

УДК 594.1

СВЯЗЬ ПОРОВОГО АППАРАТА РАКОВИНЫ И ОТРОСЧАТЫХ КЛЕТОК МАНТИИ У МОЛЛЮСКОВ НАДСЕМЕЙСТВА PISIDIOIDEA (BIVALVIA)

А. О. Чернышева¹, Г. Е. Киричук²

¹ Институт зоологии НАН Украины, ул. Б. Хмельницкого, 15, 252601 Киев-30, ГСП, Украина

² Житомирский пединститут, ул. Б. Бердичевская, 44, 262002 Житомир, Украина

Получено 9 апреля 1997

Связь порового аппарата раковины и отросчатых клеток мантии у моллюсков надсемейства Pisidioidea (Bivalvia). Чернышева А. О., Киричук Г. Е. — Для 10 видов моллюсков надсемейства Pisidioidea гистологическим методом установлено наличие цитоплазматических выростов клеток внешнего эпителиального слоя мантии, их взаимосвязь со створками раковин. Рассматриваются морфофункциональные аспекты значения этих цитоплазматических выростов.

Ключевые слова: моллюски, мантия, цитоплазматические выросты мантии, железистые клетки, секрет.

Association of Pores and Caecal Cells of the Mantle in Molluscs of the Superfamily Pisidioidea (Bivalvia). Chernyshova A. O., Kirichuk G. E. — Presence of caeca in cells of outer mantle epithelium is confirmed by histological method for 10 mollusc species of the superfamily Pisidioidea. Interrelation of caeca and shell is studied and some aspects of their functional role are observed.

Key words: molluscs, mantle, cellular caeca of mantle, glandular cells, secretion.

Введение

В раковинах многих двустворчатых моллюсков есть каналы, которые начинаются оформленными отверстиями на внутренней поверхности створки и пронизывают все её кальцифицированные слои, оканчиваясь у нижней границы периостракума (Omori et al., 1962; Oberling, 1964; Waller, 1980; Agaijo et al., 1994 и др.). Предполагается морфологическая и функциональная связь между порами раковин и отросчатыми клетками мантийного эпителия (Schroder, 1907; Rosso, 1954; Алексеев, 1987). Высказывалось мнение, что каналы могут образовываться и после формирования раковины (Алексеев, 1987). В пределах надсемейства Pisidioidea наличие каналов в раковинах установлено у 43 видов. Показано, что они отсутствуют ниже мантийной линии и обнаруживают родовую специфичность в плотности размещения (Dyduch-Falniowska, 1983; Киричук, Стадниченко, 1996).

В настоящее время наличие пор в раковинах двустворчатых моллюсков и особых отросчатых клеток в мантийном эпителии не вызывает сомнения, но остаются невыясненными вопросы строения этих клеток и их функционального назначения. В представленной работе мы попытались установить на светооптическом уровне детали морфологии мантии, имеющие, по нашему мнению, значение для функционирования порового аппарата моллюсков, а также проследить взаимосвязь отросчатых клеток мантии с порами раковины.

Материал и методика

Изучено 10 видов моллюсков надсемейства Pisidioidea: *Rivicoliana rivicola* Lamarck, 1818; *Sphaerium corneum* Lamarck, 1758; *Nucleocyclus radiatum* Clessin in Westerlund, 1877; *N. nucleus* Studer, 1820; *Musculium hungaricum* Hazay, 1881; *Euglesa (E.) casertana* Poli, 1791; *E. (Roseana) rosea* Scholtz, 1843; *E. (E.) personata* Malm, 1853; *E. (Cyclocalyx) obtusalis* Lamarck, 1818; *Pseudeuopera (P.) subtruncata* Malm, 1853, собранных на территории Житомирской обл. в 1996 г. Таксономическая принадлежность их дана в соответствии с системой, предложенной А. В. Корнюшиным (1996).

Фиксированный жидкостью Буэна материал заливали в парафин по общепринятой схеме. Серийные срезы толщиной 6 мкм окрашивали гематоксилином Гейденгайна с докраской азоблосси-

ном и гематоксилином по Кацнельсону (1953) для дифференцированной окраски соединительнотканых элементов, железистых образований и мышечных элементов. Размеры структур определяли с помощью окуляр-микрометра при увеличении $\times 20$, $\times 40$, $\times 90$. Рисунки выполняли на рисовальном аппарате РА-4. Микрофотографирование проводили на микроскопе БИОЛАМ.

