

УДК: 564.1.012.2

О ФОРМАХ СОХРАННОСТИ ИСКОПАЕМЫХ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ

Шилехин Л. Е.^{1, 2} , Бяков А. С.³ 

¹ ФГБОУ ВПО Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова, г. Москва,

² ФБГУН Геологический институт Российской академии наук, г. Москва

E-mail: levia4an@mail.ru

³ ФБГУН Северо-Восточный комплексный научно-исследовательский институт
им. Н. А. Шило ДВО РАН, г. Магадан

E-mail: abiakov@mail.ru

В предлагаемом обзоре рассмотрена степень выраженности основных таксономических признаков раковины ископаемых двустворчатых моллюсков для различных форм сохранности. Показано, что сочетание таких форм сохранности, как внутреннее ядро и отпечаток, нередко может быть предпочтительнее раковинной формы сохранности для более полной характеристики таксона. Впервые для пермских отложений Северо-Востока России приведено изображение раковины двустворчатого моллюска с сохранившимся паттерном окраски.

Ключевые слова: ископаемые двустворчатые моллюски, формы сохранности, раковина, ядро, отпечаток, паттерн окраски, пермь, Северо-Восток России.

DOI: 10.34078/1814-0998-2024-4-33-39

ВВЕДЕНИЕ

Ископаемые двустворчатые моллюски – одна из классических палеонтологических групп, для которой могут быть характерны разные формы сохранности скелета (раковины), описанные во многих работах (Друщиц, 1974; Янин, 1983; Бондаренко, Михайлова, 2011). Однако в них в общих чертах рассматривались формы сохранности для всей раковинной фауны без конкретизации именно в отношении двустворчатых моллюсков. В фундаментальных справочниках по двустворчатым моллюскам разделы о формах сохранности ископаемых двустворок отсутствуют (Основы..., 1960; Treatise..., 1969; Невеская и др., 2013), поэтому нам представляется важным более подробное и предметное рассмотрение этого вопроса. В предлагаемой статье рассмотрена степень выраженности (представленность) основных таксономических признаков двустворчатых моллюсков на образцах разных форм сохранности.

Особенно важным является понимание соотношения форм сохранности и представленно-

сти тех или иных таксономических признаков раковины для работы с палеозойским материалом, т. к. раковинная сохранность характерна преимущественно для мезо-кайнозойских двустворчатых моллюсков. К сожалению, в палеозойских отложениях значительно чаще раковин встречаются их отпечатки и ядра. Это может объясняться, в частности, минеральным составом раковины, который у двустворок, за исключением устриц, представлен преимущественно арагонитом (Carter et al., 2012). Чем древнее отложения, тем меньше вероятность сохранения в них арагонитовой раковины, поскольку такие раковины более склонны к растворению, чем кальцитовые (Kobluk, Mapes, 1989).

ФОРМЫ СОХРАННОСТИ РАКОВИН ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ

Раковинная форма сохранности. Мягкое тело не сохраняется в ископаемом состоянии, поэтому задачей палеомалаколога при определении родовой и видовой принадлежности является грамотное описание раковины двустворчатого моллюска. Парадоксальность этого процесса заключается в том, что некоторые важные признаки раковины двустворчатых моллюсков могут

быть недоступны для изучения на самой раковине и лучше представлены на образцах другой, «нераковинной» формы сохранности. Прежде всего речь идёт о признаках внутренней поверхности створок: зубного аппарата, лигамента, отпечатков мускулов, мантийной линии. Если образец представлен экземпляром с сомкнутыми створками или створка скреплена внутренней поверхностью с вмещающим матриксом, то строение внутренней поверхности створок останется неизвестным. Кроме того, отпечатки мускулов и мантийная линия могут отсутствовать на раковине из-за частичного ее растворения в процессе диагенеза.

Очевидно, что размер и форма раковины, представленные на образцах с раковинной формой сохранности, отвечают реальным, если образцы не подвергались деформации в процессе фоссилизации. Из размерных характеристик только толщина створок может незначительно отличаться от прижизненной, т. к. перламутровый слой склонен к растворению. Скульптура раковины, особенно микроскульптура, как правило, отвечает прижизненному состоянию, однако этот признак наиболее склонен к утрате в процессе диагенеза.

