

УДК 594.1(265.54)

А.Б. Олифиренко

**ОСОБЕННОСТИ ВНУТРЕННЕГО СТРОЕНИЯ РАКОВИНЫ,
РЕГИСТРИРУЮЩИЕ СТРУКТУРЫ И ЭКСПРЕСС-МЕТОДИКА
ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВОЗРАСТА АНАДАРЫ *ANADARA BROUGHTONI*
(BIVALVIA, ARCIDAE)**

Приводятся данные о внутренней структуре раковины двустворчатого моллюска *Anadara broughtoni*, полученные в результате анализа ацетатных реплик и электронных микрофотографий спилов различных участков створки. Описаны структурные регистрирующие элементы во всех основных слоях раковины. Показано, что несоответствие данных разных авторов в описании структурного состава и регистрирующих элементов обусловлено онтогенетической изменчивостью характера роста. Отмечено, что лигаментные борозды у анадары формируются с определенной многолетней периодичностью и могут быть использованы для определения возраста этого моллюска в качестве экспресс-методики.

Olifirenko A.B. Shell inner structure, recording elements, and express-method for dating the age of *Anadara broughtoni* (Bivalvia, Arcidae) // Izv. TINRO. — 2007. — Vol. 148. — P. 57–68.

Acetate imprints and scanning electron photomicrograms of various sections of the *Anadara broughtoni* valves are investigated. A thin prismatic upper sublayer of outer shell layer is found only in the patch of shell formed < 8 years ago. Hinge-teeth and hinge-plate layers that form a hinge plate are compound by different kinds of cross-lamellar structure. Year growth increments with different properties are exposed in all sections of shell, including the hinge plate. Annual marks in lower cross-lamellar sublayer of outer shell layer look like densenings of elementary increments pattern. There are no more than 190 elementary increments between adjacent annual marks. Chevron grooves on the ligamental plate of *A. broughtoni* are formed with a periodicity of several years. All specimens have the first ligamental groove. The second groove begins to form at 7 years old, the third — at 13 years old. Further, a new chevron groove forms every 5–6 years. Using the number of chevron grooves, any specimen can be attributed to definite age group that includes 5–6 annual generations.

Двустворчатый моллюск *Anadara broughtoni* (Schrenck, 1867) является одним из основных объектов прибрежного промысла у берегов южного Приморья. Рациональная эксплуатация поселений промысловых видов подразумевает знание прежде всего показателей биологической продуктивности, динамики смертности и пополнения, определение которых невозможно без данных о возрасте и росте. В настоящее время наиболее популярны методы определения индивидуального возраста моллюсков по периодическим регистрирующим элементам раковины, таким как кольца и слои роста. Однако данные методы не всегда отвечают потребностям и возможностям исследователей. Так, скульптурные методы для долгоживущих видов дают значительную ошибку (Золотарев, 1989). В частности, для анадары использование колец роста на поверхности раковины приемлемо лишь для особей не старше 8 лет. В более позднем

возрасте, а продолжительность жизни анадары в зал. Петра Великого может превышать 60 лет (Кирилюк, Олифиренко, 2001), кольца роста сближаются и становятся слабо различимы среди элементов концентрической скульптуры створки. С другой стороны, структурные методы весьма трудоемки и не могут быть использованы в полевых условиях для оперативного получения информации, что имеет большое значение при проведении мониторинговых работ. Кроме того, остается невыясненным вопрос о периодичности формирования отдельных регистрирующих элементов, решение которого невозможно без детального анализа раковинных структур.

Цель настоящей работы — идентификация раковинных структур и регистрирующих элементов на различных участках раковины анадары и разработка на основе этих данных экспресс-методики определения возраста, которая позволит вне лаборатории быстро определять возраст с точностью, достаточной для проведения мониторинга состояния поселений анадары.

Материалом для настоящей работы послужили раковины разновозрастных особей анадары из зал. Петра Великого (Японское море). Изучение микроструктуры раковины проводили по ацетатным репликам и с использованием электронной микроскопии. Методика изготовления ацетатных реплик принципиально не отличалась от той, что была описана ранее многими авторами (Panella, MacClintock, 1968; Садыхова, 1972; Золотарев, 1974, 1989). Створки раковины распиливали алмазной пилой в радиальном направлении — от макушки к нижнему краю раковины, перпендикулярно плоскости симметрии.

Также в различных участках створки были сделаны поперечные (в направлении от переднего к заднему краю) и тангенциальные (параллельные плоскости симметрии) спилы. Кроме того, были сделаны радиальные, поперечные, тангенциальные и косые (под углом к линии замка и под углом к поверхности замочной площадки) спилы замка.

Пришлифованные и отполированные плоскости спилов протравливали 5 %-ным раствором соляной кислоты в течение 20 с.

Ацетатные реплики изучали под микроскопом в косом проходящем свете при увеличении в 80 раз. Более подробное изучение раковинных структур проводилось с использованием сканирующего электронного микроскопа JEOL GSM-25SII. При этом пришлифованные и отполированные участки спилов раковины протравливались в 5 %-ном растворе соляной кислоты в течение 5 с. Для сканирования поверхности образцов использовалось напыление серебром. Техника сканирования сколов раковины, используемая многими авторами (Anderson, 1951; Bevelander, Nakahara, 1967; Nakahara, Bevelander, 1970; Neff, 1972; Bubel, 1973), не дала положительных результатов.

Индивидуальный возраст для выборки 201 экз. определяли традиционным способом по кольцам ежегодных задержек роста (для особей до 8 лет) и годовым слоям роста на радиальных спилах створок. Для наиболее старых особей при выявлении годовых слоев роста использовали метод ацетатных реплик.