Результаты и обсуждение

В створках раковин всех исследованных видов моллюсков обнаружены каналы округлой формы, пронизывающие их кальцифицированные слои, а в наружном слое эпителия мантии — клетки, отростки которых размещаются в этих каналах. Во всех случаях каналы пор раковины и отростчатые клетки мантии были расположены выше мантийной линии. Установлено, что в примакушечной зоне плотность размещения обеих структур на 50–70 % выше, чем в средней части. Соблюдается также соответствие числа пор раковины и числа отростчатых клеток мантии. Так, у *R. rivicola* число пор в раковине примерно в 4 раза меньше, чем у *E. (Cyclocalyx) obtusalis*, соответственно изменяется и число отростчатых клеток эпителия мантии (рис. 1).

Произведенные нами измерения показали, что длина выростов отростчатых клеток эпителия мантии соотносится с толщиной кальцифицированных слоев раковины (табл. 1). При этом следует учитывать, что промеры выростов являются относительными показателями, т.к. методы подготовки материала, в наибольшей мере фиксация, существенно влияют на размерные характеристики мягких тканей моллюсков.

Приведенные данные свидетельствуют о топографической связи каналов порового аппарата и отростков клеток мантии у изученных видов моллюсков. В свою очередь, такая топографическая общность предполагает и функциональную связь структур. Для решения этого вопроса необходимо детальное изучение морфологии обеих структур.

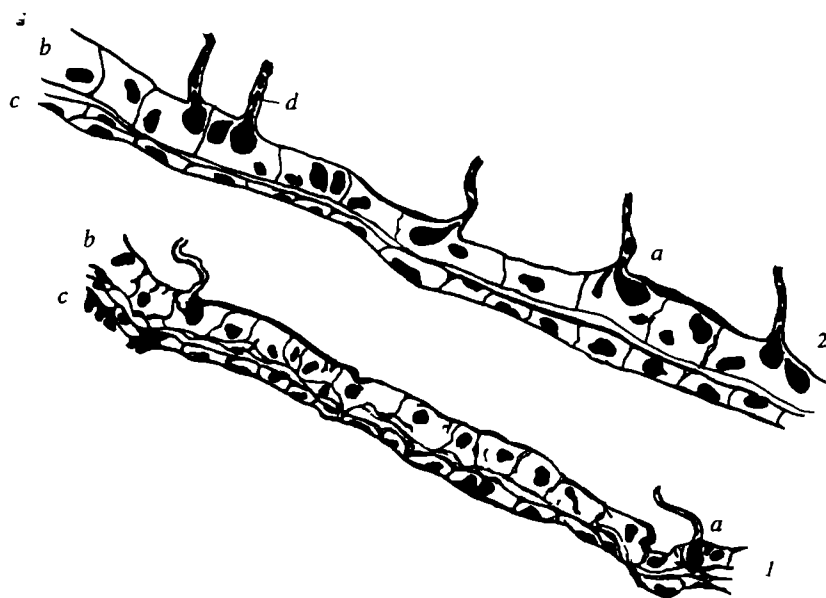


Рис. 1. Схема строения мантии моллюсков надсемейства Pisidioidea: 1 — *Rivicoliana rivicola* (10 \times 20); 2 — (10 \times 40); a — отростки эпителиальных клеток мантии; b — внешний эпителиальный слой мантии; c — внутренний эпителиальный слой мантии; d — секрет.

Fig. 1. Diagrammatic representation of mantle cross sections in molluscs of the superfamily Pisidioidea: 1 — *Rivicoliana rivicola* (10 \times 20); 2 — *Euglesa (Cycl.) obtusalis* (10 \times 40); a — processes (caeca) of the mantle epithelial cells; b — outer mantle epithelium; c — inner mantle epithelium; d — secret.

Таблица 1. Зависимость длины эпителиальных выростов мантии от толщины створки раковины моллюсков

Table 1. Dependence of the length of epithelial coeca in the mantle on the thickness of volve

