

УДК 594.1

## ПОРОВЫЙ АППАРАТ РАКОВИН МОЛЛЮСКОВ НАДСЕМЕЙСТВА PISIDIOIDEA (MOLLUSCA, BIVALVIA)

Г. Е. Киричук

Житомирский педагогический институт им. И. Франко, ул. Б. Бердичевская, 40, Житомир, 262000 Украина

Получено 9 февраля 1998

**Поровый аппарат раковин моллюсков надсемейства Pisidioidea (Mollusca, Bivalvia). Киричук Г. Е.** — С помощью электронного сканирующего микроскопа изучено строение порового аппарата 17 видов моллюсков надсемейства Pisidioidea (Musculiinae — 5, Sphaeriinae — 10, Pisidiinae — 1, Neopisidiinae — 1). Описано разнообразие его строения, формы и дополнительных образований, окаймляющих поры. Обсуждаются возрастные особенности колебаний некоторых меристических признаков пор у этих животных. Для всех исследованных видов установлено значение плотности пор.

Ключевые слова: моллюски, двустворчатые, поровый аппарат, признаки.

**Shell Pores in Molluscs of the Superfamily Pisidioidea (Mollusca, Bivalvia). Kiritschuk G. E.** — Shell pores of 17 species of the superfamily Pisidioidea (Musculiinae — 5, Sphaeriinae — 10, Pisidiinae — 1, Neopisidiinae — 1) are studied by means of SEM. The form diversity of pores and accessory structures are described. Ontogenetic variation of morphometric characters of pores is discussed. Mean values of pores density are provided for all studied species.

Key words: Molluscs, bivalves, shell pores, characters.

### Введение

Во многих группах двустворчатых моллюсков в раковине найдены специфические образования — порамы или тубулы (Алексеев, 1989; Киричук, Стадниченко, 1996; Waller, 1980). Описывают эти образования для всех классов типа Mollusca (Boyle, 1976; Baxter et al., 1987, 1990; Reindl, Haszprunar, 1993, 1994 и др.).

При изучении Pisidioidea в сравнении с другими группами моллюсков возникают некоторые трудности. Это обусловлено, во-первых, мелкими их размерами, во-вторых, сложностью их диагностики. Широка экологическая валентность этих животных к комплексу факторов абиотической среды обуславливает пластичность морфологических признаков. Следует учесть, что в последнее время система группы подверглась радикальному пересмотру.

Следует отметить, что все ранее проведенные исследования пор у моллюсков надсемейства Pisidioidea носят фрагментарный характер. Сложное строение и отсутствие общепринятого объяснения морфологических особенностей порового аппарата у вышеупомянутой группы и побудило нас более детально остановиться на этой проблеме. Как отмечалось нами ранее (Киричук, Стадниченко, 1996), особенности строения, формы и расположения пор могут быть использованы также в качестве дополнительного систематического признака. Более глубокое изучение этого сложного комплекса может иметь значение и для понимания филогенетического положения моллюсков этого надсемейства.

### Материал и методы

Исследовано 28 проб, в которых насчитывалось 697 экз. моллюсков 17 видов (*Rivicoliana rivicola* (Lamarck, 1818), *R. morini* (Servain, 1882), *R. boettgeriana* (Bourguignati in Servain, 1882), *R. bourguignati* (Lallemand et Servain, 1882), *Amesoda (Clessinicyclas) scaldiana* (Normand, 1844), *A. (Cyrenastrum) solida* (Normand, 1854), *Sphaerium corneum* (Lamarck, 1758), *Sph. mamillatum* (Westerlund, 1871), *Nucleocyclus radiatum* (Clessin in Westerlund, 1877), *N. nucleus* (Studer, 1820), *Musculium hungaricum* (Hazay, 1881), *M. mucronulatum* (Moquin-Tandon, 1855), *M. creplini* (Dunker, 1845), *M. terverianum* (Dupui, 1834), *M. strictum* (Clessin, 1877), *Pisidium amnicum* (Muller, 1774), *Neopisidium moitessierianum*

