

УДК 591.471.24:564.1

ФОРМИРОВАНИЕ РАКОВИНЫ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ И ЕЕ МИКРОСТРУКТУРА

© 2014 С.В. Попов

*Палеонтологический институт РАН
serg.pop@mail.ru*

Описано анатомическое строение мантии двустворчатых моллюсков, ответственной за формирование раковины, онтогенетические особенности роста раковины, образования ритмичных и случайных слоев роста при замедлениях отложения карбоната кальция. Приводится классификация типов, видов и разновидностей микроструктуры, видимых как при оптическом, так и электронном увеличении, иллюстрируемых блок-диаграммами. Обсуждаются распространение характерных структур в разных таксономических группах, возможности использования признаков микроструктуры в качестве систематических признаков у двустворчатых моллюсков.

Ключевые слова: Bivalvia, строение скелета, типы микроструктуры, онтогенез.

Двустворчатые моллюски были той группой беспозвоночных организмов, с которой еще в XIX в. начинались исследования строения скелетов. Основные типы микроструктуры раковины моллюсков были установлены и описаны в конце XIX – начале XX вв. при изучении строения раковины с помощью оптического микроскопа в шлифах и пришлифовках, а позже – в ацетатных репликах. Изучение структуры представителей многих систематических групп моллюсков показало, что почти все разнообразие их строения можно свести к нескольким основным типам микроструктуры: перламутровой, листоватой, простой призматической, составной призматической, перекрещенно-пластинчатой, сложной перекрещенно-пластинчатой и гомогенной структурам (Böggild, 1930; Taylor et al., 1969; Попов, 1977 и др.). Однако изучение минералогического состава, применение электронного микроскопа позволили установить, что более тонкое строе-

ние различных типов микроструктуры и взаимоотношение минеральной и органической составляющих раковины могут существенно отличаться внутри этих типов. Это значительно усложнило классификацию, потребовало выделения разновидностей и текстур (Carter, 1980, Carter et al., 1990; Попов, 1992, таблица 1).

ФОРМИРОВАНИЕ РАКОВИНЫ

Раковина двустворчатых моллюсков может быть сложена двумя формами карбоната кальция – кальцитом или арагонитом – и покрыта снаружи тонким органическим слоем. Она формируется в результате секреторной деятельности эпителия внешней поверхности и наружной складки мантии моллюска. Формирование наружного органического слоя покрывающего раковину – периостракума, начинается в борозде между средней и наружной складками мантии и в дальнейшем идет за счет секреции эпителия (рис. 1, 3, 10, 11). Наружный известковый слой раковины откладывается внешней складкой мантии, средний слой формируется эпителиальными клетками внешней поверхности мантии до места прикрепления мантийного мускула, наконец, внутренний слой секретирется поверхностью мантии выше места крепления мантийного мускула (рис. 1, 4, 5, 6, 8).

Раковина моллюсков откладывается без непосредственного контакта с клетками эпителия мантии: продукты секреции – карбонат кальция и органические составляющие – выделяются в экстрапаллиальную жидкость. Исключение составляет лишь отложение извести на месте прикрепления мускулов (миостракум) и образование периостракума. Периостракум, сплошной пленкой покрывающий

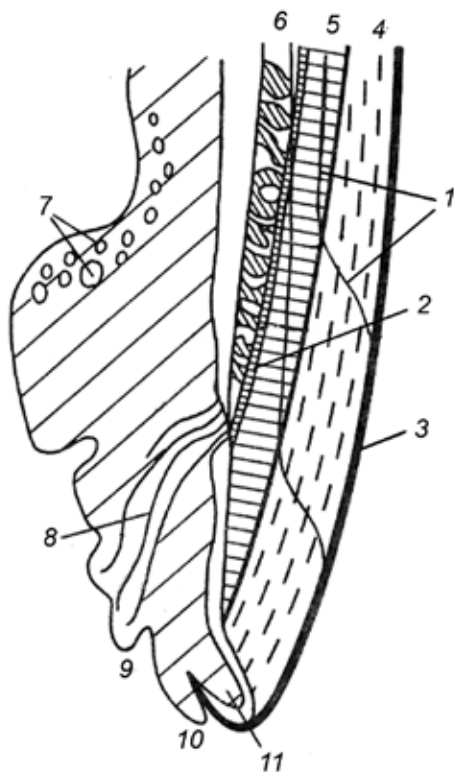


Рис. 1. Схема радиального сечения края раковины и мантии у двустворчатых моллюсков (строение края мантии, по: Yonge, 1969): 1 – линии нарастания; 2 – паллиальный миостракум; 3 – периостракум; 4–6 – основные слои раковины: 4 – наружный слой, 5 – средний слой, 6 – внутренний слой; 7 – слизистые железы; 8 – мантийные (паллиальные) мускулы; 9 – внутренняя складка края мантии; 10 – средняя складка; 11 – наружная складка мантии.

раковину, состоит из хино-дубильного протеина, устойчивого к действию как щелочной, так и кислой среды, и предохраняет известковую часть раковины от растворения в воде. Структура известковой части раковины резко различается у разных групп моллюсков и определяется органической матрицей, ее составом и строением, что было доказано при регенерации раковины на декальцинированных кусочках матрицы.

Рост раковины не происходит равномерно в течение жизни, а зависит от жизненных ритмов животного. Вследствие этого на раковине всегда наблюдаются линии нарастания, как регулярно повторяющиеся, так и случайные, обусловленные болезнями, повреждениями, штормами и т. д. (Золотарев, 1989 и др.) Наиболее интенсивный рост происходит в первые месяцы и годы жизни после оседания плавающей личинки. В высоких широтах в зимние месяцы при низких температурах рост практически прекращается, в более низких – замедляется на более короткий период. При каждом замедлении формируются кольца роста, обусловленные либо иным соотношением органической матрицы и карбонатной составляющей, либо изменением характера микроструктуры. Кольца могут быть как регулярно повторяющимися, так и случайными. Наиболее крупные из регулярных слоев роста соответствуют сезонным циклам и часто выражены в микроструктуре раковины, видны на ее наружной поверхности. Менее заметные соответствуют сезонам размножения, приливо-отливным воздействиям и суточным циклам. Скорость регулярного прироста заметно падает со старением животного. Так, у *Callista chione* (Linné) на третьем году жизни наблюдалось 353 суточных прироста за год, а у 12-летних – только 155, при этом ежегодный линейный прирост на втором году жизни в среднем составлял 13 мм, а на тринадцатом – всего 2.2 мм (Hall et al., 1974). Некоторые виды моллюсков живут до 100 и более лет (*Crenomytilus grayanus* – Золотарев, 1989), но при этом переходят к «старческой» стадии, когда раковина продолжает наращиваться в толщину, а линейного роста почти не происходит.

Онтогенетические изменения структуры. На стадии гладкой раковинки – продиссоконха – при размере около 0.5 мм подразделения на слои еще нет, структура выглядит зернистой. У внутренней поверхности гранулы более крупные, вытянутые, и уже начинает намечаться их взаимно перпендикулярная ориентировка. На стадии раннего диссоконха (при длине около 1 мм) раковинка двуслойная. Третий (наружный) слой, наращиваемый путем краевого роста с иной ориентировкой элементов, появляется позже.

У *Cardiidae*, представителей родов *Acanthocardia*, *Parvicardium*, *Cerastoderma* закладка наружного слоя происходит при размере раковины около 1 мм, у *Serripes groenlandicus* (*Clinocardiinae*) – при размере раковины около 5 мм, у *Pratulium thetidis*, *Nemocardium edwardsi* (*Protocardiinae*) – 8 мм. Причем у радиально ребристых форм сначала он появляется в межреберных промежутках и лишь позже формируется и на ребрах (Попов, 1977, 1983).