Изучение ацетатных реплик и электронных микрофотографий с различных участков радиального, тангенциального, параллельного и других срезов створок анадары показало, что карбонатная составляющая раковины сложена двумя основными слоями — внутренним и наружным, — отделенными друг от друга тонкой прослойкой паллиального миоостракума, сложенного неправильной призматической структурой — по классификации С.В. Попова (Поров, 1986).

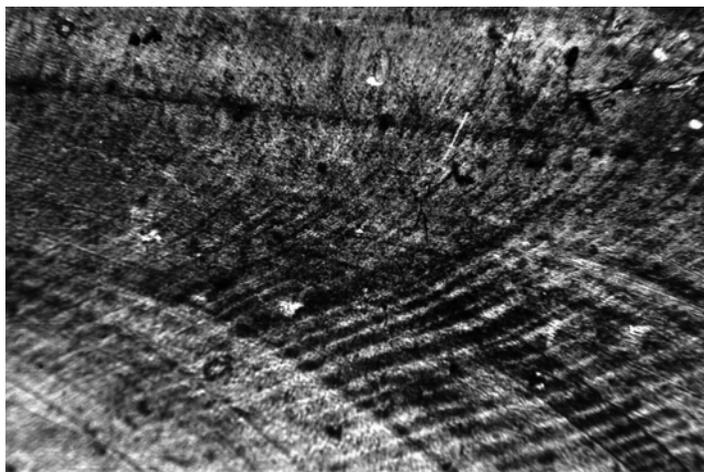
Внутренний сложный перекрещенно-пластинчатый слой створки присутствует исключительно проксимальнее паллиальной линии. Формируясь поверхностью наружного эпителия мантии в течение всей жизни особи, он увеличивается в толщину по мере приближения к макушке. У взрослых особей основная часть толщины створки в районе макушки сложена именно этим слоем.

Наружный основной карбонатный слой раковины анадары состоит из двух подслоев, сложенных различными типами структур. Верхний подслой наружного слоя представлен сложно-призматической структурой, которая откладывается наиболее активно в первые пять лет жизни моллюска, когда темп его роста максимален. На радиальных спилах створок видно, что в холодный период года, когда рост замедлен, толщина верхнего подслоя уменьшается, а нижнего — увеличивается. К 8 годам жизни моллюска, когда темп роста особи замедляется, нижний перекрещенно-пластинчатый подслой наружного слоя раковины полностью вытесняет верхний, и в карбонатной части раковины, образовавшейся после 8 лет жизни особи, сложно-призматическая структура полностью отсутствует. Нижний подслой наружного слоя раковины, сложенный перекрещенно-пластинчатой структурой, составляет основную массу створки анадары. С возрастом его толщина увеличивается из-за изменения угла отложения кристаллов карбоната кальция. У особей в возрасте более 8 лет коммаргинальная часть створки полностью сложена перекрещенно-пластинчатой структурой нижнего подслоя наружного слоя раковины.

Карбонатная часть замочной площадки с внутренней стороны покрыта сложным перекрещенно-пластинчатым слоем, являющимся продолжением внутреннего слоя раковины, который ограничивается паллиальной линией замка. Карбонатная часть замка, располагающаяся между лигаментом и внутренним слоем, сложена двумя слоями. Средний слой замка, называемый замочно-площадочным (hinge-plate) (Kobayashi, 1976), составлен перекрещенно-пластинчатой структурой и является продолжением нижнего подслоя наружного слоя раковины. Крупные агрегаты пластин первого порядка данного слоя в области замка слабо разветвлены и ориентированы параллельно внутренней поверхности замочной площадки таким образом, что как бы исходят от макушки створки, постепенно расширяясь по мере приближения к замочному краю (рис. 1). Данный слой слагает основную массу раковины в области замка, и его толщина в процессе роста постепенно увеличивается.

Рис. 1. Агрегаты пластин первого порядка в замочно-площадочном слое раковины анадары. Радиальный срез. Ацетатная реплика

Fig. 1. First-order elements in hinge-plate layer of anadara shell. Radial section. Acetate imprints



100 мкм

Наружный слой раковины в области замка, называемый замочно-зубным (hinge-teeth) (Kobayashi, 1976), как и средний, построен перекрещенно-пластинчатой структурой, но отличается от среднего тем, что в нем агрегаты пластин первого порядка имеют меньшие размеры, неправильную форму и ориентированы в разных направлениях относительно поверхности раковины. В результате тип структуры, слагающий замочно-зубной слой, скорее напоминает сложную перекрещенно-пластинчатую структуру, но, учитывая, что последняя определя-

ется как характерная исключительно для внутренних слоев раковин моллюсков (Taylor et al., 1969; Золотарев, 1989), в данном случае стоит говорить об особой разновидности перекрещенно-пластинчатой структуры.

Замочно-зубной слой формирует зубы замка раковины, а поскольку между зубами имеется некоторое пространство, он выглядит построенным двумя типами текстур, которые можно условно обозначить как зубную и межзубную. Агрегаты пластин первого порядка в перекрещенно-пластинчатой структуре этих текстур изогнуты в противоположных направлениях. В результате на тангенциальном срезе замка зубная и межзубная текстуры замочно-зубного слоя хорошо различаются не только по цвету, но и по плотности (рис. 2).