(Paladilhe, 1866) из коллекций Центрального природоведческого музея НАН Украины (Львов), а также собственных сборов автора из водоемов, с разными гидрологическим и гидрохимическим режимами, расположенных на территории Житомирской обл. Кроме того, нами использованы материалы, любезно предоставленные А. В. Корнюшиным (Институт зоологии НАН Украины). Видовая принадлежность моллюсков установлена в соответствии с системой, предложенной А. В. Корнюшиным (1996). Плотность пор определяли с помощью МБС-9 (8×7) (используя окулярную сетку) на каждой створке в трехкратной повторности в квадратах, расположенных по диагонали. Перерасчет производили используя объект-микрометр. Мерные признаки определяли по фотографиям, полученным на сканирующем микроскопе JEM 2000 FX II. Образцы при фотосъемке закрепляли на держателе с помощью пасты ХС-12. Напыление платиновое (толщина 20 нм), нанесено установкой Fine Coat.

### Результаты и обсуждение

Наши исследования подтверждают, что формирование поровых каналов, которые пронизывают стенки раковин моллюсков надсемейства Pisidioidea, начинается на внутренней стороне створки. Каналы ориентированы перпендикулярно к поверхности створок, как сообщалось ранее (Алексеев, 1989; Araújo, 1994). Они пронизывают кальцифицированные слои раковины лишь доходя до периостракума, либо же слепо замыкаются в толще этих слоев. Максимальная длина полностью сформированных каналов отвечает толще минерализованных слоев раковины. В отличие от пресноводных Unionidae (Kirichuk, Stadnichenko, 1997) моллюски надсемейства Pisidioidea имеют поры округлой и округло-овальной формы. У исследованных нами видов, как правило, встречаются поры с ровными краями (рис. 1, 1; 2, 1; 2, 3, 2, 3). Очень редко можно увидеть поры с неровными, складчатыми краями (рис. 3, 4). Наибольшим диаметром пор характеризуются виды рода *Nucleocyclus* (табл. 1). Значение этого показателя у по-

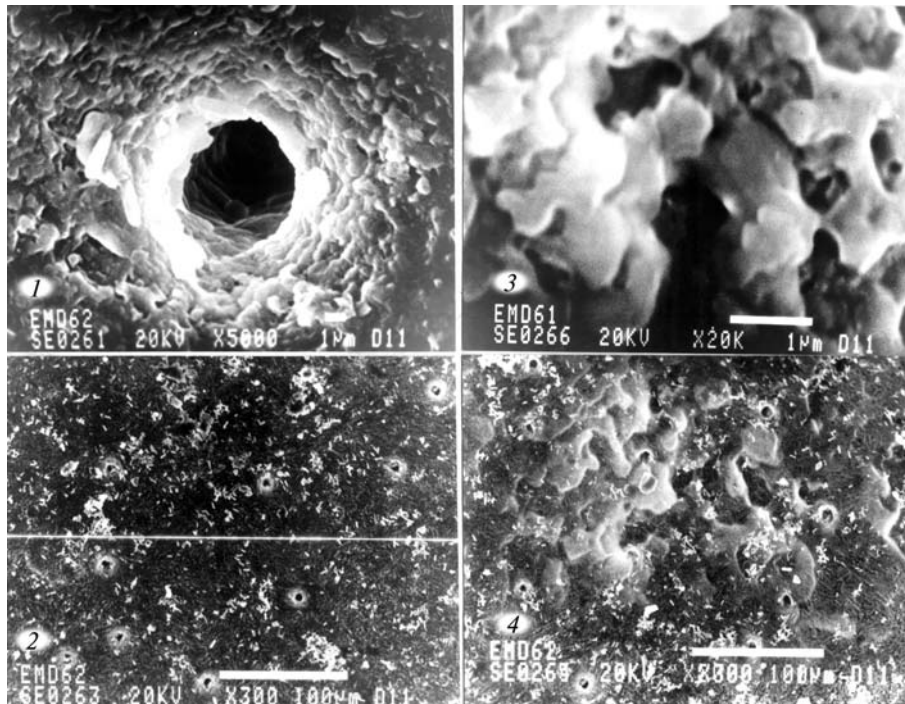


Рис. 1. Поровая система Pisidioidea: 1 — *Pisidium annicum*, ×5000; 2 — *P. annicum*, ×300; 3 — *Neopisidium moitessierianum*, ×20000; 4 — *N. moitessierianum*, ×8000.