Важным признаком, который можно выявить только на образцах с раковинной сохранностью, является *микроструктура раковины*. Ее можно обнаружить даже на ядрах раковин в том случае, когда сохраняются фрагменты раковинного вещества. Этот признак нередко имеет семействен-

ный ранг, реже родовой (Попов, 1992). Однако изучение микроструктуры раковины может быть невозможно из-за перекристаллизации раковинного вещества.

Отдельно стоит упомянуть об *окраске раковины*. Существует три типа пигмента раковины двустворкок. Некоторые из них, например меланин, более склонны к минерализации (Williams, 2016). При минерализации цвет пигмента меняется на цвет минерала, передавая только прижизненное поле распространения пигмента на раковине. Это означает, что цвета, сохранившиеся на ископаемой раковине, не будут отвечать прижизненной окраске. В таком случае корректнее называть этот признак не окраской, а *паттерном окраски* (Сох, 1969). *Сохранность данного признака* напрямую зависит от возраста отложений и от приуроченности пигмента к слою раковины. У некоторых групп двустворкок пигмент приурочен к наружному органическому слою – перيوстракуму. Паттерн окраски таких особей не имеет шансов сохраниться в ископаемом состоянии, т. к. перيوстракум растворяется практически сразу после смерти. У других таксонов пигментация приурочена к конхиолину, образующему органический матрикс раковины, и их паттерн окраски может сохраниться (Сох, 1969).

Древнейший образец с сохранившимся паттерном окраски известен из девона (Сох, 1969). Единичные находки встречаются также в карбоне (Foerste, 1930; Murphy, 1965). В перми отдельные аналогичные находки иноцерамоподобных

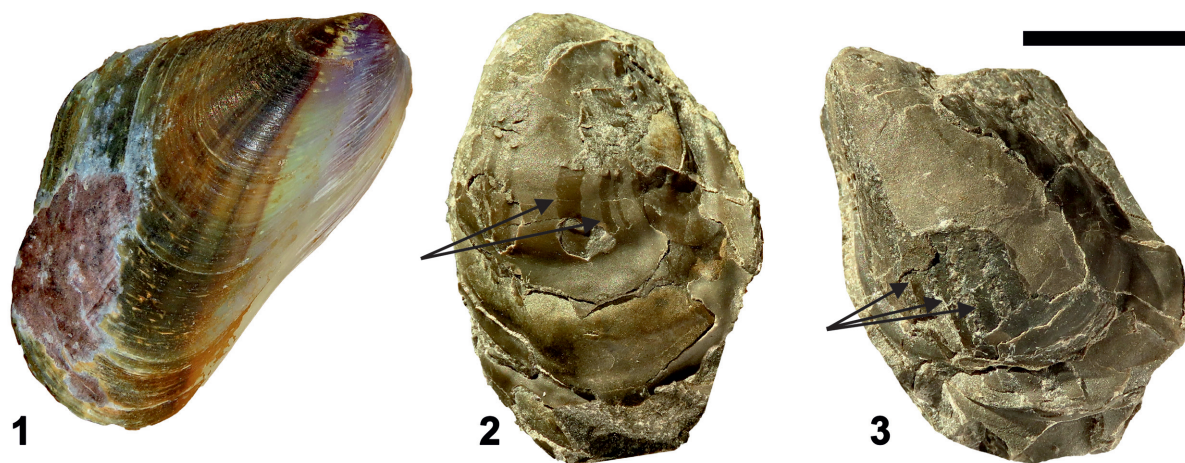


Рис. 1. Раковины двустворчатых моллюсков с сохранившимся паттерном окраски: 1 – *Modiolus adriaticus* Lamarck, современный, Средиземное море; 2, 3 – *Kolymia multiformis* Biakov, средняя пермь, вордский ярус, Омолонский массив (Северо-Восток России). Паттерны окраски представлены тёмными радиальными полосами (указаны стрелками у ископаемых форм). Масштабная линейка 1 см.