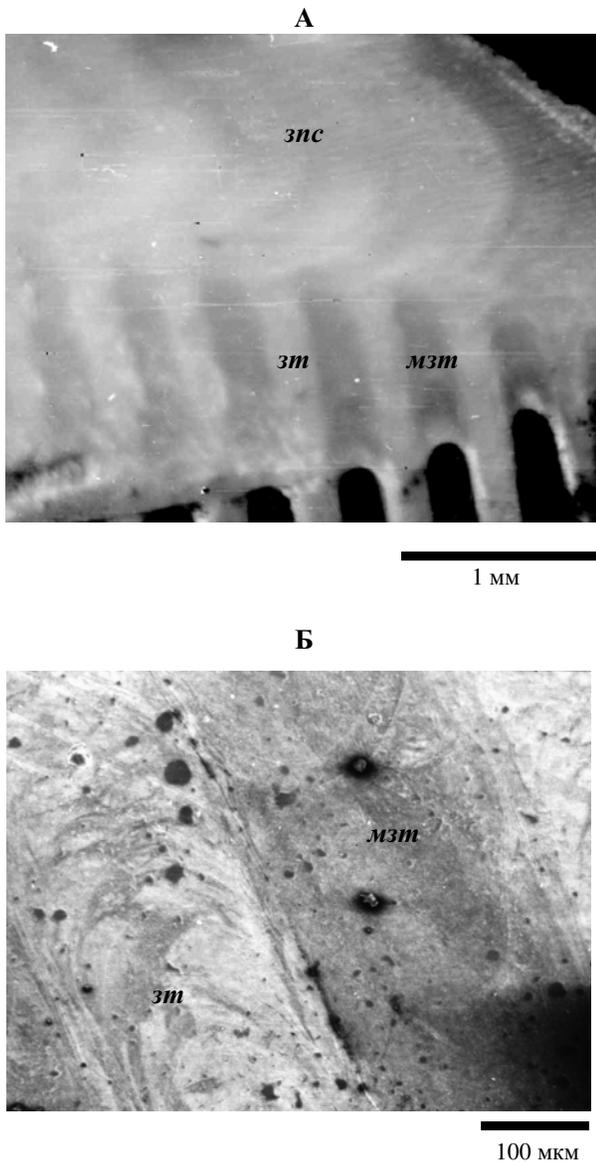


Рис. 2. Зубная (*зт*) и межзубная (*мзт*) текстуры зубного слоя: *зпс* — замочно-площадочный слой. Тангенциальный срез замка. **А** — макросъемка, **Б** — электронная микрофотография

Fig. 2. Teeth (*зт*) and inter-teeth (*мзт*) fabric of hinge-teeth layer: *зпс* — hinge-plate layer. Tangential section of hinge plate. **A** — microphotography, **B** — scanning electron microphotography

Верхний сложно-призматический подслой наружного слоя раковины не содержит сколько-нибудь явных слоев роста. В то же время в зимнее время года он прерывается, периодически заменяясь нижним подслоем наружного слоя раковины. В данном случае сама периодическая природа его встречаемости может быть использована для определения индивидуального возраста моллюска. В местах выхода нижнего подслоя на поверхности створки образуются годовичные кольца роста, подсчет которых является наиболее приемлемым методом определения индивидуального возраста моллюска в первые 8 лет жизни, поскольку до этого возраста они достаточно хорошо различимы невооруженным глазом, а их подсчет не требует изготовления спилов и вполне осуществим в полевых условиях.

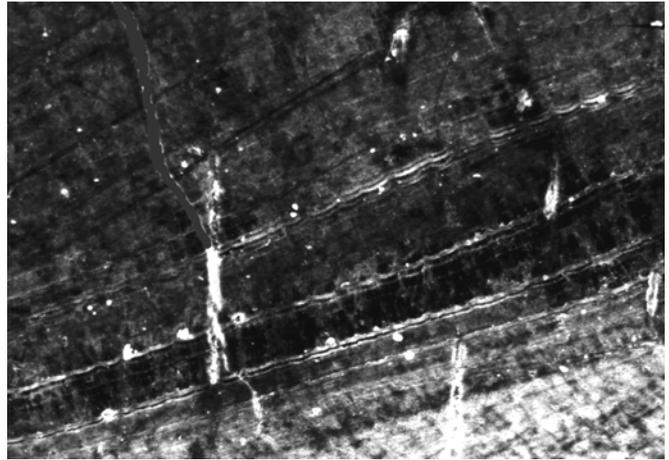
Регистрирующие элементы нижнего подслоя наружного слоя раковины анадары представлены разнообразными слоями роста, из которых наиболее отчетливыми являются годовые и элементарные.

Элементарные слои роста довольно хорошо различимы в перекрещенно-пластинчатой структуре нижнего подслоя за счет того, что обозначающие их линии нарастания располагаются поперек удлинённых направлений агрегатов пластин

первого порядка. Элементарные слои в раковине анадары представляют собой набор периодически чередующихся полос с различными свойствами. Каждый слой состоит из одной широкой полосы, составляющей основную часть его ширины и имеющей типичную для данного основного слоя раковины структуру карбонатного вещества, и одной узкой волнистой полосы, сопровождаемой полоской Бекке, которая обогащена органическим веществом и не обнаруживает в себе деталей перекрещенно-пластинчатой структуры (рис. 3).

Рис. 3. Элементарные слои роста в нижнем подслое наружного слоя. Радиальный срез. Электронная микрофотография

Fig. 3. Elementary growth increments in the lower sublayer of outer shell layer. Radial section. Scanning electron microphotography



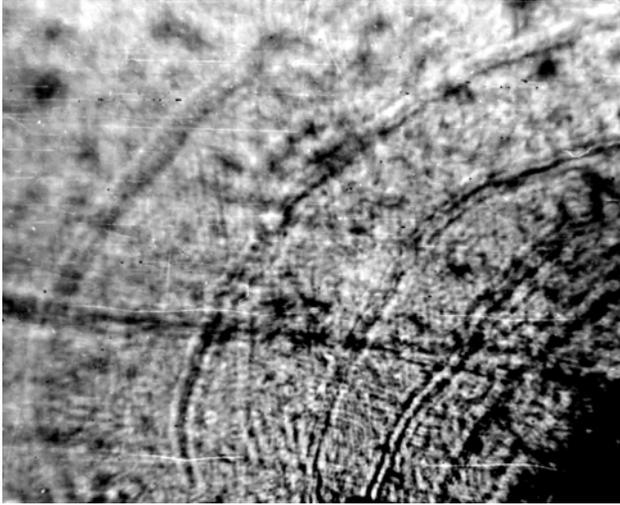
100 мкм

Годовые метки в нижнем подслое наружного основного слоя раковины выглядят как плотное сгущение элементарных слоев роста, обусловленное уменьшением ширины их основных полос. Между двумя соседними годовыми отметками находится, как правило, не более 190 элементарных слоев.