В солоноватоводных условиях, где могут жить некоторые кардииды, ход онтогенетического развития структуры может еще больше затягиваться. Так, у *Cerastoderma glaucum* из Азовского моря, лиманов Черного и из Каспийского моря наружный слой нередко закладывается лишь при размере раковины 8–10 мм, а у некоторых каспийских экземпляров не развивается вовсе, и раковина остается двуслойной. У большинства потомков церастодерм – солоноватоводных кардиид подсемейства *Lymnocardiinae*, это неполное развитие становится стабильным систематическим признаком (Попов, 1977).

У кардитид на стадии гладкого продиссоконха, определенный тип микроструктуры еще не сформировался. Элементы перекрещено-пластинчатой структуры начинают формироваться у внутреннего края раковины одновременно с элементами скульптуры и появлением линий нарастания (Попов, 1983). На стадии раннего диссоконха при длине около 1 мм раковина еще двуслойная: наружный слой – перекрещено-пластинчатый с вертикальными пластинами первого порядка, достигающими до наружного края, внутренний – сложный перекрещено-пластинчатый блокового строения. Позднее этот слой становится средним, а снаружи формируется третий слой, в котором пластины перекрещено-пластинчатой структуры ориентированы горизонтально.

МИКРОСТРУКТУРА РАКОВИНЫ

Как ранние попытки классификации микроструктур, разработанные с применением оптического микроскопа, так и все последующие, на основе электронно-микроскопических исследований, являются морфологическими. При этом важно помнить, что внешне сходные структуры могли приобретаться в неродственных группах разными эволюционными путями из различных исходных структур. С одной стороны, это объясняется ограниченностью возможных структурных преобразований скелета, с другой, возможно, неумением пока находить более тонкие микроструктурные отличия, разграничивающие генетически разные структуры. При этом многие характерные структуры могут быть в одной раковине связаны друг с другом постепенными переходами, что характерно не только для двустворок, но и для гастропод (Bandel in Carter, 1990).

Современную классификацию микроструктур можно представить в виде таблицы (таблица 1). Наряду с собственными данными, полученными при изучении в основном гетеродонтных моллюсков (*Cardiacea* – Попов, 1977, *Carditacea* – Попов, 1983, *Veneracea* – Попов, 1986, *Lucinacea*, *Tellinacea* – Попов, 1992, Попов, 1986), а также аркоидных групп (*Argacea*, *Limorsacea* – Попов, 1992), учтены также литературные данные, и в первую очередь детальная классификация, разработанная Дж. Картером (Carter, 1980, 1990). Последняя основана на обширном фактическом материале,

прежде всего по птериоидным моллюскам, включая их древнейших представителей. В тех случаях, когда описываемым видам и разновидностям микроструктуры имеются аналоги в англоязычной литературе, эти термины также приводятся в таблице 1.

Таблица 1.

Типы, виды и разновидности структуры	Строение и ориентировка элементов	Встречаемость у двустворчатых моллюсков
Призматические структуры Prismatic	Призмы первого порядка направлены к наружной поверхности	
1. Простая призматическая Simple prismatic	Кальцитовые или арагонитовые многогранные призмы 1-го порядка разделены толстой межпризматической матрицей.	Pterioidea, Mytiloidea, Pinnoidea, Ostreoida, Unionoidea, Trigonioidea, Pandoroidea, Pholadomyoidea, Poromyoidea, реже у гетеродонтных моллюсков
- <i>правильная</i> regular simple prismatic	Призмы правильные, полигональные	
- <i>асимметрично-призматическая</i> asymmetric prismatic	Призмы уплощенные, арагонитовые	
- <i>радиально удлинённая</i> radially elongate simple prismatic	Призмы первого порядка сплющены в радиальном направлении	
- <i>дранковидная</i> lathic simple prismatic	Призмы неправильные широкие, удлиненные, кальцитовые	
- <i>неправильная</i> irregular simple prismatic	Призмы варьируют по форме и толщине, кальцитовые или арагонитовые	
- <i>блоковая</i> blocky prismatic	Сложена из неправильных блоков, арагонитовая	
- <i>мозаичная</i> pavement prismatic	Сходная с правильной простой призматической, но призмы короткие, кальцитовая	
2. Фиброидно-призматическая Fibrous prismatic	Призмы более тонкие и длинные, могут быть наклонены к макушке, иногда собраны в пучки	Некоторые Lucinidae, Cardiidae
3. Игольчато-призматическая Acicular prismatic, Spherulitic prismatic	Сложена мелкими субвертикальными призмами второго порядка, длина которых значительно (на порядок) превышает ширину	
- <i>с мегапризмами</i>	Игольчатые призмы ориентированы веерообразно от центра крупных мегапризм	Некоторые Lucinidae, Mactridae

- мегапризмы отсутствуют	Игольчатые призмы иногда собраны в пучки	Некоторые Psammobiidae
4. Сложная призматическая Compound prismatic	Призмы 1-го порядка направлены к наружной поверхности, составлены из призм 2-го порядка, расходящихся от центра призмы	Некоторые <i>Anadara</i> , <i>Cardiidae</i> , <i>Veneridae</i> , <i>Tellinidae</i>
5. Составная призматическая Composite prismatic	Мегапризмы, если есть, то направлены от макушки к ростовому краю. Призмы 2-го порядка в них расходятся веерообразно	Некоторые <i>Lucinidae</i> , <i>Veneridae</i> , <i>Donacidae</i>
- зубчатая denticular composite prismatic	Мегапризмы отвечают зазубренности края раковины и составлены мелкими игольчатыми призмами	Некоторые <i>Nuculidae</i>
- фиброидная с мегапризмами fibrous composite prismatic	Мегапризмы есть, но не дают зазубренности растущего края раковины	Некоторые <i>Cardiidae</i> , <i>Tellinidae</i>
- фиброидная без мегапризм reclined non- denticular composite prismatic	Призмы 2-го порядка расходятся от середины слоя, либо дивергируют от верхней части наружного слоя	Некоторые <i>Cardiidae</i> , <i>Tellinidae</i> , <i>Lucinidae</i> , <i>Donacidae</i>
6. Сложная составная призматическая Compound composite prismatic	Сходная с составной призматической, но образована элементами трех порядков: мелкие призмы 2-го порядка собраны в веерообразно расходящиеся призмы 1-го порядка, обычно формирующие мегапризмы или пластины	
- с мегапризмами	Мегапризмы есть, отвечают мелкой зазубренности наружного края	Некоторые <i>Donacidae</i>
- без мегапризм	Мегапризм нет, призмы 1-го порядка правильные, расходятся от верхней части или от середины слоя	
- с пластинами	Призмы 1-го порядка сливаются, образуя вертикальные, радиально расположенные пластины	Некоторые <i>Veneridae</i>
- неправильные	Призмы 1-го порядка неправильные, меняющиеся по толщине	Редкие <i>Veneridae</i> , некоторые <i>Tellinidae</i>
7. Перламутровая структура Nacreous	Построена из табличек арагонита, ориентированных параллельно поверхности раковины, заключенных в межпластинчатую и межкристаллическую органическую матрицу	
- слоистый перламутр sheet nacreous	Таблички расположены слоями, параллельными поверхности раковины	Внутренний слой <i>Nuculoidea</i> , <i>Pinnoidea</i> , <i>Unionoidea</i> , <i>Pholadomyoidea</i> , <i>Pandoroidea</i> , средний и внутренний слои <i>Mytiloidea</i> и <i>Pterioidea</i>