Fig. 1. Bivalve shells with preserved color patterns. 1 – *Modiolus adriaticus* Lamarck, recent, Mediterranean Sea; 2, 3 – *Kolymia multiformis* Biakov, Middle Permian, Wordian stage, Omolon Massif (Northeast Russia). Color patterns are represented by dark radial bands (indicated by arrows in fossil forms). Scale bar 1 cm.

двустворчатых моллюсков известны в Новой Зеландии (Waterhouse, 1963) и Северо-Востоке России, а также плагиостом в Восточной Гренландии (Newell, 1955).

В данной статье впервые изображена раковина двустворчатого моллюска с сохранившимся паттерном окраски из пермских отложений России (рис. 1). **Чаще паттерн окраски сохраняется на мезозойских раковинах** (Wolkenstein, 2022). В миоценовых и более поздних отложениях сохранность данного признака представлена относительно регулярно (Asato, 2022).

Также известны местонахождения, не связанные с карбонатной минерализацией раковин. Раковины и ядра двустворчатых моллюсков в процессе литогенеза могут замещаться различными минералами, но наиболее удачным с точки зрения сохранения признаков является замещение кремнеземом или частичное окремнение (рис. 2). Благодаря окремнению раковины становятся более прочными и устойчивыми к растворению, чем вмещающие породы. Это обеспечивает сохранение раковин в палеозойских отложениях и упрощает процесс препарирования, в том числе позволяя использовать некоторые виды кислот без риска повреждения раковины. Примером местонахождений с такой формой сохранности являются пермские отложения Стеклянных гор западного Техаса (Newell, 1942; Cooper, Grant, 1972; McRoberts, Newell, 2005) и силурийские отложения Чехии (Mergl, 2010). Известны находки blisterного жемчуга на окремнённых раковинах из силурийских отложениях острова Готланд в Швеции (Liljedahl, 1985). Ископаемый жемчуг плохо сохраняется в ископаемом состоянии и его находки даже в отложениях кайнозоя очень редки. Ме-

стонахождения с окремнёнными раковинами являются уникальными и иногда гарантируют превосходную сохранность раковин и их многочисленность.

Внутреннее ядро представляет собой слепок внутренней полости раковины и образуется при заполнении ее после разрушения мягких частей тела окружающим ее осадком (Друщиц, 1974).

Реальный размер раковины всегда будет больше размера внутреннего ядра, которое по ней образовано. В зависимости от толщины створок размеры будут в той или иной степени отличаться. Форма раковины не всегда пропорциональна форме образованного по ней внутреннего ядра. Их соотношение может быть таковым, если форма висцеральной полости непропорциональна форме раковины, что характерно для некоторых толстостенных видов. Например, Н. Ньюэлл отмечал, что у представителей рода *Septimyalina* Newell на поздних стадиях онтогенеза объём висцеральной полости начинает уменьшаться, а раковина продолжает увеличиваться (Newell, 1942). Это означает, что ядра, образованные по раковинам более зрелых и крупных особей, могут быть относительно меньше, чем ядра, образованные по раковинам меньших и более молодых особей. В таком случае размер и форма раковины будет искаженно отображаться на ядре.

В зависимости от толщины створок скульптура может быть не выражена, что характерно для ядер, образованных по раковинам толстостенных форм, менее выраженной или полностью отвечать скульптуре раковины, что характерно для тонкостенных форм.