Fig. 1. Pore system of Pisidioidea: 1 — *Pisidium annicum*, ×5000; 2 — *P. annicum*, ×300; 3 — *Neopisidium moitessierianum*, ×20000; 4 — *N. moitessierianum*, ×8000.

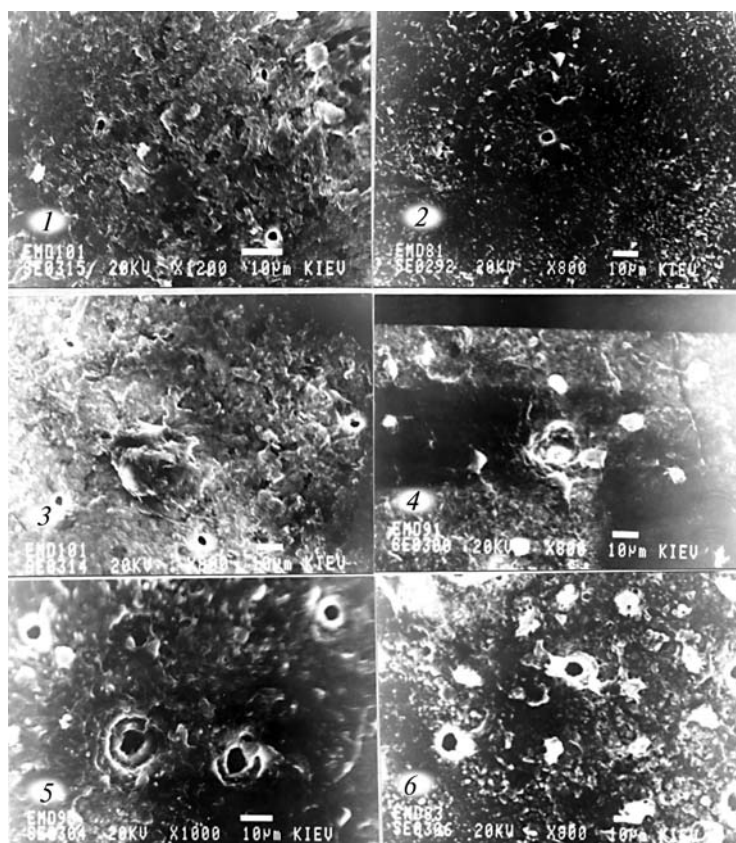


Рис. 2. Поровая система *Pisidioidea*: 1 — *Rivicoliana bourguignati*,  $\times 1200$ ; 2 — *R. morini*,  $\times 800$ ; 3 — *R. rivicola*,  $\times 800$ ; 4 — *Sphaerium corneum*,  $\times 800$ ; 5 — *Nucleocyclus radiatum*,  $\times 1000$ ; 6 — *N. nucleus*,  $\times 800$ .

Fig. 2. Pore system of *Pisidioidea*: 1 — *Rivicoliana bourguignati*,  $\times 1200$ ; 2 — *R. morini*,  $\times 800$ ; 3 — *R. rivicola*,  $\times 800$ ; 4 — *Sphaerium corneum*,  $\times 800$ ; 5 — *Nucleocyclus radiatum*,  $\times 1000$ ; 6 — *N. nucleus*,  $\times 800$ .

следних на 36,18% выше, чем у видов рода *Sphaerium* и на 32,89% выше в сравнении с видами рода *Rivicoliana*. Значения наименьшего размера пор отмечаются у видов *Neopisidium*. Видимо поэтому ранее в этой группе поры не наблюдались (Dyduch-Falniowska, 1983).