Виды моллюсков	n	Толщина створки, мм, $x \pm m_x$	Длина выростов, мм, $x \pm m_x$
<i>Rivicoliana rivicola</i>	30	0, 550 \pm 0, 009	0, 0242 \pm 0, 012
<i>Nucleocyclus nucleus</i>	13	0, 380 \pm 0, 004	0, 0221 \pm 0, 011
<i>N. radiatum</i>	11	210 \pm 0, 0070	0, 0179 \pm 0, 007
<i>Sphaerium corneum</i>	12	0, 200 \pm 0, 005	0, 0183 \pm 0, 014
<i>Musculium hungaricum</i>	20	0, 100 \pm 0, 003	0, 0098 \pm 0, 009
<i>Euglesa obtusalis</i>	44	0, 180 \pm 0, 001	0, 0153 \pm 0, 017
<i>E. casertana</i>	10	0, 160 \pm 0, 008	0, 0124 \pm 0, 009
<i>E. personata</i>	12	0, 080 \pm 0, 006	0, 0074 \pm 0, 006
<i>E. rosea</i>	7	0, 100 \pm 0, 005	0, 0072 \pm 0, 005
<i>Pseudeupera subtruncata</i>	14	0, 110 \pm 0, 007	0, 0107 \pm 0, 011

Нами подтверждено, что мантия пизидиид имеет типичное для двустворчатых моллюсков строение: 2 слоя эпителиальных клеток — наружный и внутренний, — разделенных соединительнотканной прослойкой. В толще её располагаются лакунарные пространства, заполненные клеточными элементами. Для пизидиид характерно отсутствие ресничек во внешнем эпителии мантии, которые обнаружены у других групп двустворчатых моллюсков (Заварзин, 1953). Основным структурным элементом мантийного эпителия являются железистые клетки, которые, по нашему мнению, морфологически и функционально равноценны железистым клеткам жаберного аппарата. Цитоплазма этих клеток ограничена четко контурированной оболочкой (рис. 2). Форма клеток типична для подобных железистых структур — несколько вытянута, с округлым ядром в базальной части и базофильной цитоплазмой. Плотность их различна во внешнем и внутреннем эпителии. У всех исследованных видов в наружном слое эпителия мантии железистых клеток значительно больше, чем во внутреннем. Размерные

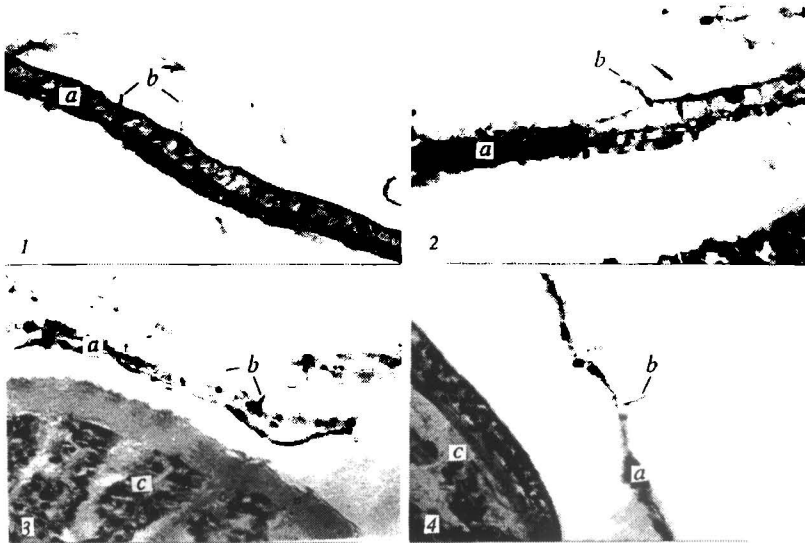


Рис. 2. Поперечный срез мантии моллюсков надсемейства Pisioidae: 1-2 — *Euglesa (Cycl.) obtusalis*; 3 — *Rivicoliana rivicola*; 4 — *Nucleocyclus radiatum*; a — мантия; b — отростки эпителиальных клеток мантии; c — жабры.

Fig. 2. Cross sections of mantle in molluscs of the superfamily Pisioidae: 1-2 — *Euglesa (Cycl.) obtusalis*; 3 — *Rivicoliana rivicola*; 4 — *Nucleocyclus radiatum*; a — mantle; b — processes (caeca) of the mantle epithelial cells; c — gill.

Таблица 2. Мерные признаки эпителиальных клеток мантии моллюсков надсемейства *Pisidioidea*Table 2. Measurements of the epithelial cells in the mantle of some species of the superfamily *Pisidioidea*

Виды	Внутренний эпителиальный слой мантии, мкм		Внешний эпителиальный слой мантии, мкм	
	Высота	Ширина	Высота	Ширина
<i>Rivicoliana rivicola</i>	4, 567±0, 039	6, 490±0, 074	10, 256±0, 109	8, 449±0, 054
<i>Nucleocyclus radiatum</i>	5, 427±0, 018	7, 318±0, 049	10, 025±0, 095	6, 729±0, 075
<i>Euglesa obtusalis</i>	4, 487±0, 024	11, 538±0, 102	12, 179±0, 094	8, 333±0, 076

характеристики и конфигурация эпителиальных клеток внешнего и внутреннего слоев также различаются — клетки внутреннего слоя мельче (табл. 2) и более уплощены.