Довольно часто внутреннее ядро оказывается более информативным, чем ракови-

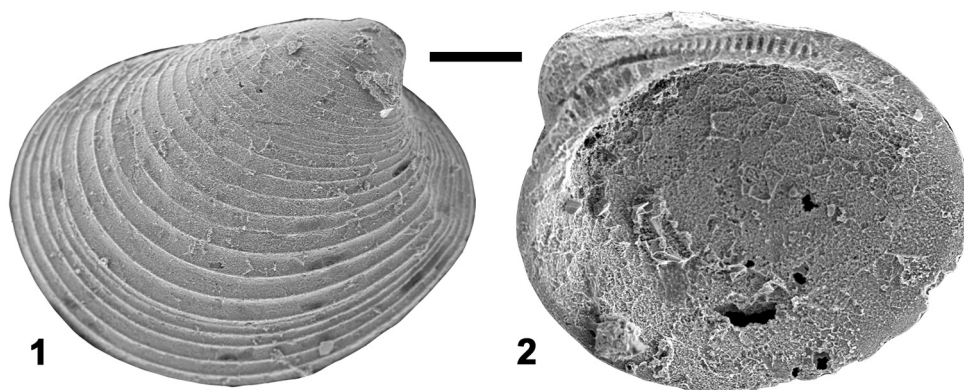


Рис. 2. Окремнённые раковины двустворчатых моллюсков с уникально хорошей сохранностью признаков для силурийских представителей: 1 – правая створка снаружи, 2 – правая створка с внутренней стороны; Чехия, силур, венлок (Mergl, 2010). Масштабная линейка 100 мкм.

Fig. 2. Silicified shells of bivalves with uniquely good preservation for Silurian representatives: 1 – right valve from the outside, 2 – internal view of the right valve; Czech Republic, Silurian, Wenlock (Mergl, 2010). Scale bar 100 μ m.

на, с точки зрения изучения признаков внутренней поверхности створок. Такие признаки, как строение лигамента, зубного аппарата, отпечатки мускулов и мантийная линия представлены на ядре в виде негативного отражения внутренней поверхности створки (рис. 3).

Наружное (внешнее) ядро и отпечаток. По нашему мнению, эти формы сохранности в рамках данной статьи следует объединить в одну группу.

Наружным ядром называется определенная форма сохранности окаменелости в виде естественного слепка-отливки, образовавшегося в результате заполнения вторичным минералом полости внутри и воспроизводящего его форму и размеры и позитивно отражающего структуру внешней его поверхности (по Янину, 1983, с изменением).

Отпечатком называется определенная форма сохранности окаменелости в виде естественного оттиска скелета в породе, воспроизводящего контуры и размеры всего остатка или его части и обычно отражающего элементы строения внешней поверхности окаменелости (Янин, 1983).

Внешнее ядро и отпечаток раковины передают особенности ее наружной скульптуры. Силиконовый или гипсовый слепок, изготовленный по отпечатку раковины, часто мало отличается от наружного ядра с точки зрения отображенных на нём признаков, нередко на нем гораздо лучше сохраняются тонкие особенности скульптуры (рис. 4).

Данные формы сохранности идеально передают наружные признаки раковины (размер, форму, скульптуру) при отсутствии деформаций и минерализации отпечатков в процессе диагенеза. В некоторых случаях подобные формы сохранности даже более информативны, чем сама раковина. Скульптура раковины может частично утратиться в процессе диагенеза, а отпечаток и наружное ядро не подвергаются растворению, т. к. сложены вмещающей породой. Признаки внутренней поверхности створок не отображаются на образцах данной формы сохранности.

Следует заметить, что для многих образцов характерно сочетание двух форм сохранности: отпечатка и внутреннего ядра. Такое сочетание

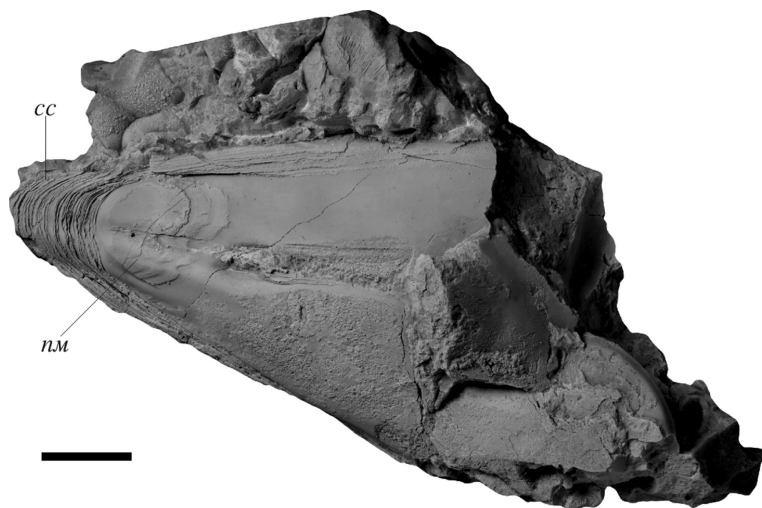


Рис. 3. Внутреннее ядро левой створки *Pinna pacata* Shilekhin, Mazaev et Biakov; Южное Приуралье, карьер Шахтау; нижняя пермь, верхнеассельский подъярус (Шилехин и др., 2023). Обозначения: сс – септальные сутуры (элемент морфологии внутренней поверхности макушек пиннид), нм – передний мускул. Масштабная линейка 1 см.