Внутренний основной слой раковины анадары формируется всей наружной поверхностью мантии, поэтому слоев роста, подобных тем, что присутствуют в наружном слое раковины и формируются за счет изменения активности раковинообразующего края мантии, в нем не образуется. В то же время на радиальных срезах створок в районе макушки, где отложение сложной перекрещенно-пластинчатой структуры внутреннего основного слоя происходит в течение всей жизни особи, проявляется слоистость структуры данного основного слоя. Составляющие ее слои, которые можно считать слоями роста, различимы достаточно отчетливо на ацетатных репликах радиального спила створок (рис. 4). Количество этих слоев совпадает с количеством годовых слоев в наружном слое раковины и, таким образом, соответствует индивидуальному возрасту животного. В то же время в процессе жизнедеятельности раковинное вещество в районе макушки стирается, что может привести к уничтожению одного или нескольких первых годовых слоев внутреннего основного слоя раковины. Тем не менее при условии целостности раковины в районе макушки годовые слои роста внутреннего основного слоя вполне могут быть использованы для определения индивидуального возраста анадары в качестве дополнительного метода.

Регистрирующие элементы замочной площадки представлены прежде всего слоями роста замочно-площадочного слоя, которые на срезе выглядят как периодически чередующиеся последовательности разнокачественных линий. Основную часть такого слоя составляет широкая полоса, содержащая в себе все детали перекрещенно-пластинчатой структуры, характерной для замочно-площадочного слоя. Две соседние широкие полосы отделены друг от друга тонкой линией, перпендикулярной основным направлениям пластин первого порядка и проявляющейся на электронных микрофотографиях поверхности спила в виде тонкой

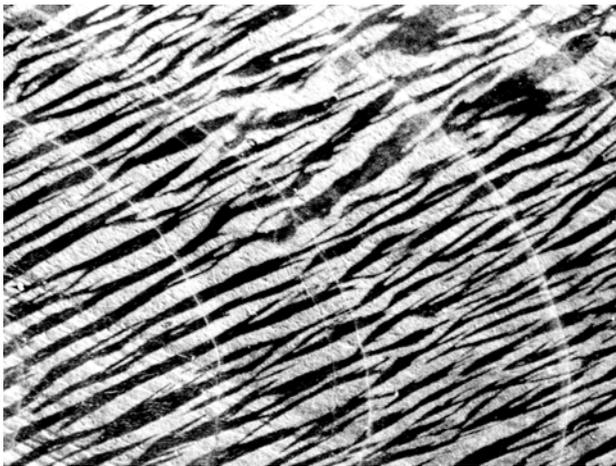
светлой полосы (рис. 5). Количество таких слоев роста на спиле замка соответствует количеству годовых слоев в наружном основном слое раковины, что дает право считать слои роста замочно-площадочного слоя также годовыми. Но, в отличие от годовых слоев наружного основного слоя раковины, данные слои роста не являются сгущением элементарных слоев роста, а скорее сами по типу своей организации напоминают элементарные слои, поскольку причиной их формирования являются периодические качественные изменения механизма роста раковины. Элементарные же слои роста, образующиеся с меньшей периодичностью, в замочно-площадочном слое нами не были выявлены.



1 мм

Рис. 4. Годовые слои роста во внутреннем слое раковины анадары. Радиальный срез. Ацетатная реплика

Fig. 4. Annual growth layers in inner shell layer of anadara. Radial section. Acetate imprints



100 мкм

Рис. 5. Годовые слои роста в замочно-площадочном слое. Радиальный срез. Электронная микрофотография

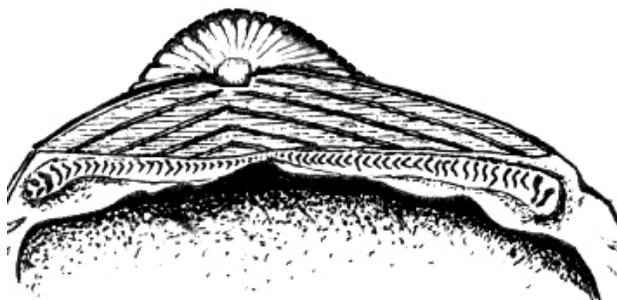
Fig. 5. Annual growth layer in hinge-plate layer. Radial section. Scanning electron microphotography

Годовые слои роста с аналогичными свойствами были нами обнаружены в замочно-зубном слое раковины анадары. Так же как и слои замочно-площадочного слоя, они состоят из одной широкой полосы, содержащей детали, соответствующие данному слою структуры карбонатного вещества, и из одной тонкой линии, начинающейся от точки выхода на границу замочно-зубного и замочно-площадочного слоев тонкой линии годового слоя роста замочно-площадочного слоя. В зависимости от того, через какой тип текстуры прошел срез, эти линии могут выглядеть как дугообразно изогнутые (если срез прошел через межзубную текстуру) или же S-образно изогнутые (если срез прошел через зубную текстуру).