- столбчатый (линзовидный) columnar (lenticular) nacreous	Таблички расположены одна над другой и формируют вертикальные столбцы,	Средний слой раковины у Nuculoidea, Trigoidea и Pandoroidea
- штабелевидный row stack nacreous	В одном сечении перламутр выглядит как столбчатый, но в другом сходен с видом кирпичной кладки	
8. Листоватая структура Foliated	Отдельные кальцитовые листочки располагаются немного косо, перекрывающая пластинки предыдущего слоя наподобие дранки	Ostreoidea, Pectinoidea, Limoidea, Anomioidea
- правильная листоватая regular foliated	Листочки располагаются параллельно внутренней поверхности раковины, либо косо наклонены к ней, давая зигзагообразные структуры	
- полу-листоватая semi-foliated	Отличается более неправильными листочками	
9. Перекрещенно-пластинчатая Crossed-lamellar	Составлена арагонитами пластинками трех порядков, в соседних пластинках 1-го порядка пластины 2-го порядка ориентированы в противоположных направлениях	Наружный и средний слои Arcidae, Limopsidae, Glycymeridae, Carditidae, Lucinidae, Cardidae, большинства Veneridae, Tellinidae, Donacidae и др.
- простая simple crossed lamellar	Пластины второго порядка более или менее правильные	
- «палочковидная» rod-type crossed-lamellar	Структурами 2-го порядка являются короткие овальные или прямоугольные удлиненные элементы	
- скрещенно-листоватая crossed foliated	Составлена из блоков листочков кальцита с правильно чередующейся ориентировкой	
- скрещенно-полулистоватая crossed semi-foliated	То же, но с хуже сформированными элементами 2-го порядка	
10. Сложная перекрещенно-пластинчатая Complex crossed-lamellar	Составлена теми же пластинками второго порядка, что и предыдущая, но с тремя или более направлениями ориентировки структурных элементов	Внутренний слой таксонов с перекрещенно-пластинчатой структурой (арциды, люциниды, теллиниды, кардииды и др.)
- неправильная (блоковая) irregular complex crossed-lamellar	Блоки пластин чередуются с блоками с иной или противоположной ориентировкой пластин	
- конусная cone complex crossed lamellar	Пластины формируют вертикальные столбы конусов, вложенных друг в друга (структуру cone-in-cone)	
- мелкая сложная перекрещенно-пластинчатая fine complex crossed lamellar	Составлена мелкими блоками, состоящими всего из нескольких пластин 2-го порядка	

11. Гомогенная Homogeneous	Сложена из мелких линзовидных гранул арагонита со сходной оптической ориентировкой.	
- <i>гранулярная</i> granular	Сложена мелкими гранулами, размером 0.3–4.0 мкм	Некоторые венериды, теллиниды
- <i>скрещенно-игольчатая</i> crossed-matted, crossed-acicular	В каждом сечении сложена удлиненными кристаллитами, ориентированными в двух или более направлениях	Некоторые венериды, теллиниды, донациды
- <i>неправильная</i> irregular homogeneous	составлена из элементов сложной неправильной формы размером 0.5–3.0 мкм	Некоторые венериды, теллиниды, донациды и др.

Теперь рассмотрим те же типы, виды и разновидности микроструктуры более подробно.

Призматические структуры у двустворок, также как у гастропод, обычно слагают наружный слой раковины. Встречены они как у древних примитивных групп, так и у современных, высокоспециализированных. Призмы обычно ориентированы перпендикулярно наружной поверхности раковины, имеют прямые субпараллельные стенки или ветвятся.

1. Простая призматическая структура сложена из крупных многогранных вертикальных призм первого порядка, разделенных толстой межпризматической матрицей. В тангенциальном срезе торцы призм имеют пяти-шестигранную или более неправильную форму (рис. 2). Обычно сложены веерообразно расходящимися удлиненными элементами второго порядка. Кальцитовые призмы развиты у Pterioidea, Mytiloidea, Pinnoidea, Ostreoidea, а арагонитовые – у Unionoidea, Trigonioidea, Pandoroidea, Pholado-myioidea, Pogyomyoidea и у некоторых гетеродонтных моллюсков (Taylor et al., 1969).

Подразделяется, согласно Дж. Картеру (Carter, 1990, p. 610) на:

– *правильную простую призматическую*, кальцитовую или арагонитовую, сложенную из более или менее правильных равновеликих призм, полигональных в поперечном сечении (рис. 2);

– *асимметрично-призматическую*, арагонитовую, составленную из уплощенных призм с чередованием направления уплощенности в соседних рядах призм;

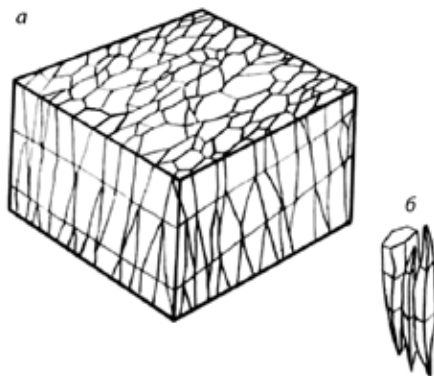


Рис. 2. Простая призматическая структура: *a* – блок-диаграмма участка раковины; *б* – отдельные призмы со слоями роста.

– *радиально удлиненную простую призматическую*, арагонитовую, сложенную из заметно сплюснутых в радиальном направлении призм первого порядка;

– *дранковидную простую призматическую*, кальцитовую, составленную из неправильных широких удлиненных призм;

– *неправильную простую призматическую*, кальцитовую или арагонитовую, с неправильными призмами, резко варьирующими по форме и толщине;

– *блоковую призматическую*, арагонитовую, сложенную по вертикали из неправильных, более или менее равноразмерных блоков;

– *мозаично-призматическую*, кальцитовую, сходную с правильной простой призматической, но призмы короткие.

2. Фиброидно-призматическая, сходная с простой призматической, но призмы значительно тоньше и длиннее: они могут иметь сечение 0.5–1.5 мкм, часто наклонены к макушке (рис. 3), могут быть собраны в пучки. У наружной поверхности может присутствовать тонкий призматический подслои (мозаикостракум у некоторых люцинид).

3. Игольчато-призматическая (Acicular prismatic или Spherulitic prismatic – по Carter, 1980; Carter et al., 1990). Может иметь несколько разновидностей:

– *с мегапризмами*: мелкие игольчатые призмы второго порядка собраны в крупные мегапризмы, направленные к наружной поверхности (некоторые Lucinidae, Mactridae) (рис. 4);

– *мегапризмы отсутствуют*. Игольчатые призмы ориентированы вертикально или наклонно в сторону макушки, иногда собраны в пучки (некоторые Psammobiidae).

4. Сложная призматическая. Призмы первого порядка многогранные, составленные из игольчатых призм второго порядка, веерообразно расходящихся от центра призмы, направлены к наружной поверхности и наклонно

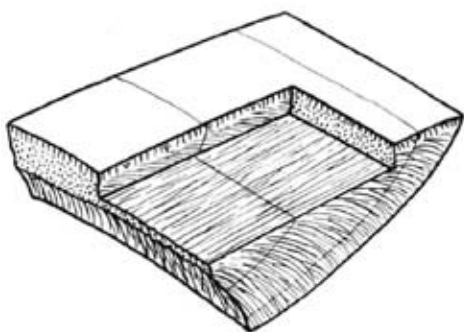


Рис. 3. Блок-диаграмма фиброидно-призматической структуры у люцинид.

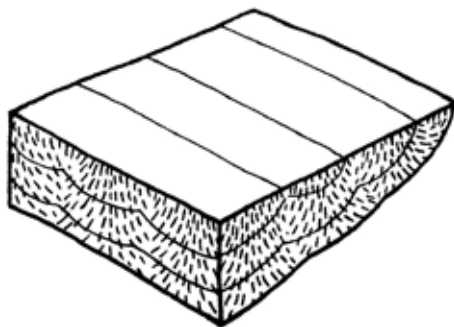


Рис. 4. Блок-диаграмма игольчато-призматической скульптуры с мегапризмами.

нены в сторону макушки (рис. 5). Призмы могут быть мелкими, правильными (некоторые *Veneridae*), более крупными (сечением 10–20 до 50 мкм), варьирующими по толщине и форме поперечного сечения, составленными из длинных игольчатых призм второго порядка (некоторые *Anadara*) или мелкими (1–4 мкм), субквадратного или более неправильного сечения, сложенными мелкими игольчатыми элементами (некоторые *Cardiidae*, *Tellinidae*). В классификации микроструктур Дж. Картера и др. (Carter et al., 1990) последнему типу, вероятно, отвечает вертикальная не зубчатая составная призматическая (*Vertical non-denticular composite prismatic*).