Для некоторых из исследованных нами видов отмечено наличие разнообразных дополнительных образований, которые обрамляют края пор. Так, у *N. nucleus* и *N. radiatum* мелкие поры (диаметр  $4,35 \pm 0,91$  мкм) окружены полым

Таблица 1. Диаметр пор раковин у моллюсков надсемейства *Pisidioidea*

Table 1. Shell pore diameter in molluscs of the superfamily *Pisidioidea*

Вид	n	Статистические показатели			
		lim	$\bar{x} \pm m_x$	$\sigma$	V
<i>Rivicoliana bourguignati</i>	10	4,69–7,51	$6,10 \pm 0,34$	1,08	17,76
<i>R. morini</i>	9	5,63–7,51	$6,73 \pm 0,22$	0,99	12,18
<i>Nucleocyclus nucleus</i>	10	6,57–9,86	$8,17 \pm 0,22$	1,38	15,49
<i>N. radiatum</i>	6	6,51–10,47	$8,88 \pm 0,56$	1,38	15,49
<i>Sphaerium corneum</i>	2	4,38–8,13	6,26		
<i>Musculium hungaricum</i>	3	3,96–4,79	$4,44 \pm 0,25$	0,43	9,76
<i>M. creplini</i>	4	4,22–5,63	$5,12 \pm 0,31$	0,43	12,31
<i>Amesoda scaldiana</i>	9	5,88–9,05	$7,39 \pm 0,36$	1,09	14,18
<i>A. solida</i>	4	3,26–5,12	$4,13 \pm 0,38$	0,77	18,61
<i>Neopisidium moitessierinum</i>	7	0,81–1,21	$0,96 \pm 0,05$	1,41	14,72
<i>Pisidium amnicum</i>	9	5,94–10,05	$8,57 \pm 0,41$	1,22	14,28

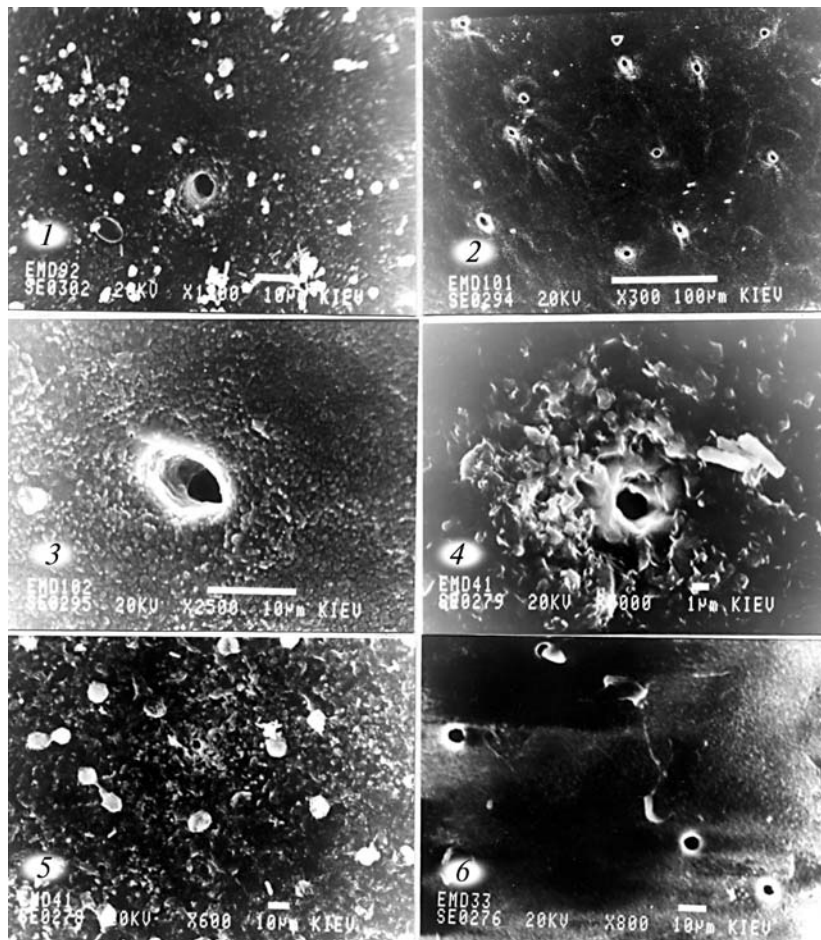


Рис. 3. Порвая система Psidioidea: 1 — *Amesoda solida*,  $\times 1200$ ; 2 — *A. scaldiana*,  $\times 300$ ; 3 — *A. scaldiana*,  $\times 2500$ ; 4 — *Musculium hungaricum*,  $\times 5000$ ; 5 — *M. hungaricum*,  $\times 600$ ; 6 — *M. creplini*,  $\times 800$ .