Наряду с элементами регистрирующей структуры, формирующимися под воздействием факторов внешней среды, раковина анадары содержит периодические элементы, образующиеся под влиянием эндогенных ритмов, периодичность которых не совпадает с периодичностью каких-либо внешних ритмов. Такими элементами являются, например, шевронные борозды, которые отчетливо видны на поверхности лигаментной площадки анадары (рис. 6), в отличие от годовых слоев и тем более колец, выраженных значительно менее отчетливо.

Рис. 6. Общий вид лигаментной площадки анадары с 5 шевронными бороздами

Fig. 6. General view of hinge plate of anadara with 5 chevron grows



Привлекает внимание тот факт, что снижение темпа роста с возрастом, хорошо заметное в основной части створки, гораздо менее выражено в районе замка. И ширина годовых слоев роста замочной площадки остается относительно постоянной на протяжении всей жизни, что приводит к характерным изменениям морфологии раковины на сенильной стадии жизни — непропорциональному увеличению ширины раковины относительно других линейных параметров. При этом так называемое “вынужденное” (constraints, Thomas, 1976) образование новых ламеллярных связок лигамента и соответствующих им шевронных борозд происходит с определенной регулярностью в течение всей жизни моллюска.

Сопоставление числа шевронных борозд с индивидуальным возрастом особей различных возрастных групп, определенным по количеству годовых слоев роста в наружном основном слое раковины, позволило выявить определенную периодичность в образовании шевронных борозд. Нами было отмечено, что первая (наиболее близкая к макушке) борозда присутствует у особей всех возрастов и закладывается, по всей видимости, еще на стадии диссоконха. Вторая шевронная борозда наблюдается у всех особей старше 7 лет, третья — старше 13 лет. И далее приблизительно каждые 5–6 лет на лигаментной площадке анадары закладывается новая шевронная борозда (рис. 7). Максимальное число шевронных борозд, отмеченное нами на лигаментной площадке живой особи анадары, составляло 8. При этом возраст этой особи, определенный посредством анализа ацетатных реплик, составлял 53 года, что вполне согласуется с выявленной тенденцией.

Определенная нами периодичность образования шевронных борозд подтверждается также данными, полученными в результате анализа ацетатных реплик и электронных микрофотографий поверхности радиального спила замка, на которых проявляются периодические изменения толщины замочно-зубного слоя, соответствующие профилю шевронных борозд. При этом между двумя соседними углублениями замочно-зубного слоя замка отмечается 5–6 годовых слоев роста, слабо заметных в структуре данного слоя, но отчетливо различимых в структуре соседнего с ним замочно-площадочного слоя (рис. 8).

Внутреннее строение раковины анадары Броутона ранее описывали многие исследователи (Золотарев, 1976; Kobayashi, 1976; Зайко, 1984; Попов, 1992). Однако полученные ими результаты различаются. Так, В.Н. Золотарев (1976, 1989) и В.А. Зайко (1984) отмечают, что основная часть карбонатной составляющей раковины анадары Броутона состоит из двух основных слоев: наружного, имеющего перекрещенно-пластинчатую структуру, и внутреннего со сложной

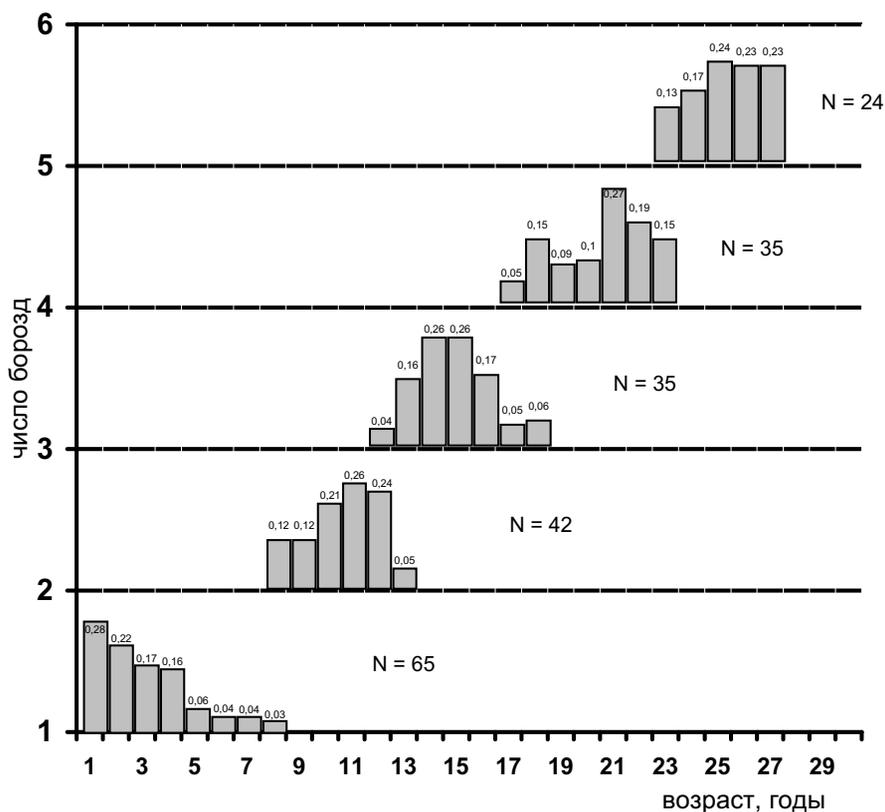


Рис. 7. Распределение частот встречаемости отдельных возрастных генераций среди особей анадары с различным числом шевронных борозд

Fig. 7. Distribution of age generations frequency among anadara species having different number of chevron grow