5. Составная призматическая построена мегапризмами, в свою очередь образованными тонкими игольчатыми более мелкими призмами второго порядка, веерообразно расходящимися от середины слоя к его краям (рис. 6). Всегда слагает наружный слой раковины. Мегапризмы обычно направлены от макушки к краям, где происходит рост раковины. Мелкие призмы второго порядка округлого или многоугольного сечения, диаметр их уменьшается от края к центру мегапризм и составляет 1–5 мкм, но часто и того меньше. Мегапризмы могут отсутствовать, тогда наружный слой образован тонкими призмами второго порядка, имеющими перистое расположение (некоторые *Lucinidae*, *Veneridae*, *Donacidae* – Böggild, 1930, Taylor et al., 1969, Carter, 1980, Попов, 1992).

– *Зубчатая составная призматическая*. Мегапризмы отвечают за зубчатость края раковины и составлены мелкими игольчатыми призмами. На наружной поверхности мегапризм отвечает очень тонкая радиальная струйчатость (некоторые *Nuculidae*).

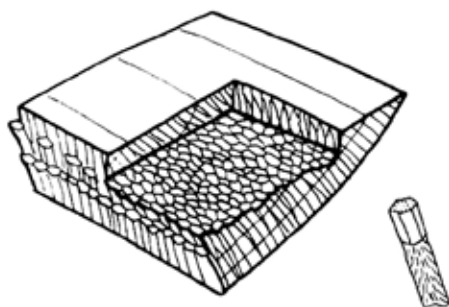


Рис. 5. Блок-диаграмма сложной призматической структуры, справа показано строение отдельной призмы.

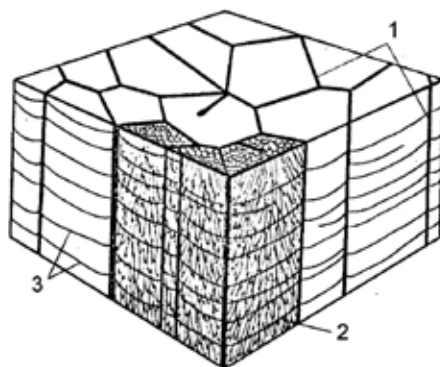


Рис. 6. Блок-диаграмма составной призматической структуры арагонитового состава (*Unio pictorum*): 1 – межпризматические конхиолиновые стенки; 2 – дивергирующие элементы; 3 – концентрические линии нарастания.

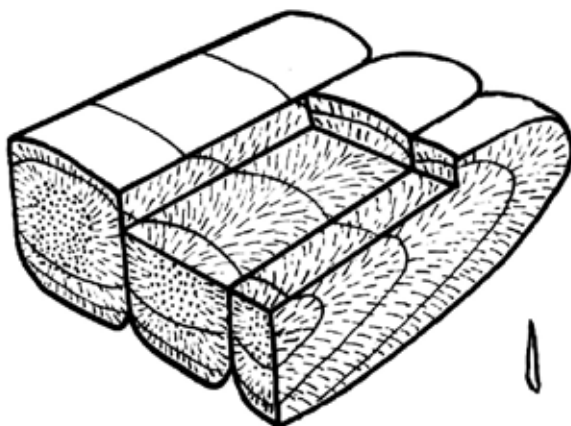


Рис. 7. Блок-диаграмма фиброидной структуры с мегапризмами.

– *Фиброидная с мегапризмами*. Мегапризмы составлены тонкими фиброидными призмами (некоторые *Cardiidae*, *Tellinidae*) (рис. 7).

– *Фиброидная без мегапризм* (рис. 8). Призмы второго порядка расходятся от середины слоя, либо дивергируют от верхней части наружного слоя (некоторые *Cardiidae*, *Tellinidae*, *Lucinidae*, *Donacidae*). В классификации Дж. Картера и др. (Carter et al., 1990) последней разновидности отвечает «наклонная не зубчатая составная призматическая» (*reclined nondenticular composite prismatic*).

6. Сложная составная призматическая. Сходна с составной призматической, но отличается тем, что мелкие элементы второго порядка собраны в веерообразно расходящиеся призмы первого порядка, которые в свою очередь могут быть собраны в мегапризмы:

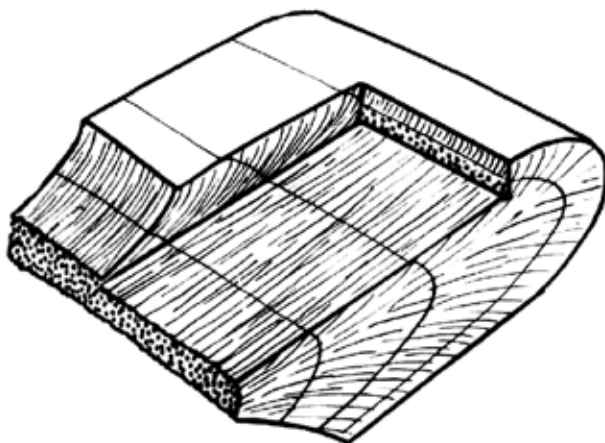


Рис. 8. Блок-диаграмма фиброидной структуры без мегапризм.

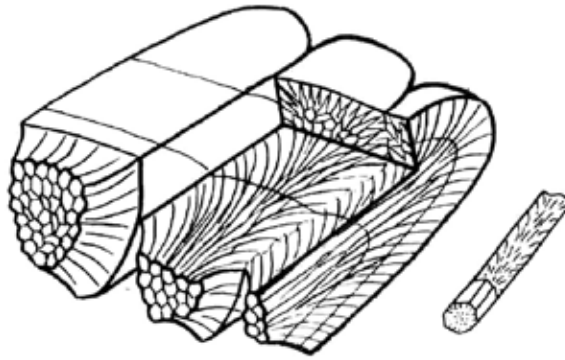


Рис. 9. Блок-диаграмма сложной составной призматической структуры с мегапризмами (*Donax trunculus*).

– с мегапризмами, которые отвечают струйчатости поверхности и мелкой зазубренности наружного края, составлены сложными призмами первого порядка, в свою очередь построенными из мелких игольчатых призм (некоторые Donacidae, рис. 9);

– мегапризмы отсутствуют. Правильные, сложные призмы сечением 7–25 мкм расходятся от верхней части или середины слоя;

– с пластинами: призмы первого порядка сливаются, образуя вертикальные, радиально расположенные пластины, шириной 10–20 до 50 мкм (некоторые Veneridae, см. рис. 16);

– неправильные: призмы первого порядка могут быть неправильными, значительно меняющимися по толщине (редкие Veneridae, некоторые Tellinidae).

7. Перламутровая структура (Nacreous) специфична для моллюсков, построена из листочков арагонита, ориентированных параллельно поверхности раковины. В плане такие таблички имеют форму шестигранника, реже квадрата, ромба или имеют неправильное очертание. Известковые пластинки заключены в органическую матрицу, в которой различают межпластинчатую матрицу, отделяющую один слой табличек от другого, и межкристаллическую, разделяющую пластинки одного слоя.

– *Слоистый перламутр*. Таблички расположены правильными слоями, параллельными поверхности раковины (рис. 10). У двустворчатых моллюсков, в отличие от гастропод и головоногих моллюсков, в радиальном сечении пластинки образуют как бы кирпичную кладку, так как отдельные листочки располагаются не один под другим, а с некоторым смещением. Перламутр такой текстуры характерен для внутреннего слоя многих надсемейств двустворок: (Nuculoidea, Pinnoidea, Unionoidea, Pholadomyoidea, Pandoroidea),

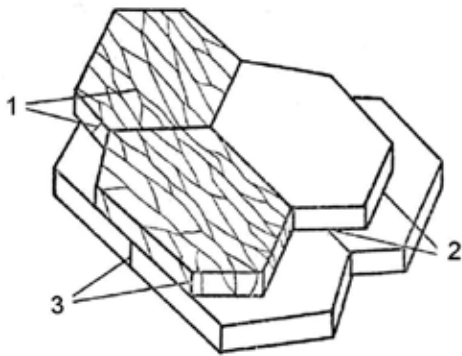


Рис. 10. Блок-диаграмма перламутровой структуры для слоистого перламутра: 1 – внутрикристаллическая органическая матрица; 2 – межпластинчатая матрица; 3 – межкристаллическая матрица.