В отношении отмеченных качественных и количественных различий железистых клеток мантии логично предположить, что они связаны с морфологическими особенностями пизидид, а именно: внутренняя поверхность мантии примыкает непосредственно к наружному жаберному листку, эпителий которого тоже имеет в своем составе железистые клетки, а внешняя поверхность мантии контактирует с раковиной моллюска, и ее железы функционируют самостоятельно.

Отростчатые клетки внешней поверхности мантии выделяются среди иных клеток своими размерами (они примерно в два раза крупнее) и выраженной глыбчатой базофильностью. Их ядра уплощенно-эллипсоидной формы расположены в базальной части клеток. Отростки образованы полыми цитоплазматическими выростами, которые, как правило, сужаются от основания к верхней части и неразветвлены (рис. 2). Лишь в одном случае, у *R. rivicola* мы наблюдали разветвленный надвое отросток. Н. С. Алексеевым (1987) описано многообразие форм отростчатых структур для пизидид, но, к сожалению, мы не можем провести сравнительный анализ результатов, так как в упомянутой автором публикации не указаны методы наблюдения.

В протоках цитоплазматических выростов на разной высоте обнаруживаются гранулы базофильного секрета различного диаметра (рис. 2). Таким образом прослеживается поступление секрета отростчатых клеток к границе периостракума. Изучение серий срезов позволило предположить, что структуры, описываемые как отростчатые клетки мантии, возможно являются комплексом, состоящим из 2–3 железистых клеток, объединенных общим цитоплазматическим выростом. Однако в настоящей публикации мы сохраняем за отростчатыми структурами мантии название "отростчатые клетки", т. к. окончательное решение этого вопроса требует дополнительных исследований. Вместе с тем, считаем необходимым заметить, что комплексные железистые образования различного строения и назначения часто встречаются в разных группах беспозвоночных (Заварзин, 1976; Куперман, 1988).

В базальной части отростчатых клеток нами отмечены нервные окончания. Предположительно, они являются эфферентными терминалями, висцеробронхиального ганглия, которые могут регулировать выработку накапливающегося в клетках секрета. Вдаются ли они в железистые клетки, или же лишь плотную примыкают к их плазматической мембране, не выяснено.

Анализ гистологических препаратов *E. (R.) rosea* и *E. (E.) personata*, содержащих эмбрионы между жаберными пластинками, позволил установить, что отростчатые клетки мантии формируются одновременно с раковиной моллюска на последних этапах эмбрионального развития. Этим фактом косвенно подтверждается функциональная связь описанных клеток с порами раковины.

Каналы в раковинах и отростчатые структуры описаны у представителей различных систематических групп: плеченогих (Williams, Rowell, 1965; Williams, 1973, 1984 и др.), лопатоногих (Иванов, Мэмми, 1989), моноплакофор (Schmidt, 1959; Waren, 1988), хитонов (Boyle, 1976; Baxter et al., 1987, 1990; Сиренко, 1993 и др.), брюхоногих моллюсков (Salvini-Plawen, 1985; Reindl, Haszprunar, 1994 и др.).

др.), характеризующихся различным уровнем организации. Предполагается, что эти комплексные структуры различаются в функциональном отношении.

Обнаружение порового аппарата и связанных с ним отростчатых структур мантии у моллюсков различного уровня организации, обитающих в разных эколого-географических условиях, позволяет предполагать с одной стороны их важное физиологическое значение, а с другой — вероятность отличия в функциональном отношении. Исходя из общепринятой точки зрения относительно защитной функции железистых элементов мантии двустворчатых моллюсков, можно считать, что поры раковины, объединенные морфологически с отростчатыми клетками мантии, тоже непосредственно участвуют в выполнении защитной функции, что не исключает и более широкого их функционального назначения.