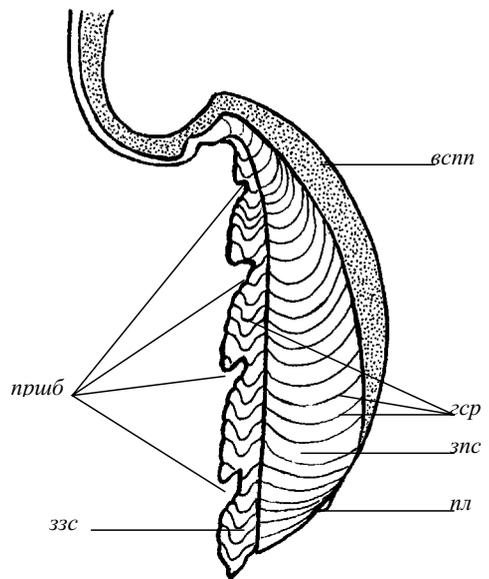
перекрещенно-пластинчатой структурой, причем внутренний слой присутствует исключительно проксимальнее паллиальной линии. Другие исследователи отмечают присутствие в раковине анадары еще и сложно-призматической структуры, характерной для верхнего подслоя наружного слоя раковины (Kobayashi, 1976) или для “самого наружного слоя” (Попов, 1992). Причиной данных несоответствий может быть то, что каждый из этих авторов анализировал строение раковины лишь на отдельных ограниченных участках спилов, не учитывая онтогенетическую изменчивость характера роста раковины. Описание годовых слоев роста в основной части створки как уступов между тонко-призматическим и перекрещенно-пластинчатыми слоями (Kobayashi, 1976; Селин, 2000) также справедливо лишь для той части раковины, которая сформировалась в возрасте до 8 лет.

Годовая периодичность формирования колец роста и внедрений нижнего подслоя в верхний доказана структурными и физико-химическими методами (Зайко, 1984; Золотарев, 1989). Данные, полученные в результате анализа расстояний между годовыми кольцами роста, могут быть применены для изучения процесса линейного роста, являясь исходным материалом для построения ретроспективных кривых индивидуального роста, используемых многими авторами (Явнов, Игнатьев, 1979; Золотарев, 1989), в том числе для анадары (Kobayashi, 1970; Зайко, 1984; Селин, 2000; Габаев, Олифиренко, 2001).

Причиной формирования годовых слоев роста в нижнем подслое наружного основного слоя раковины может быть то, что в зимний период со снижением температуры окружающей среды скорость физиологических процессов, в том числе роста, замедляется, и в течение суток край раковины моллюска прирастает на меньшую величину. В результате и происходит уменьшение ширины эле-

Рис. 8. Схема радиального среза замочной площадки анадара: *вспп* — внутренний сложный перекрещенно-пластинчатый слой; *ззс* — замочно-зубной слой; *зпс* — замочно-площадочный слой; *пл* — паллиальная линия; *приб* — профили шевронных борозд; *гср* — годовые слои роста

Fig. 8. The diagram of radial section of hinge plate of anadara: *вспп* — inner complex crossed lamellar layer; *ззс* — hinge-teeth layer; *зпс* — hinge-plate layer; *пл* — pallial line; *приб* — profile of chevron grows; *гср* — annual growth layers



ментарных слоев. При этом зимнее снижение температуры в большей степени влияет на физико-химические процессы кристаллизации, чем на процессы образования органического матрикса раковины, контролируемые ферментами, из-за чего карбонатное вещество раковины, образованное в зимний период, имеет сравнительно более высокую плотность и большее содержание органического вещества. В результате на спилах створок часть годового слоя, сформировавшаяся зимой, выглядит более темной по сравнению с менее плотной частью годового слоя, образованной в теплый период годового цикла.

Таким образом, образование годовых слоев роста в нижнем подслое наружного слоя раковины является результатом количественных изменений в скорости роста, и с постепенным изменением температуры среды темп роста также постепенно изменяется. В результате годовые слои не имеют резких границ.

В наружном слое раковины анадара также могут присутствовать так называемые дополнительные слои роста, представляющие собой сгущения элементарных слоев и являющиеся результатом воздействия на организм моллюска разнообразных непериодических факторов внешней среды, оказавших влияние на рост. Такие слои, как правило, регистрирующие воздействие каких-либо разовых, кратковременных неблагоприятных факторов, оказавших влияние на рост (резкое опреснение в период летних тайфунов, нападение хищников и др.), представляют собой резкое уменьшение ширины элементарных слоев с последующим почти таким же резким восстановлением их нормальной ширины. При наличии определенного навыка дополнительные слои роста могут быть легко идентифицированы на спице и ацетатной реплике и отделены от годовых слоев роста.

Периодичность образования самих элементарных слоев роста остается невыясненной. Однако, принимая во внимание, что в естественных условиях анадара обнаруживает явную суточную периодичность в своем поведении (Габаев, Олифиренко, 2001), а влияние приливо-отливных явлений и других внутрисуточных периодических изменений внешней среды на ее поведение нами не было отмечено, можно предположить, что формирование элементарных слоев роста у анадара связано с циркадными или околоциркадными ритмами. В то же время подсчет элементарных слоев роста на различных участках раковины анадара показал, что между двумя соседними годовыми отметками их насчитывается, как правило, не более 190. Вероятно, это связано с тем, что скорость образования элементарных слоев роста, отражающих эндогенные ритмы, зависит от физиологического состояния организма, и в различные сезоны года они образуются с

различной периодичностью. Подобное явление было отмечено для элементарных колец концентрической скульптуры верхней створки приморского гребешка (Силина, Позднякова, 1986).

