрения: от простых нервных систем к человеку. Психология человека в совр. мире. 4 : 370—377. 2009.
- [8] Черноризов А. М., Шехтер Е. Д., Зимачев М. М., Гадельшина Д. Ф. Модульная организация механизмов ахроматического зрения: от человека к простым нервным системам. Эксперим. психология в России: традиции и перспективы. 884—888. 2010.
- [9] Шелепин Ю. Е. Пространственно-частотные характеристики и острота зрения человека. В кн.: Биофизика сенсорных систем. Под ред. В. О. Самойлова. СПб. ИнформМед. 60—101. 2007.
- [10] Шелепева И. П. Морфология и оптическая физиология глаза наземного слизня *Arion rufus* (L.) (Mollusca: Gastropoda). Сенсорные системы. 19(2) : 166—171. 2005.
- [11] Шелепева И. П. 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. 2006а.
- [12] Шелепева И. П. Глаз наземного брюхоножного моллюска *Helicigona lapicida* (Pulmonata: Stylommatophora). Сенсорные системы. 20(1) : 52—58. 2006б.
- [13] Шелепева И. П. Сравнительное изучение морфологии и оптики глаз наземных брюхоногих моллюсков *Arianta arbustorum* и *Sepaea hortensis* (Pulmonata: Stylommatophora) со сходными световыми предпочтениями. Сенсорные системы. 20(1) : 59—67. 2006в.
- [14] Шелепева И. П. Структура и оптические свойства глаза наземного брюхоножного моллюска *Trichia hispida* (Linne, 1758) (Pulmonata: Stylommatophora) из Южной Швеции. Зоология беспозвон. 5(2) : 173—180. 2008.
- [15] Шелепева И. П. Разнообразие и особенности фоторецепторов в сетчатке камерного глаза брюхоножного моллюска *Helicigona lapicida* Linnaeus, 1758 (Pulmonata, Stylommatophora). Вест. Мордовск. ун-та. Сер. Биол. науки. (1) : 69—76. 2010.

- [16] Шепелева И. П. Сравнительный анализ камерных глаз брюхоногих моллюсков и человека. Сенсорные системы. 27(4) : 317—326. 2013.
- [17] Шепелева И. П. Строение и оптические свойства камерного глаза брюхоногого легочного моллюска *Succinea putris* (Linnaeus, 1758) (Stylommatophora, Succineidae). Ruthenica, Russian Malacological J. 25(1) : 11—14. 2015.
- [18] Шехтер Е. Д., Зимачев А. М., Араkelов Г. Г. Зрение виноградной улитки. Морфология и суммарная электрическая активность сетчатки. Журн. высш. нервн. деятельности. 42(5) : 986—991. 1992.
- [19] Шехтер Е. Д., Греченко Т. Н. Два типа фоторецепторов в ахроматической зрительной системе виноградной улитки. Эксперим. психология. 2(2) : 5—15. 2009.
- [20] Airy G. B. On the diffraction of an object-glass with circular aperture. Trans. Cambr. Phil. Soc. 5 : 283—291. 1834.
- [21] O'Brien B. Vision and resolution in the central retina. J. Soc. Opt. Am. 41(12) : 882—893. 1951.
- [22] Brown P. K., Wald G. Visual pigments in single rods and cones of the human retina. Science. 144 : 45—51. 1964.
- [23] Campbell F. W., Gubisch R. W. Optical quality of the human eye. J. Physiol. 96 : 558—578. 1966.
- [24] Chernorizov A. M., Sokolov E. N. Mechanisms of achromatic vision in invertebrates and vertebrates: a comparative study. Span. J. Psychol. 13(1) : 18—29. 2010.
- [25] Donnelly W. J., Roorda A. Optimal pupil size in the human eye for axial resolution. J. Opt. Soc. Am. 20(11) : 2010—2015. 2003.
- [26] Gál J., Bobkova M. V., Zhukov V. V., Shepeleva I. P., Meyer-Rochow V. B. Fixed focal-length optics in pulmonate snails (Mollusca, Gastropoda): squaring phylogenetic background and ecophysiological needs (II). Invert. Biol. 123(2) : 116—127. 2004.
- [27] Harrison E. R. Visual acuity and the cone cell distribution of the retina. Brit. J. Ophthal. 37 : 538—542. 1953.
- [28] Hildebrand G. D., Fielder A. R. Anatomy and physiology of the retina. In: Pediatric retina. Reynolds J. D., Olitsky S. E. (ed.). Berlin. Heidelberg. Springer. 39—65. 2011.
- [29] Hughes M. O. Anatomy of the anterior eye for ocularists. J. Ophthal. Prosthetics. 25—35. 2004.
- [30] Kingslake R. Optical system design. N. Y. Acad. Press. 1983.
- [31] Land M. F. Optics and vision in invertebrate. In: Sensory Physiology. Autrum H. (ed.). Berlin. Heidelberg. N. Y. Springer. Verlag. VII(6B) : 471—592. 1981.
- [32] Land M. F. Visual acuity in insect. Annu. Rev. Entomol. 42 : 147—177. 1997.
- [33] Land M. F., Nilsson D.-E. Animal eyes. Oxford. Oxford University Press. 2002.
- [34] Menzel R. Spectral sensitivity and color vision in invertebrates. In: Comparative physiology and evolution of vision in invertebrates. Autrum H. (ed.). Berlin. Heidelberg. Springer. Verlag. 537—540. 1979.
- [35] Moore B. A. Structure and function of regional specialization in the vertebrate retina. In: Evolution of nervous system. Kaas J. H. (ed.). Oxford. Acad. Press. 1 : 351—373. 2017.
- [36] Mustafi D., Engel A. H., Palszewski K. Structure of cone photoreceptors. Progr. Ret. Eye Res. 28 : 289—302. 2009.
- [37] Navarro R., Losada M. A. Shape of stars and optical quality of the human eye. J. Soc. Opt. Am. 14(2) : 353—359. 1997.
- [38] Polyak S. L. The retina. Chicago. The University of Chicago Press. 1941.
- [39] Simons P. J., Young D. Nerve cells and animal behavior. New York. Cambridge Univ. Press. 2010.
- [40] Suzuki H., Watanabe M., Tsukahara Y., Tasaki K. Duplex system in the simple retina of a gastropod mollusc, *Limax flavus*. L. J. Comp. Physiol. 133 : 125—130. 1979.
- [41] Wandell B. A. Foundations of vision. Sunderland. Sinauer Associates. 1995.
- [42] Wyatt H. J. The form of the human pupil. Vis. Res. 35 : 2021—2036. 1995.

Поступила 2 X 2017  
После доработки 13 XI 2017