и Pandoroidea (Taylor et al., 1969). Нередко обе разновидности перламутровой структуры представлены в одной раковине: слоистый перламутр чаще присутствует во внутреннем слое, а линзовидный – в среднем.

– *Штабелевидный перламутр*. Дж. Картер и др. (Carter et al., 1990) выделяют еще один тип – (row stack nacreous), где в сечении, перпендикулярном осям удлинения табличек, перламутр выглядит как столбчатый, но в вертикальном сечении параллельном этой оси сходен с видом кирпичной кладки.

8. Листоватая структура. Близка по строению к перламутру, но сложена кальцитовыми листочками. Отдельные листочки имеют гексагональную форму и располагаются не параллельно поверхности роста, а немного косо, так что пластинки предыдущего слоя частично перекрываются пластинками последующего слоя наподобие

а у Mytiloidea и Pterioidea слагает как внутренний так и средний слои раковины (Taylor et al., 1969).

– *Столбчатый или линзовидный перламутр*. Во всех сечениях видны вертикальные колонки табличек, расположенных одна над другой. Высота такого штабеля пластинок достигает 20-30 мкм. В средней части они примерно одинаковые, а к краям размер табличек обычно уменьшается, и тогда форма колонны приближается к линзовидной. Перламутр этой текстуры обычно развит в среднем слое раковины и встречается у Nuculoidea, Trignoidea

дранки (рис. 11). Внутри одного прослоя одновременно образовавшихся пластинок направление их длинных осей остается параллельным друг другу, но в других участках оно может изменяться, из-за чего общий вид листоватой структуры в радиальном срезе дает довольно неправильную картину. Листочки могут располагаться параллельно внутренней поверхности раковины, либо быть косо наклонены к ней и даже сто-

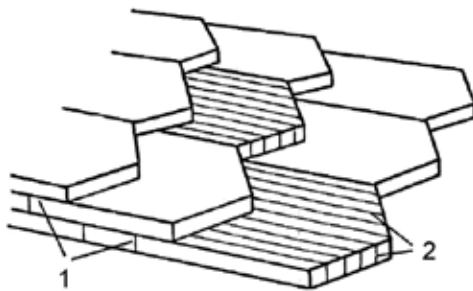


Рис. 11. Блок-диаграмма правильной листоватой структуры: а – межкристаллическая матрица; б – внутрикристаллическая матрица.

ять почти вертикально. Часто наблюдается чередование направлений внутри одного слоя, из-за чего образуются зигзагообразные структуры (Ostreoidea, Pectinoidea). Толстая межпластинчатая матрица, характерная для перламутра, здесь отсутствует, и каждый листочек заключен в чехол межкристаллической матрицы. Размеры листочков могут сильно варьировать: длина достигает 10–15 мкм, ширина 3–5 мкм, толщина 0.2–0.5 мкм. Листоватая структура характерна для кальцитовых раковин Ostreoidea, Pectinoidea, Anomioidea, Limoidea (Taylor et al., 1969; Carter, 1990).

Дж. Картер с соавторами (Carter, 1990) различают:

- *правильную листоватую* (regular foliated);
- *полу-листоватую* (semi-foliated) структуры; последняя отличается более неправильными листочками.

9. Перекрещенно-пластинчатая наиболее сложная и совершенная структура, широко распространенная у двустворок и гастропод. Всегда сложена арагонитом и составлена пластинами нескольких порядков, в соседних пластинах первого порядка пластины второго порядка ориентированы в противоположных направлениях (рис. 12). Крупные пластины обычно направлены перпендикулярно поверхности раковины и в плане вытянуты вдоль линий нарастания. Однако при наличии радиальной ребристости пластины более сложно изогнуты, оставаясь перпендикулярными фронту роста у края раковины. Внутри пластины первого порядка ориентировка пластин второго порядка меняется таким образом, что в любом сечении они остаются скрещенными (наружный и средний слои Arcidae, Limopsidae, Glycimeridae, Carditidae, Lucinidae, Cardiidae, большинства Veneridae, Tellinidae, Donacidae и др.).

Среди перекрещенно-пластинчатых типов структуры Дж. Картер (Carter, 1990) различает:

– *простую* (simple crossed-lamellar), в которой элементами второго порядка являются более или менее правильные пластины;

– *«палочковидную»* (rod-type crossed-lamellar), где структурами второго порядка являются короткие овальные или прямоугольные удлиненные элементы;

– *скрещенно-листоватую* (crossed foliated), составленную из блоков листочков кальцита с правильно чередующейся ориентировкой;

– *скрещенно-полулистоватую* (crossed semi-foliated) то же, но с хуже сформированными элементами второго порядка.

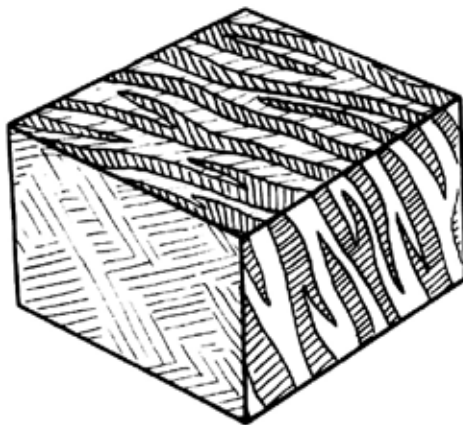


Рис. 12. Блок-диаграмма простой перекрещенно-пластинчатой структуры.

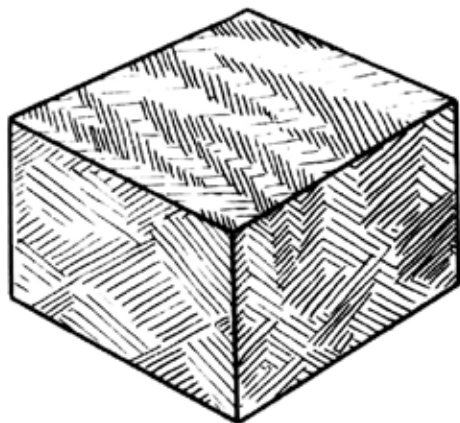


Рис. 13. Блок-диаграмма сложной перекрещенно-пластинчатой структуры с блоковой текстурой.

– *конусная*; пластины формируют вертикальные столбы конусов, вложенных друг в друга (структуру cone-in-cone) (рис. 14);

– *мелкая сложная перекрещенно-пластинчатая*; Дж. Картер (Carter, 1990) выделяет эту разновидность (fine complex crossed-lamellar), составленную мелкими блоками, состоящими всего из нескольких пластин второго порядка.

11. Гомогенная структура, сложена арагонитом и составлена из мелких гранул со сходной оптической ориентировкой. Отдельные гранулы имеют

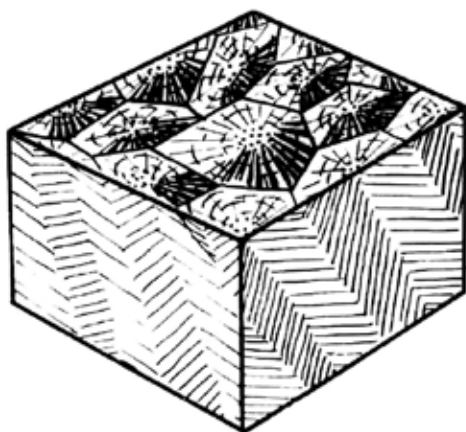


Рис. 14. Блок-диаграмма сложной перекрещенно-пластинчатой структуры с конусной текстурой.