- Алексеев Н. К. О значении каналов в раковине моллюсков надсемейства Pisidioidea // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. — 1987. — 187. — С. 169–173.
- Заварзин А. А. Очерки эволюционной гистологии крови и соединительной ткани. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. — 4. — С. 83–148.
- Заварзин А. А. Основы частной цитологии и сравнительной гистологии многоклеточных животных. — Л.: Наука, 1976. — 411 с.
- Иванов Д. Л., Мэми М. П. Происхождение каналов в раковинах Scaphopoda (Mollusca) // Докл. АН СССР. — 1989. — 306, вып. 1. — С. 247–249.
- Кацнельсон З. С. Новый способ комбинированной окраски гистологических препаратов // Арх. анат., гист., эмбриол. — 1953. — 31, № 4. — С. 61–62.
- Киричук Г. Е., Стадниченко А. П. Поровый аппарат раковины Euglesidae (Mollusca: Bivalvia: Pisidioidea) // Вестн. зоологии. — 1996. — № 1–2. — С. 58–63.
- Корнюшин А. В. Двустворчатые моллюски надсемейства Pisidioidea Палсарктики (фауна, систематика, филогения). — Киев, 1996. — 175 с.
- Куперман Б. И. Функциональная морфология низших цестод: Онтогенетический и эволюционный аспекты. — Л.: Наука, 1988. — 167 с.
- Сиренко Б. И. Nierstraszellidae fam. nov. — новое семейство хитонов (Polyplacophora, Lepidopleurida) из батании западной Пацифики // Ruthenica. — 1992. — № 2, вып. 2. — С. 81–90.
- Araujo R., Ramos M., Bedoya J. Microtubules in the shell of the in vasive Bivalve *Corbicula fluminea* (Muller, 1774) (Bivalvia: Heterodonta) // J. Moll. Stud. — 1994. — 60. — P. 405–413.
- Baxter J. M., Jones A. M., Sturrock M. G. The ultrastructure of aesthetes in *Tonicelea marmorea* (Polyplacophora: Ischnochitonina) and a new functional hypothesis // J. Zool., Lond. — 1987. — 211. — P. 589–604.
- Baxter J. M., Sturrock M. G., Jones A. M. The structure of the intrapigmented aesthetes and the periostracum layer in *Callochiton achatinus* (Mollusca: Polyplacophora) // J. Zool., Lond. — 1990. — 220. — P. 447–468.
- Boyle P. R. The aesthetes of chitons. III: Shell surface observations // Cell and Tissue Research. — 1976. — 172. — P. 379–388.
- Dyduch-Falniowska A. Shell microstructure and systematics of Sphaeriidae // Acta zool. cracov. — 1983. — 26, № 9. — S. 251–296.
- Oberling J. J. Observations on Some structural features of the pelecypod shell // Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft in Bern. — 1964. — 20. — P. 1–64.
- Omori M., Kobayashi I., Shibata M. Preliminary report on the shell structure of *Glycymeris restita* (Dunker) // Science reports of the Tokyo Kyoiku Daidaku Section G (Geology, Mineralogy and Geography). — 1962. — 8, № 77. — P. 197–202.
- Reindl S., Haszprunar G. Light and electron microscopical investigations on shell pores (caeca) of fissurellid limpets (Mollusca: Archaeogastropoda) // J. Zool., Lond. — 1994. — 233. — P. 385–404.
- Rosso S. W. A study of the shell structure and mantle epithelium of *Musculium transversum* (Say) // J. Wash. Acad. Sci. — 1954. — 44, № 10. — P. 329–332.
- Salvini-Plawen L. Early evolution and primitive groups. In the Mollusca. — London, New York: Acad. Press., 1985. — 10: Evolution. — P. 59–150.
- Schmidt W. J. Bemerkungen zur Schalenstruktur von *Neopilina galatuea* // Galatea Rep.- 1959. — 3. — S. 73–77.
- Schroder O. Beitrage zur Histologie von *Calyculina (Cyclas) lacustris* Muller // Zool. Anz. — 1907. — 31, № 15–16. — P. 506–510.
- Waller T. R. Scanning electron microscopy of shell and mantle in the order Arcoida (Mollusca: Bivalvia) // Smithsonian contributions to zoology. — 1980. — № 313. — 58 p.
- Waren A. *Neopilina goesi*, a new Caribbean monoplacophoran mollusk Dredgen in 1869 // Proc. biol. Soc. Wash. — 1988. — 101. — P. 676–681.
- Williams A., Rowell A. J. Morphology // Treatise on invertebrate paleontology. Pt. H. Brachiopoda. — 1965. — 1 Lawrence. — P. 57–155.
- Williams A. The secretion and structural evolution of the shell of thecidid brachiopods // Phil. Trans. R. Soc. (B). — 1973. — 264. — P. 439–478.
- Williams A. Lophophorates. In biology of the integument 1. Invertebrates: 728–745. Bereiter-Hahn, J., Matoltsy A. G., Richards K.S. (Eds.), 1984.