Fig. 3. Pore system of Psidioidea: 1 — *Amesoda solida*,  $\times 1200$ ; 2 — *A. scaldiana*,  $\times 300$ ; 3 — *A. scaldiana*,  $\times 2500$ ; 4 — *Musculium hungaricum*,  $\times 5000$ ; 5 — *M. hungaricum*,  $\times 600$ ; 6 — *M. creplini*,  $\times 800$ .

валиком (рис. 2, 5, 6). В процессе разрастания пор у этих видов (при диаметре  $8,17 \pm 0,22$  и  $8,88 \pm 0,56$  мкм соответственно) верхняя стенка валика разрушается и вокруг поры образуется желобок кольцевой формы с круто приподнятыми вверх внешней и внутренней стенками. Ширина его колеблется от 2,32 до 4,78 мкм. Подобное образование было описано ранее нами для *Euglesa fossarina* (Киричук, Стадниченко, 1996). Следует отметить, что у *Sphaerium corneum*, близкого к *N. nucleus*, такие образования отсутствуют (рис. 2, 4). Специфическое строение пор характерно и для *M. hungaricum* (рис. 3, 5). У этого вида они окружены высокой воронкой с сильно утолщенными краями. У *Neopisidium moitessierianum* верхняя часть полукольцевого валика, загибаясь над порой, образует специфический «козырек» (рис. 1, 3, 4). Поэтому внутренняя поверхность створки у этого вида выглядит складчатой.

Поверхность стенки каналов у всех исследованных видов неровная (рис. 3, 1, 4), также как и у видов *Euglesidae* (Киричук, Стадниченко, 1996). Как правило, она либо губчатая, либо складчатая. Следует отметить, что наиболее ярко губчатость выражена у родов *Amesoda* (рис. 3, 3) и *Pisidium* (рис. 1, 1).

Таблица 2. Возрастные изменения плотности пор (экз/мм<sup>2</sup>) раковин моллюсков надсемейства *Pisidioidea*Table 2. Ontogenetic changes of shell pores density in molluscs of the superfamily *Pisidioidea*