Шевронные борозды на лигаментной площадке анадары, в отличие от годовых слоев и тем более колец роста, выражены значительно более отчетливо. Таким образом, использование их для определения индивидуального возраста, при условии знания периодичности их формирования, позволяет в короткие сроки обрабатывать значительные выборки животных, что невозможно при использовании весьма трудоемких, а значит малопроизводительных, структурных методов.

Представляет интерес механизм образования шевронных борозд. Кальцификация карбонатного вещества замочно-зубного слоя происходит, по всей видимости, на органической матрице фиброзного слоя лигамента, подобно тому как на матрице периостракума происходит кристаллизация верхнего и нижнего подслоев наружного слоя раковины в основной части створки. Поэтому изменения структуры лигамента, связанные с периодическим образованием ламеллярных связей, приводят к соответствующим изменениям в строении замочно-зубного слоя, выраженным в периодическом образовании на его поверхности шевронных борозд.

Судя по структуре мантийно-раковинного комплекса и лигаментной системы анадаринид, описанной в литературе (Thomas, 1976), рост наружного лигамента анадары возможен лишь на чрезвычайно ограниченном участке слипающегося эпителия мантии. Новообразующееся вещество ламеллярного слоя откладывается на вентральной поверхности лигамента таким образом, что более старые слои ламеллярной связки занимают более дорсальную позицию, растягиваясь между удаляющимися друг от друга в процессе роста точками их прикрепления к раковине. При этом между слоями ламеллярной связки лигамента имеется некоторое расстояние. В местах прикрепления ламеллярной связки к лигаментной площадке фиброзный слой лигамента прерывается, а толщина замочно-площадочного слоя карбонатной части замка раковины уменьшается, образуя шевронные борозды. Поскольку в результате расширения лигаментной площадки контакт секреторной ткани мантии с ламеллярным слоем лигамента прерывается и рост его за счет приращения конхиолинового вещества становится невозможным, то через некоторое время, приблизительно на середине длины замочного края, закладывается новая ламеллярная связка. Таким образом, в течение жизни образуется несколько ламеллярных связей, находящихся одна под другой, и соответствующих им шевронных борозд. В ходе роста и расширения лигаментной площадки более старые связки постепенно разрушаются начиная с середины.

Интересно, что ранее была выявлена зависимость количества зубов замка *A. broughtoni* от длины раковины, которая различалась для особей данного вида, собранных у побережья Китая и Японии, что может быть обусловлена, по нашему мнению, не только генетическими различиями исследованных популяций (Yokogawa, 1997), но и разницей в темпе роста, обусловленной особенностями условий обитания.

Количественные исследования структурных элементов лигаментной системы содержат лишь анализ соотношения степени их развития с линейными размерами и объемом (Thomas, 1976) с целью определения особенностей работы лигамента. С другой стороны, для определения возраста животных, как правило, используются элементы регистрирующей структуры, представляющие собой скульптурные, структурные или физико-химические отметки изменения процесса роста под воздействием различных периодических изменений факторов внешней среды, как, например, сезонные и суточные изменения температуры и освещенности, приливно-отливные циклы и т.п.

В то же время, так же как и в описанном выше случае с шевронными бороздами анадары, регистрирующие структуры многих животных содержат элементы, периодичность образования которых не соответствует периодичности каких-либо внешних ритмов. Так, например, В.А. Бизиков (1991) отмечает, что гладиус кальмара *Moroteuthis ingens* (сем. Onychoteutidae), обитающего в водах юго-западной Атлантики, содержит отчетливые слои роста, причем их количество в 5 раз превышает количество колец на статолитах, суточная периодичность образования которых не вызывает сомнений. Таким образом, периодичность образования слоев роста гладиуса составляет около 5 ч, что не соответствует каким-либо внешним ритмам. А.В. Силина и Л.А. Позднякова (1986) отмечают, что элементарные кольца роста на наружной поверхности створок приморского гребешка (*Mizuhopecten yessoensis*), формирующиеся в теплое время года с суточной периодичностью, зимой образуются раз в 5–6 дней, что также не совпадает с какими-либо внешними периодическими изменениями условий среды. В структуре раковины усоногих раков выявлены слои роста, образующиеся с периодичностью 2 сут (Crisp, 1960; Crisp, Richardson, 1975). По мнению исследователей, периодичность образования этих слоев связана с рудиментарным проявлением цикла линек у данных представителей ракообразных.

В.Н. Иванков (1968), изучая структуру чешуи лососевых рыб, обнаружил, что скорость нарастания склеритов чешуи горбуши, как молоди, так и взрослых особей, не зависит от темпа роста. Нарастание склеритов происходит равномерно в течение всей жизни. Причем в месяц закладывается около 2,7 склерита, т.е. периодичность их образования составляет 11 дней. При этом В.Н. Иванков (1997) считает, что при определении возраста горбуши недостаточно ограничиваться только просчетом зон сближения склеритов, образующихся в холодный период года и трактуемых исследователями как годовые слои роста, а необходимо просчитывать все число склеритов на чешуе. Такой способ дает возможность определять возраст отдельно взятой особи с точностью до 1 мес (Иванков, 1997).

Интересно, что во всех описанных случаях регистрирующие элементы (слои, кольца роста, склериты, шевронные борозды), отмечающие явно эндогенные ритмы, выражены гораздо более отчетливо по сравнению с сопутствующими им регистрирующими элементами, отмечающими изменения внешней среды, идентификация которых часто затруднена, поскольку характер данных слоев зависит от количественных изменений интенсивности процессов биосинтеза. Образование же упомянутых выше регистрирующих элементов эндогенного происхождения имеет в основе своей качественные изменения процесса нарастания регистрирующей структуры.