Fig. 3. Left valve internal mold of the *Pinna pacata* Shilekhin, Mazaev et Biakov; Southern Urals, Shakhtau Quarry; Lower Permian, Upper Asselian Substage (Shilekhin et al., 2023). Explanations: ss (cc) – septal sutures (element of the inner surface morphology of the Pinnidae umbos), am (nm) – anterior muscle. Scale bar 1 cm.

даёт возможность изучить как элементы внешней морфологии, так и внутренней. Настолько полная представленность признаков не всегда доступна на материале с раковинной сохранностью.

Сложное ядро может образовываться на конечной стадии литификации тонких глинистых и мергелистых осадков в условиях двух синхронно развивающихся процессов: 1) продолжающегося уплотнения еще не затвердевшего окончательно осадка и 2) замедленного растворения стенки раковины по направлению изнутри наружу. В этом случае происходит постепенное сближение и наложение друг на друга двух сформировавшихся к этому времени поверхностей: поверхности внутреннего ядра и поверхности отпечатка раковины на породе (Янин, 1983).

Сложные ядра достоверно отражают как признаки внешней, так и внутренней поверхности раковины. Между тем степень выраженности признаков зависит от скорости образования ядра. Чем медленнее образовалось ядро, тем хуже будут выражены признаки, вплоть до полного их отсутствия. Обычно такая форма сохранности встречается довольно редко.

По итогам работы сделано обобщение в виде таблицы. Она частично опирается на ранее известные факты (Друщиц, 1974; Янин, 1983; Бон-

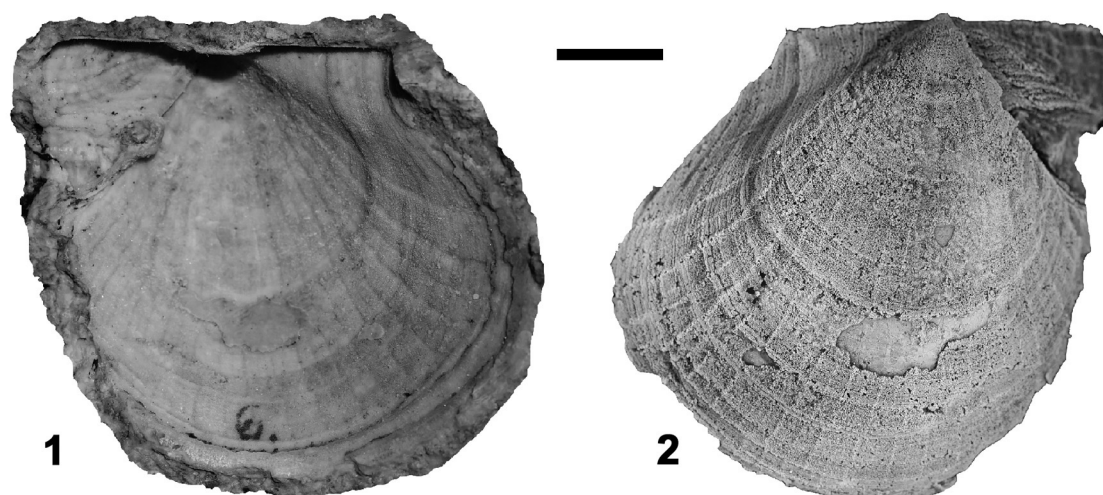


Рис. 4. Двустворчатый моллюск семейства Aviculopectinidae: 1 – отпечаток правой створки, 2 – силиконовый слепок по отпечатку; Южное Приуралье, карьер Шахтау; нижняя пермь, верхнеассельский подъярус. Масштабная линейка 1 см.