Моллюск	n	Длина створки		Створка	Статистические показатели			
		lim	$\bar{x} \pm m_x$		$\bar{x} \pm m_x$	$\sigma$	v	
<i>Rivicoliana boettgeriana</i>	13	13,5–16,5	13,94±1,09	Правая	318,14±24,42	88,05	27,68	
	22	16,6–19,6	17,19±0,80		225,65±17,68	82,91	36,74	
	3	19,7–22,7	15,25±5,09		230,96±8,58	14,87	6,44	
<i>R. morini</i>	13	13,5–16,5	13,80±1,08	Левая	304,95±28,43	102,50	33,61	
	26	16,6–19,6	17,22±0,67		234,35±16,17	82,46	35,19	
	6	19,7–22,7	17,77±2,98		226,20±30,29	74,19	32,80	
	2	11,0–13,9	11,40		502,00			
	15	14,0–16,9	15,16±0,19		226,67±7,56	29,26	12,91	
<i>R. bourguignati</i>	4	11,0–13,9	11,56±0,14	Левая	521,44±37,00	74,00	14,19	
	11	14,0–16,9	15,16±0,19		196,76±10,87	36,05	18,32	
	7	3,0–8,3	4,47±0,54		Правая	361,12±18,87	56,60	15,67
	29	8,4–13,7	9,09±0,43			235,94±8,29	45,41	19,25
	16	13,8–19,1	17,01±0,24			219,20±14,71	58,83	26,84
<i>R. rivicola</i>	22	3,0–8,3	5,12±0,42	Левая	346,44±15,56	72,97	20,06	
	30	8,4–13,7	9,92±0,14		276,90±12,78	74,55	26,98	
	19	13,8–19,1	17,47±0,21		201,13±9,05	39,43	19,60	
	11	4,2–13,2	8,22±0,34		Правая	357,15±12,81	42,50	11,90
	25	13,3–22,3	17,24±0,87			254,86±14,77	75,33	28,12
<i>Amesoda scaldiana</i>	8	4,2–13,2	8,01±0,29	Левая	400,01±10,63	30,06	7,52	
	26	13,3–22,3	18,42±0,69		267,86±14,77	75,33	28,12	
	20	3,0–7,2	4,89±0,23		Правая	581,44±23,29	104,17	13,33
	4	7,3–11,5	9,25±0,72			39,30±30,65	61,31	11,37
	23	3,0–7,2	4,77±0,82			601,26±15,75	75,55	9,43
<i>A. solida</i>	3	7,3–11,5	9,17±1,02	Правая	304,77±28,07	48,62	9,63	
	6	3,2–7,7	5,19±0,44		515,19±22,57	63,82	8,92	
	4	7,8–12,3	9,93±0,70		Левая	391,08±20,00	41,80	7,07
	8	3,2–7,7	5,10±0,44			539,30±21,22	60,01	8,12
	8	7,8–12,3	9,90±0,42		413,41±32,55	92,07	15,01	
<i>Pisidium amnicum</i>	12	4,3–7,6	6,42±0,23	Правая	808,50±18,91	75,65	9,36	
	14	7,7–11,0	8,89±0,22		673,70±27,93	121,76	18,07	
	16	4,3–7,6	6,26±0,25		Левая	842,87±24,73	85,66	10,16
	19	7,7–11,0	8,49±0,12			703,08±20,31	75,99	10,81
	<i>Musculium hungaricum</i>	7	6,0–8,0		6,69±0,16	Правая	457,15±12,27	32,47
6		8,1–10,1	8,92±0,16	401,20±5,02	12,30		3,07	
8		6,0–8,0	7,20±0,21	Левая	436,62±12,03		34,03	7,79
4		8,1–10,1	7,98±0,60		417,87±15,84		31,68	7,58
<i>M. mucronulatum</i>		5	3,0–6,2	5,46±0,60	Правая		442,87±51,36	114,84
	14	6,3–9,4	7,83±0,20	428,58±22,50		84,19	19,64	
	4	3,0–6,2	5,17±0,64	Левая		637,51±17,59	35,18	5,52
	13	6,3–9,4	7,86±0,25			536,27±16,27	58,65	10,94
	<i>M. creplini</i>	13	5,0–7,3	6,42±0,15		Правая	608,25±7,49	27,02
2		7,4–9,6	8,50	597,00				
11		5,0–7,3	6,35±0,27	Левая	612,35±14,42		47,82	7,81
5		7,4–9,6	8,28±0,25		550,01±10,10		22,59	4,11
<i>M. terverianum</i>		11	4,5–7,3	5,60±0,25	Правая		617,54±20,82	69,06
	1	7,4–10,2	7,40	569,00				
	8	4,5–7,3	5,73±0,31	Левая		613,41±14,63	41,38	6,75
	5	7,4–10,2	9,50±0,53			518,58±12,08	27,01	5,21

В отличие от видов семейства *Euglesidae* описанные нами виды характеризуются равномерным расположением пор по всей поверхности створки (рис. 1, 2). Поры у этих видов крайне редко наблюдались нами на местах прикрепления мышц-замыкателей. Дело в том, что толщина раковины в этих местах значительно тоньше, чем на других участках. Поэтому большая плотность пор в этих местах сделала бы раковину очень ломкой.

Плотность пор у моллюсков разных размерных групп неодинакова. С увеличением размеров раковины средняя плотность пор уменьшается (табл. 2).