10. Сложная перекрещенно-пластинчатая. Составлена теми же пластинами второго порядка, что и предыдущая, но с тремя или более направлениями ориентировки структурных элементов. Формирует обычно внутренний слой тех таксонов, для которых характерна перекрещенно-пластинчатая структура (арциды, люциниды, теллиниды, кардииды и др.). При этом различаются:

– *неправильная (блоковая)*; неправильные блоки пластин чередуются с блоками с иной или противоположной ориентировкой пластин (рис. 13);

удлиненную, линзовидную или неправильную форму и заключены в органические чехлы, их размеры очень изменчивы. Гранулы обычно ложатся параллельно линиям роста, поэтому во внутреннем слое они ориентированы горизонтально, а в наружном могут располагаться косо или вертикально, параллельно фронту роста.

– *Гранулярная* – сложена мелкими гранулами размером 0.3–4.0 мкм.

– *Скрещенно-игольчатая* – сложена удлиненными кристаллитами, размером 0.2–0.3 x

5–10 мкм в каждом сечении вытянутыми в двух или более основных направлениях (иногда дает постепенный переход к перекрещенно-пластинчатым структурам) (некоторые венериды, теллиниды, донациды).

– Неправильная – составлена из элементов сложной неправильной формы размером 0.5–3.0 мкм (некоторые венериды, теллиниды, донациды и др.).

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ОСОБЕННОСТЕЙ МИКРОСТРУКТУРЫ ДЛЯ ЦЕЛЕЙ СИСТЕМАТИКИ

В ископаемом состоянии вещество раковины как кальцитового, так и арагонитового состава сохраняется довольно долго благодаря защитному действию конхиолиновых чехлов. Первичный состав и строение скелета нередко сохраняются неизменными у кайнозойских и мезозойских форм, а иногда не перекристаллизованные раковины обнаруживают и в палеозойских отложениях. Однако часто арагонит переходит в более устойчивый кальцит или может замещаться другими минералами. Но и в таких случаях реликты первичной структуры часто сохраняются в некоторых участках раковины или гнездах (Carter, 1990).

Признаки микроструктуры, которые удается использовать в качестве характерных для определенных таксономических групп, чаще всего связаны со строением наружного слоя. По-видимому, это определяется особенностями онтогенетического развития структуры: наружный слой, позже появляющийся в онтогенезе, легче изменяется при филогенетических перестройках.

Характер микроструктуры среднего и внутреннего слоев раковины обычно более стабилен, а наблюдаемые различия в строении этих слоев (переход перекрещенно-пластинчатых структур в гомогенные, текстурные различия сложной перекрещенно-пластинчатой структуры) часто не могут служить таксономическими признаками, так как встречаются вместе у разных экземпляров одного вида или замещают друг друга внутри одной раковины.

Даже в тех случаях, когда набор структур у разных таксонов оказывается одинаковым, они могут существенно отличаться пространственной ориентировкой элементов. Для примера кратко рассмотрим строение раковины трех семейств:

Arcidae. Представители всего надсемейства Arcasea характеризуются довольно стабильным строением раковины, в основном сложенной лишь двумя типами микроструктуры – перекрещено-пластинчатой структурой наружного и среднего слоев и сложной перекрещено-пластинчатой – внутреннего. Такое строение очень широко распространено среди разных не родственных групп двустворок. При этом ориентировка пластин первого порядка в наружном слое у изученных представителей семейства сильно

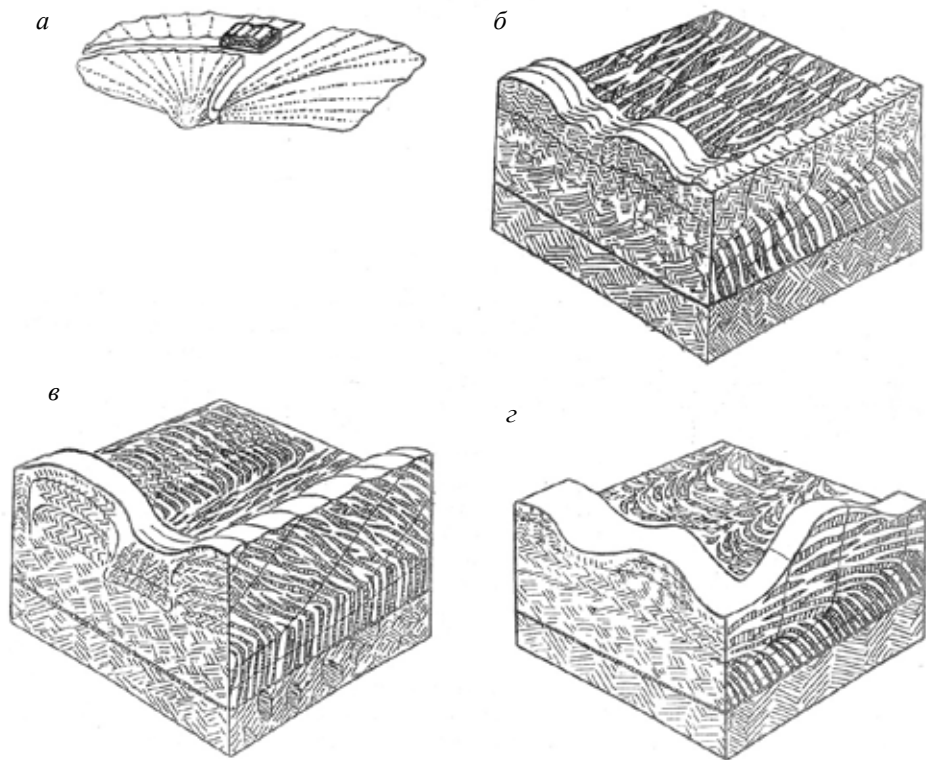


Рис. 15. Строение раковины у представителей надсемейства Arcidae: *a* – схема ориентировки основных срезов раковины и расположения участка, показанного на блок-диаграммах; *б* – блок-диаграмма участка раковины *Arca* и *Barbatia*; *в* – блок-диаграмма участка раковины *Anadara* и *Trisidos*; *z* – блок-диаграмма участка раковины *Acar*.

варьирует, формируя наружную скульптуру (рис. 15), и эти различия также могут служить важными признаками для различения таксонов. Так, у представителей родов *Arca* и *Barbatia* пластины первого порядка наружного слоя как в ребрах, так и в межреберных промежутках имеют радиальную ориентировку (рис. 15,б). У *Anadara* и *Trisidos* те же пластины радиально направлены только в межреберных промежутках, а в ребрах ориентированы концентрически и наклонены к макушке (рис. 15,в). У представителей рода *Acar* напротив, ориентировка, близкая к радиальной наблюдается в ребрах, а в межреберных промежутках пластины ложатся почти горизонтально, параллельно поверхности раковины (рис. 15,з).