Fig. 4. Fam. Aviculopectinidae bivalve: 1 – imprint of the right valve, 2 – latex cast of the same specimen; Southern Urals, Shakhtau Quarry; Lower Permian, Upper Asselian Substage. Scale bar 1 cm.

Таблица. Представленность морфологических признаков ископаемых двустворчатых моллюсков на материале разной формы сохранности: (+) – признак, как правило, представлен; (–) – признак не представлен; (±) – признак может быть представлен.

Table. Representation of fossil bivalve morphological features on material of different forms of preservation: (+) – morphological feature is usually represented; (–) – morphological feature is not represented; (±) – morphological feature can be represented.

Признаки	Раковина	Внутреннее ядро	Наружное ядро, отпечаток	Сложное ядро
Форма	+	±	+	+
Размер	+	±	+	+
Скульптура	+	±	+	+
Микроструктура	+	–	–	–
Окраска	±	–	–	–
Отпечатки мускулов и мантийная линия	+	+	–	+
Зубной аппарат	+	+	–	+
Лигамент	+	+	–	+

даренко, Михайлова, 2011), однако дополнена и адаптирована с учётом специфики ископаемых двустворчатых моллюсков.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ И ВЫВОДЫ

В силу преимущественно арагонитового состава скелета двустворчатых моллюсков, находки их раковин в палеозойских отложениях редки и нерегулярны. Намного чаще встречаются внутренние ядра и отпечатки. Сочетание этих форм сохранности зачастую позволяет наблюдать больше признаков, чем раковинная форма сохранности. В

некоторых случаях это утверждение справедливо и в отношении сложных ядер. Однако очевидно, что только раковинная форма сохранности (при отсутствии перекристаллизации раковины) позволяет изучить признак, который в последние 30 лет начинает приобретать всё большее значение для систематики высокоранговых таксонов двустворчатых моллюсков – микроструктуру раковины, а также паттерн окраски. Известные случаи сохранности последнего признака настолько редки, что каждая новая находка представляет особый интерес для палеонтологии.