Таблица 3. Средняя плотность пор (экз/мм<sup>2</sup>) раковин моллюсков надсемейства PisidioideaTable 3. Average density of shell pores (pore/mm<sup>2</sup>) in molluscs of the superfamily Pisidioidea

Моллюск	n	Длина створки		Створка	Статистические показатели		
		lim	$\bar{x} \pm m_x$		$\bar{x} \pm m_x$	$\sigma$	v
<i>Rivicoliana rivi-</i> <i>cola</i>	36	4,2–21,6	14,32±0,95	Правая	286,12±12,50	75,01	26,22
	34	3,8–21,9	14,30±0,88	Левая	298,96±15,08	87,91	29,41
<i>R. bourguignati</i>	58	3,4–18,7	11,67±0,46	Правая	250,00±9,16	69,76	27,90
	75	3,1–18,7	10,35±0,50	Левая	239,77±14,45	124,28	51,84
<i>R. boettgeriana</i>	38	13,8–20,8	17,10±0,29	Правая	246,43±15,61	96,20	29,04
	45	14,1–22,3	17,39±0,30	Левая	253,66±13,71	91,95	36,25
<i>R. morini</i>	17	11,2–16,2	14,70±0,35	Правая	263,45±26,09	107,56	40,83
	15	11,2–16,2	14,24±0,48	Левая	283,34±40,16	155,53	54,89
<i>Amesoda scaldiana</i>	24	3,0–11,2	5,43±0,37	Правая	341,09±27,35	133,99	18,08
	26	3,1–11,2	5,27±0,36	Левая	367,05±23,65	120,60	15,72
<i>A. solida</i>	12	3,8–11,7	6,77±0,76	Правая	373,82±23,81	82,48	12,24
	16	3,8–10,9	7,50±0,63	Левая	376,35±24,83	99,31	14,68
<i>Sphaerium</i> <i>corneum</i>	8	7,9–11,0	9,38±0,38	Правая	308,04±18,53	52,41	17,01
	23	4,8–11,5	8,59±0,34	Левая	306,84±13,53	64,88	21,14
<i>Sph. mamillanum</i>	11	4,4–11,0	7,97±0,60	Правая	309,75±13,42	44,52	14,37
	27	4,3–13,6	8,93±0,45	Правая	825,41±19,48	101,22	23,79
<i>Nucleocyclus</i> <i>radiatum</i>	31	5,8–13,6	9,14±0,35	Левая	805,77±15,48	86,18	21,24
	10	6,0–12,4	9,16±0,79	Правая	811,44±20,95	66,25	16,10
<i>N. nucleus</i>	12	6,0–13,2	8,96±0,68	Левая	806,56±18,60	64,43	15,85
	13	6,4–9,3	7,72±0,34	Правая	431,33±10,50	37,86	8,78
<i>Musculium hunga-</i> <i>ricum</i>	12	6,4–9,3	7,74±0,28	Левая	430,37±9,56	33,10	7,69
	19	3,1–9,1	7,28±0,23	Правая	562,79±13,14	57,27	10,19
<i>M. mucronulatum</i>	17	3,3–9,1	7,23±0,37	Левая	560,10±16,75	69,07	12,33
	15	5,1–7,8	6,58±0,17	Правая	560,10±16,75	69,07	12,33
<i>M. creplini</i>	16	5,1–9,2	6,64±0,39	Левая	592,87±12,63	50,51	8,52
	12	4,8–7,4	5,75±0,28	Правая	610,73±20,19	69,95	11,45
<i>M. terverianum</i>	13	4,6–10,1	6,66±0,75	Левая	576,93±16,52	59,56	10,32
	2	3,9–4,4	4,15	Правая	476,00		
<i>M. strictum</i>	2	3,9–4,4	4,15	Левая	479,00		
	26	4,8–9,1	7,18±0,37	Правая	767,60±20,83	106,22	13,84
<i>Pisidium amnicum</i>	35	4,5–10,6	7,55±0,34	Левая	733,28±20,67	122,27	16,67

Так, у *R. bourguignati* с длинной раковины 3,0–8,3 мм плотность пор на 53,62% выше, чем с длинной раковины 8,4–13,7 мм и на 64,74% выше, чем у моллюсков с длинной раковины 13,8–19,1 мм. Гистологические исследования показали (Чернышева, Киричук, 1998), что закладка пор происходит на последних этапах эмбрионального развития животных и продолжается в стадии формирования у взрослых особей, о чем свидетельствует наличие каналов. Однако раковина растет быстрее, чем идет развитие каналов, поэтому средняя плотность пор с возрастом животных уменьшается. Если же сравнить один и тот же участок раковины (примакушечный), то можно отметить увеличение плотности пор на этом участке с возрастом животных.