Cardiidae. По строению раковины, и в первую очередь ее наружного слоя кардииды, четко подразделяются на четыре группы (рис. 16). Наиболее простым строением характеризуется большая группа тепловодных родов (*Cardium*, *Bucardium*, *Europ-cardium*, *Trachycardium*, *Acrosterigma*, *Mexicardia*, *Phlogocardia*, *Laevicardium* и *Papyridea*). Вторично, в результате редукции наружного слоя, к такому же строению приходят неогеновые

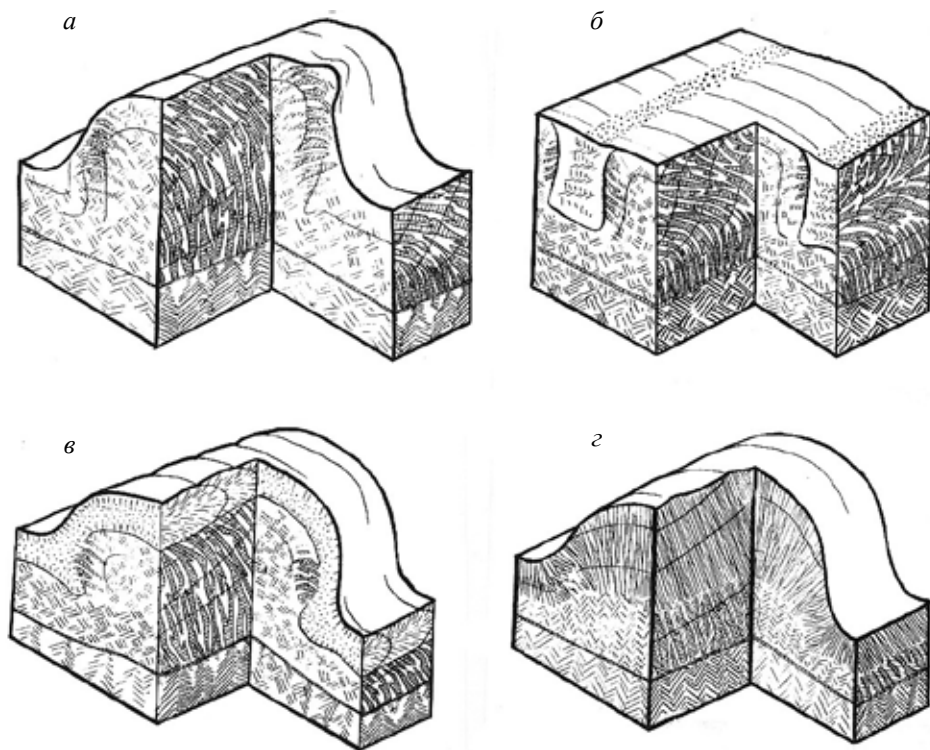


Рис. 16. Строение раковины у представителей семейства Cardiidae: *а* – блок-диаграмма участка раковины у представителей подсемейств *Cardiinae* и *Lymnocardiinae*; *б* – блок-диаграмма участка раковины представителей родов *Nemocardium* и *Pratulum*; *в* – блок-диаграмма участка раковины *Fraginae* (*Cerastoderma*); *г* – блок-диаграмма участка раковины рода *Clinocardium*.

солоноватоводные кардииды бассейнов Паратетиса, объединяемые в подсемейство *Lymnocardiinae*,

У представителей родов *Nemocardium* и *Pratulum* раковина сложена теми же типами микроструктуры, но перекрещенно-пластинчатая структура формирует два слоя – наружный и средний, отличающиеся ориентировкой пластин. В среднем слое пластины имеют обычное концентрическое расположение, тогда как в наружном они ложатся почти горизонтально в структуре ребер, а в межреберных промежутках веерообразно расходятся от середины слоя (рис. 16,б).

Третья большая группа кардиид включает представителей тропических родов (*Fragum*, *Corculum*, *Trigoniocardia*) и родов тетисного происхождения (*Acanthocardia*, *Parvicardium*, *Plagiocardium*, *Loxocardium*, *Orthocardium* и *Cerastoderma*). Раковина у них также трехслойная, но наружный слой имеет составную призматическую структуру и составлен тонкими фиброидными призмами, расходящимися веерообразно от середины слоя (рис. 10,в). Иногда (у *Acanthocardia*) эти фиброидные призмы образуют элементы

высшего порядка – мегапризмы, лежащие горизонтально. У некоторых *Acanthocardia* и *Cerastoderma* во внешней части этого слоя имеется еще дополнительный прослой перекрещенно-пластинчатой структуры.

Наконец, северотихоокеанские и арктические кардииды родов *Clinocardium* и *Serripes* отличаются своеобразным строением с мощным наружным слоем фиброидно-призматической структуры. Призмы ориентированы перпендикулярно наружной поверхности, слегка наклонены к макушке, прямые или изогнутые в структуре ребра. Они имеют субквадратное или более неправильное сечение и при максимальных увеличениях иногда видно, что они составлены из более мелких элементов, направленных к середине призмы. Иногда в той же раковине элементы, составляющие призмы, не видны, и призмы кажутся цельными. Пластины среднего слоя часто плохо сформированные, неясные.

Проведенная ревизия этого семейства показала, что рассмотренные группы являются естественными и их можно рассматривать в ранге подсемейств (*Cardiinae*, *Protocardiinae*, *Fraginae* и *Clinocardiinae*). Такая группировка родов подтвердилась и при изучении анатомии кардиид (данные Я.И. Старобогатова).

Tellinidae. Раковина всех изученных теллинид имеет три основных слоя, часто с дополнительными подслоями (рис. 17), строение которых варьирует даже внутри родов. Внутренний слой под оптическим микроскопом обычно выглядит гомогенным, а под электронным оказывается неправильно гранулярным, реже скрещенно-игольчатым. Часто во внутреннем слое присутствуют прослои неправильной призматической структуры.

Средний слой у большинства изученных видов имеет два подслоя: нижний гомогенный и верхний – перекрещенно-пластинчатый, причем пластины обычно неправильные, короткие, не всегда четко различимы.

Наружный слой обычно тонкий и чаще всего составлен фиброидными призмами, наклоненными в сторону макушки (рис. 17,б). При максимальных увеличениях иногда видно, что фиброидные призмы могут иметь сложное строение. У *Peronidia planata* они построены из коротких элементов, сходящихся к центру призмы, у других видов – образованы из поперечных элементов. Такое строение характерно для большинства изученных видов теллинид средиземноморской области. Среди них некоторые отличия наблюдаются у *Angulus tenuis* и *A. nysti*, у которых мелкие призмы наружного слоя собраны в мегапризмы. У последнего вида, кроме того, отсутствует гомогенная структура: средний слой перекрещенно-пластинчатый, внутренний сложный перекрещенно-пластинчатый с прослоями призм (рис. 17,в). У видов рода *Arcopagia* и у *Moerella donacina* наружный слой более мощный, и у последнего вида призмы расходятся не от верхней части слоя, а от его середины.