Таким образом, посредством подсчета шевронных борозд на лигаментной площадке анадары вполне можно определить принадлежность данной особи к определенной возрастной группе, состоящей из особей 5–6 возрастных генераций, а если учитывать стадию развития последней борозды, то и с большей точностью. Преимущество данного экспресс-метода заключается в возможности даже в полевых условиях быстро определять возраст у больших выборок моллюсков с точностью достаточной, например, для построения кривых роста и определения возрастного состава поселений.

Литература

Бизиков В.А. Гладиус кальмаров: использование для изучения роста, возраста, внутривидовой структуры и эволюции (на примере семейства Onchoteutidae): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М., 1991. — 27 с.

Габаев Д.Д., Олифиренко А.Б. Рост, запасы и продукция анадары *Scapharca broughtoni* в заливе Петра Великого (Японское море) // Океанол. — 2001. — Т. 41, № 3. — С. 422–430.

Зайко В.А. Характеристика адаптаций двустворчатых моллюсков к температурным и соленостным условиям в процессе роста: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток, 1984. — 25 с.

Золотарев В.Н. Определение возраста и темпов роста мидий Гвайана *Crenomytilus grayanus* (Dunker) по структуре раковин // ДАН СССР. — 1974. — Т. 216, № 5. — С. 1195–1197.

Золотарев В.Н. Строение раковин двустворчатых моллюсков залива Восток Японского моря // Биологические исследования залива Восток. — Владивосток, 1976. — С. 99–121.

Золотарев В.Н. Склерохронология морских двустворчатых моллюсков. — Киев: Наук. думка, 1989. — 155 с.

Иванков В.Н. К методике определения возраста горбуши // Изв. ТИНРО. — 1968. — Т. 65. — С. 75–79.

Иванков В.Н. Объективизация определения возраста и возрастная структура популяций тихоокеанских лососей // Первый конгресс ихтиологов России: Тез. докл. — М.: ВНИРО, 1997. — 39 с.

Кирилук И.Л., Олифиренко А.Б. Сравнительная оценка воздействия факторов внешней среды на рост и продолжительность жизни двустворчатого моллюска *Anadara broughtoni* (Schrenck) в Амурском и Уссурийском заливах (Японское море) // 4-я регион. конф. по акт. проб. экологии, мор. биологии и биотехнологии: Тез. докл. — Владивосток: ДВГУ, 2001. — С. 58–59.

Попов С.В. Микроструктура раковины некоторых групп двустворчатых моллюсков // Тр. Палеонтолог. ин-та. — 1992. — Т. 254. — С. 3–21.

Садыхова И.А. Методика определения возраста двустворчатых моллюсков. — М.: Наука, 1972. — 39 с.

Селин Н.И. Форма раковины и рост двустворчатого моллюска *Scapharca broughtoni* // Биол. моря. — 2000. — Т. 26, № 3. — С. 20–26.

Силина А.В., Позднякова Л.А. Рост // Приморский гребешок. — Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. — С. 144–164.

Явнов С.В., Игнатъев А.В. Строение раковин и температуры роста моллюсков семейства Mactridae // Биол. моря. — 1979. — № 5. — С. 44–48.

Anderson T.F. Techniques for the preservation of three-dimensional structures in preparing specimens for the electron microscope // Transaction of the New York acadami of science. — 1951. — Ser. 2, vol. 13, № 3. — P. 130–133.

Bevelander G., Nakahara H. An electron microscope study of the formation of the periostracum of *Macrocallista maculata* // Calcified tissue research. — 1967. — Vol. 1, № 1. — P. 55–67.

Bubel A. An electron microscope study of periostracum formation in some marine bivalves // Mar. Biol. — 1973. — Vol. 20, № 3. — P. 213–221.

Crisp D.J. Factors influencing growth-rate in *Balanus balanoides* // J. Anim. Ecol. — 1960. — Vol. 29. — P. 95–116.

Crisp D.J., Richardson C.A. Tidally-produced internal bands in the shell of *Elminius modestus* // Mar. Biol. — 1975. — Vol. 33, № 2. — P. 155–160.

Kobayashi I. Internal structure and the growth of shell *Anadara broughtoni* (Schrenck) // Venus. — 1970. — Vol. 35, № 9. — P. 60–66.

Kobayashi I. Internal structure of the outer shell layer of *Anadara broughtonii* (Schrenck) // Venus. — 1976. — Vol. 35(2). — P. 63–72.

Nakahara H., Bevelander G. An electron study of the muscle attachment in the mollusc *Pinctada radiata* // Texas reports of biology and medicine. — 1970. — Vol. 28, № 3. — P. 279–286.

Neff J.M. Ultrastructural studies of periostracum formation in the chard-shelled clam *Mercenaria mercenaria* (L.) // Tissue and cell. — 1972. — Vol. 4, № 2. — P. 311–326.

Panella G., MacClintock C. Biological and environmental rhythms reflected in molluscan shell growth // J. Paleontol. — 1968. — Vol. 42, № 3. — P. 64–80.

Popov S.V. Composite prismatic structure in Bivalve shell // Acta paleontol. pol. — 1986. — Vol. 31, № 112. — P. 3–26.

Taylor J.D., Kennedy W.J., Hall A. The shell structure and mineralogy of the Bivalvia, Introduction: Nuculacea — Trigonacea: Bulletin of the British Museum (Natural History), Zoology. — 1969. — Suppl. 3. — 125 p.

Thomas R.D.K. Constraints of ligament growth, form and function on evolution in the Arcoidea (Mollusca: Bivalvia) // Paleobiology. — 1976. — Vol. 2. — P. 64–83.

Yokogawa K. Morphological and genetic differences between japanese and chinese red ark shell *Scapharca broughtonii* // Fish. Sci. — 1997. — Vol. 63(3). — P. 332–337.