Результаты исследований плотности пор у разных видовов Pisidioidea представлены в таблице 3. Статистически достоверные отличия в значениях средней плотности пор между левой и правой створками не обнаружены. В то же время выявлены отличия по данному показателю на родовом уровне. Наименьшие

значения этого показателя в семействе Sphaeriidae отмечены для Rivicoliana, а наибольшие для Nucleocyclus.

Значения плотности пор, по нашему мнению, зависят от абиотических факторов среды обитания моллюсков надсемейства Pisidioidea. Сравнивая среднюю плотность пор в разных экологических группировках моллюсков, выделенных соответственно с существующей экологической классификацией (Meier-Brook, 1975; Корнюшин, 1996), мы установили, что реобионтные виды (виды рода Rivicoliana и Amesoda) отличаются низкими показателями плотности пор. Для тельматобионтов (виды рода Nucleocyclus) характерны предельно высокие показатели данного признака. Стагнофильные же виды занимают промежуточное положение по описываемому показателю. У реофильных видов значения плотности пор в 2,8–3,3 раза ниже, чем у тельматобионтов. Виды рода Musculium отличаются значительной экологической пластичностью и относятся к группе эврибионтов. Возможно поэтому плотность пор у них колеблется в широких пределах (430–610 экз/мм<sup>2</sup>).

Представленные нами данные согласуются с данными других авторов (Dyduch-Falniowska, 1983; Adler, Fiechtner, 1991 et al.). Они подтверждают, что виды надсемейства Pisidioidea отличаются числом, строением, формой и особенностями расположения пор. Полученно также дополнительное подтверждение самостоятельности рода Nucleocyclus.

- Алексеев Н. К. О значении каналов в раковине моллюсков надсемейства Pisidioidea // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. — 1989. — 187. — С. 169–173.
- 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 Палеарктики (фауна, систематика, филогения). — Киев, 1996. — 175 с.
- Стадниченко А. П. Фауна України (Перлівниці. Кулькові.). — К. : Наук. думка, 1984. — 29, вип. 9. — 375 с.
- Чернышева А. О., Киричук Г. Е. Связь порового аппарата раковины и отросчатых клеток мантии у моллюсков надсемейства Pisidioidea (Bivalvia). — Вестн. зоологии. — 1992. — № 3. — С. 96–101.
- Adler M., Fiechter S. Shell pores in european pill clams (genus Pisidium) (Bivalvia: Eulamellibranchiata) // Proc. Tenth Intern. Malacol. Congr. (Tubingen, 1989). — Tubingen, 1991. — P. 599–600.
- Araujo R., Ramos M. A., Bedoya J. Microtubules in the shell of the invasive Bivalve Corbicula fluminea (Muller, 1774) (Bivalvia: Heterodonta) // J. Moll. Stud. — 1994. — 60. — P. 405–413.
- 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.
- 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.
- Boyle P. R. The aesthetes of chitons. 3: 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.
- Kirichuk G. E., Stadnichenco A. P. The pore system of the shell of freshwater and marine mussels // Ruthenica. — 1997. — 7. — № 1. — P. 25–29.
- Meier-Brook C. Der ökologische indikatorwert mitteleuropäischer Pisidium-Arten (Mollusca, Eulamellibranchiata) // Eiszeitalter und Gegenwart. — 1975. — № 26. — S. 190–195.
- Reindl S., Haszprunar G. Ultrastrukturelle untersuchungen von schaleporen. Caeca bei verschiedenen Arten der Fissurellidae (Archaeogastropoda) // Verh. Dt. Zool. Ges. — 1993. — 86. — № 1. — P. 173–182.
- 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.
- Waller T. R. Scanning electron microscopy of shell and mantle in the order Arcoida (Mollusca: Bivalvia) // Smithsonian contributions to zoology. — 1980. — № 313. — 58 p.