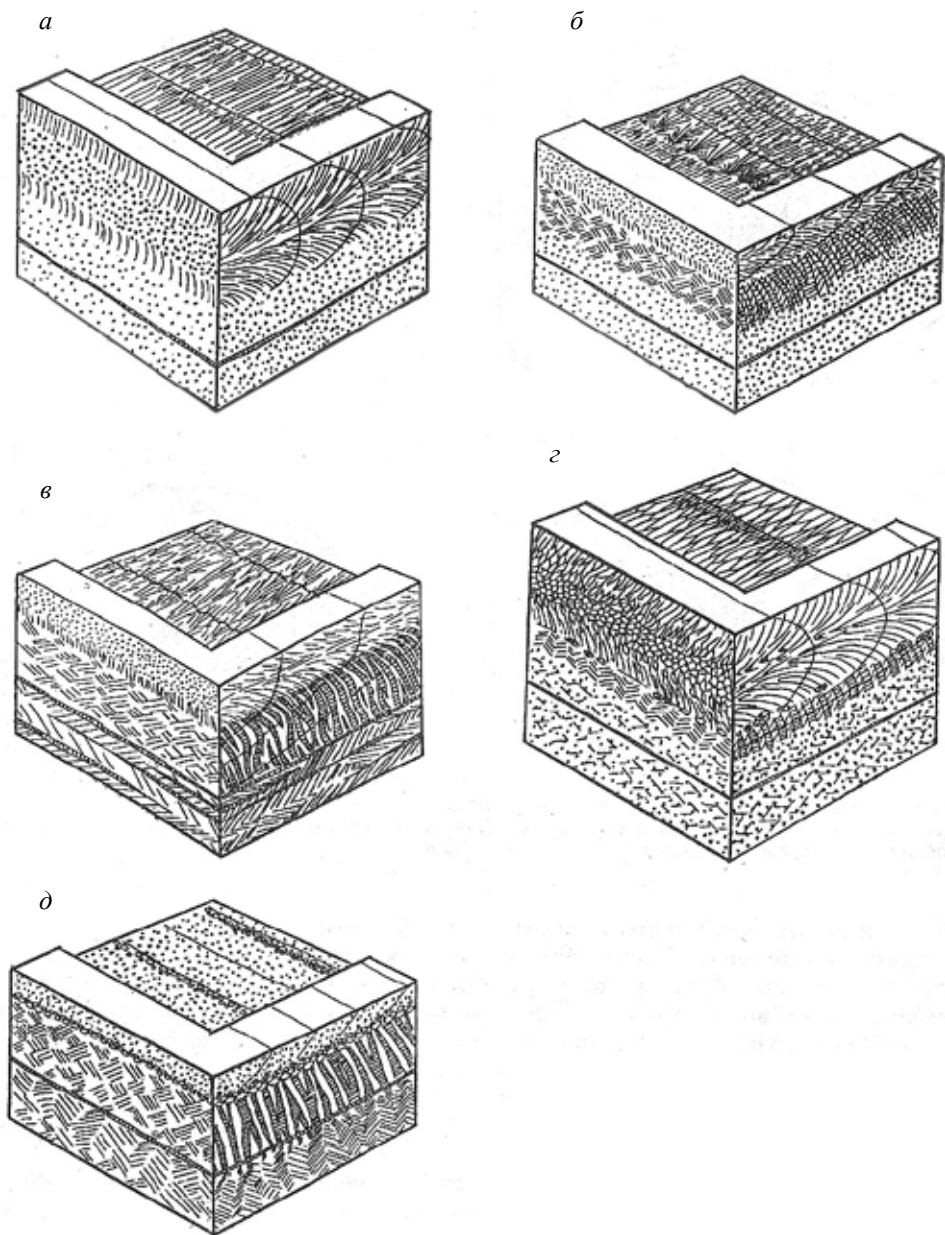


Рис. 17. Строение раковины у представителей семейства Tellinidae: а – блок-диаграмма участка раковины *Tellina radiata*; б – блок-диаграмма участка раковины представителей родов *Angulus*, *Moerella*, *Peronidia*, *Quidipagus*; в – блок-диаграмма участка раковины *Angulus nysti*; г – блок-диаграмма участка раковины *Megaxinus*; д – блок-диаграмма участка раковины *Macoma*.

Микроструктурные отличия теллинид из других зоогеографических областей еще более значительны. Так, центральноамериканский вид *Tellina radiata* отличается отсутствием перекрещено-пластинчатой структуры и мощным наружным наружным слоем составной призматической структуры фиброидной без мегапризм, с тонкими фиброидными призмами, веерообразно расходящимися от середины слоя (рис. 17,а). У дальневосточных видов, выделенных в род *Megangulus* Afshar, 1969 (*M. venulosa*, *M. lutea*) мощный наружный слой сложной составной призматической структуры сложен неправильными веерообразно расположенными призмами первого порядка без мегапризм (рис. 17,з).

Все изученные представители рода *Macoma* (подсемейство Macominae) отличаются от описанных выше теллинид отсутствием гомогенной структуры. Средний слой у них – перекрещено-пластинчатый с радиально ориентированными хорошо сформированными пластинами, внутренний – сложный перекрещено-пластинчатый блоковой текстуры, иногда с прослоями призм. Наружный, если отличается по структуре от среднего, тонкий и сложен округлыми сферулитами, очень мелкими у наружной поверхности и более крупными внизу у границы со средним слоем.

При таком разнообразии наблюдаемых структур 45 изученных раковин 28 видов и 16 родов явно недостаточны, чтобы реально оценить возможности использования признаков микроструктуры и их значения для уточнения системы теллинаций.

Более подробно строение этих и других групп моллюсков рассматривалось в специальных работах (Bögglid, 1930; Taylor et al., 1969; Попов, 1977, 1986, 1992; Carter, 1980, 1990 и др.).

Можно заключить, что среди двустворчатых моллюсков более древние, примитивные группы отличаются более стабильным строением раковины. Так, большинство палеотаксондных моллюсков, почти все арциды, глицимериды, кардитиды имеют сходную микроструктуру. Отличия наблюдаются лишь в относительном развитии слоев, рисунке внутренней ребристости, прослеживаемых на срезах раковины. Люциниды – наиболее древние из гетеродонтных моллюсков – также характеризуются относительно небольшими вариациями структуры (за исключением нескольких отличающихся групп – *Anodontia*, *Linga* и *Lucinoma*). У кардиид наблюдается несколько характерных типов микроструктуры, которые хорошо укладываются в рамки представлений об их системе. Наиболее разнообразное строение имеют эволюционно молодые, процветающие ныне группы двустворчатых моллюсков – венероидеи и теллиноидеи. Раковина представителей этих групп нередко построена 4–5 типами микроструктуры, варьирование которых иногда наблюдается внутри родов и даже видов.

Работа выполнена при поддержке Программы Президиума РАН «Проблемы происхождения жизни и становления биосферы».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Золотарев В.Н.* 1989. Склеро-хронология морских двустворчатых моллюсков. Киев: Наукова думка. 112 с.
- Попов С.В.* 1977. Микроструктура раковины и систематика кардиид // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 153. 124 с.
- Попов С.В.* 1983. Позднекайнозойские и современные двустворчатые моллюски семейства Carditidae СССР // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 203. 120 с.
- Попов С.В.* 1986. Микроструктура раковин двустворчатых моллюсков семейства Veneridae / Палеоген-неогеновые двуств. молл. Дальнего Вост. и Вост. Паратетиса. Ред. А.И. Кафанов. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 47–64, 116–117.
- Попов С.В.* 1992. Микроструктура раковины некоторых групп двустворчатых моллюсков // Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 245. 46 с.
- Bandel K.* 1990. Shell structure of the Gastropoda excluding Archaeogastropoda / Ed. J.G. Carter. Skeletal biomineralization: patterns, processes and evolutionary trends. V. 1. N.-Y.: Van nostrand Reinhold. P. 117–136.
- Böggli O.B.* 1930. The shell structure of the mollusks // Kgl. danske vid. seleskal. Skr. Ser. 9. V. 2. № 2. P. 232–325.
- Carter J.G.* 1980. Guide to bivalve shell microstructures / Eds D.C. Rhoads, R.A. Lutz. Skeletal growth of aquatic organisms. N.Y.: Plenum. Pt B. P. 645–670.
- Carter J.G.* 1990. Evolutionary significance of shell microstructure in the Palaeotaxodonta, Pteriomorpha and Isofilibranchia (Bivalvia: Mollusca) // Ed. J.G. Carter Skeletal biomineralization: patterns, processes and evolutionary trends. V. 1. N.-Y.: Van nostrand Reinhold. P. 135–296.
- Hall C.A., Dollase W.A., Corbató C.E.* 1974. Shell growth in *Tivela stultorum* (Mawe, 1823) and *Callista chione* (Linnaeus, 1758) (Bivalvia): annual periodicity, latitudinal differences, and diminution with age // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. V. 15. № 1. P. 33–61.
- Popov S.V.* Composite prismatic structure in bivalve shell // Acta paleontol. Polon. 1986. V. 31. № 1–2. P. 3–26.
- Taylor J.D., Kennedy W.J., Hall A.* 1969. The shell structure and mineralogy of the Bivalvia: introduction. Nuculacea-Trigonacea // Bull. Brit. mus. natur. hist. Zool. suppl. № 3. P. 1–125.
- Yonge C.M.* 1969. Functional morphology and evolution within the Carditacea (Bivalvia) // Proc. malacol. soc. London. V. 38. P. 493–527.

FORMATION OF BIVALVIA SHELLS AND THEIR MICROSTRUCTURE

S.V. Popov

The anatomic structure of a bivalve mantle, responsible for growing of a carbonate shell, ontogenic features of growth, formation of rhythmical and casual layers are described. Different types of microstructure, observed at optical and electronic magnifications, are illustrated by block - diagrams. Based on the material from different systematic groups of Bivalvia, possibilities of microstructure variations for taxonomic tasks are discussed.

Key words: Bivalvia, structure of a shell, types of a microstructure, ontogenetic variations.