ЛИТЕРАТУРА

- Бондаренко О. Б., Михайлова И. А. Палеонтология. 3-е изд., доп. и перераб. В 2 т. Т. 2. Москва: Академия, 2011. 272 с.
- Друиц В. В. Палеонтология беспозвоночных. Москва: МГУ, 1974. 528 с.
- Невеская Л. А., Попов С. В., Гончарова И. А., Гужов А. В., Янин Б. Т., Полуботко И. В., Бяков А. С., Гаврилова В. А. Двустворчатые моллюски России и сопредельных стран в фанерозое // Труды Палеонтологического института РАН. Т. 294. Москва: Научный мир, 2013. 524 с.
- Основы палеонтологии. Моллюски – панцирные, двустворчатые, лопатоногие. Москва: АН СССР, 1960. 300 с.
- Попов С. В. Микроструктура раковины некоторых групп двустворчатых моллюсков // Труды Палеонтологического института РАН. Т. 245. Москва: Наука, 1992. 46 с.
- Шилехин Л. Е., Мазаев А. В., Бяков А. С. Находка древнейших представителей рода *Pinna* (Bivalvia) в раннепермском рифе Шахтау (Южное Приуралье, Россия) // Палеонтологический журнал. 2023. № 4. С. 21–25. DOI: 10.31857/S0031031X23040116.
- Янин Б. Т. Основы тафономии. Москва: Недра, 1983. 184 с.
- Asato K., Nakayama K., Imai T. Case study of the convergent evolution in the color patterns in the freshwater bivalves // Scientific Reports. 2022. Vol. 12. No. 10885. P. 1–9. DOI: 10.1038/s41598-022-14469-3.
- Carter J. G., Harries P., Malchus N., Sartori A., Anderson L., Bieler R., Bogan A., Coan E., Cope J., Cragg S., Garcia-March J., Hylleberg J., Kelley P., Kleemann K., Kriz J., McRoberts C., Mikkelsen P., Pojeta Jr., J., Skelton P. W., Temkin I., Yancey T., Zieritz A. Illustrated Glossary of the Bivalvia // Treatise Online. 2012. No. 48. P. 1–209.
- Cooper G. A., Grant R. E. Permian brachiopods of West Texas, I // Smithsonian Contributions to Paleobiology. 1972. Vol. 14. P. 1–183.
- Cox L. R. General features of Bivalvia // Treatise on Invertebrate Paleontology. Part I, Mollusca 1. Ed. R. Moore. Lawrence, KS, University of Kansas Press and Geological Society of America, 1969. P. N2–N129.
- Foerste A. F. The colour patterns of fossil cephalopods and brachiopods, with notes on gasteropods and pelecypods // Museum of Paleontology, University of Michigan Contributions. 1930. Vol. 3. No. 3. P. 109–150.
- Kobluk D. R., Mapes R. H. The fossil record, function and possible origins of shell colour pattern in Paleozoic marine invertebrates // Palaios. 1989. Vol. 4. No. 1. P. 63–85.
- Liljedahl L. Ecological aspects of a silicified bivalve fauna from the Silurian of Gotland // Lethaia. 1985. Vol. 18. P. 53–66.
- McRoberts C. A., Newell N. D. Marine Myalinidae (Bivalvia: Pterioidea) from the Permian of West Texas // American Museum Novitates. 2005. Vol. 3469. P. 1–15. DOI: 10.1206/0003-0082(2005)469<0001:MMBPFT>2.0.CO;2.
- Mergl M. Silicification of fossils in the Silurian and Devonian of the Barrandian, Czech Republic // Journal of the National Museum (Prague), Natural History Series. 2010. Vol. 179. No. 1. P. 139–145.
- Murphy J. I. A Pennsylvanian pelecypod retaining color markings // Journal of Paleontology. 1965. Vol. 39. P. 280–281.
- Newell N. D. Late Paleozoic pelecypods: Mytilacea // Kansas State Geological Survey Publication. 1942. P. 1–115.
- Newell N. D. Permian pelecypods of East Greenland. Meddelelser om Gronland undgivne af kommissionen for videnskabelige undersogelser i Gronland. 1955. Bd. 110. No. 4. 48 p.
- Treatise on invertebrate paleontology. Pt. N. Mollusca, 6. Bivalvia / Ed. R. C. Moore. Lawrence: Geol. Soc. Amer., Univ. Kansas Press, 1969. Vol. 1–2. 952 p.
- Waterhouse J. B. New Zealand species of the Permian bivalve *Atomodesma* Beyrich // Palaeontology. 1963. Vol. 6. Pt. 4. P. 699–717.
- Wolkenstein K. Fluorescent colour patterns in the basal pectinid *Pleuronectites* from the Middle Triassic of Central Europe: origin, fate and taxonomic implications of fluorescence // Palaeontology. 2022. Vol. 65. No. 5. Art. e12625. DOI: 10.1111/pala.12625.
- Williams S. T. Molluscan shell colour // Biological Review. 2016. Vol. 92. P. 1039–1058. DOI: 10.1111/brv.12268.

Поступила в редакцию 06.03.2024.

Поступила после доработки 16.09.2024.

ON FORMS OF PRESERVATION OF FOSSIL BIVALVES

L. E. Shilekhin^{1,2}, A. S. Biakov³

¹ Lomonosov Moscow State University, Moscow

² Geological Institute, RAS, Moscow

³ North-East Interdisciplinary Scientific Research Institute n. a. N. A. Shilo, FEB RAS, Magadan

The article reviews the degree of the main taxonomic features expression in the shell of fossil bivalves for various forms of preservation. It is shown that a combination of such forms of preservation as an internal mold and an imprint can often be more preferable than the shell form of preservation for a

more complete taxon characterization. For the first time, an image of a bivalve shell with a preserved color pattern is given for the Permian deposits in Northeast Russia.

Keywords: bivalve, forms of preservation, shell, mold, imprint, color pattern.

REFERENCES

- Asato, K., Nakayama, K., Imai, T., 2022. Case Study of the Convergent Evolution in the Color Patterns in the Freshwater Bivalves, *Scientific Reports*. 12, 10885, 1–9. DOI: 10.1038/s41598-022-14469-3.
- Basics of Paleontology. Polyplacophora, Bivalvia, Scaphopoda, 1960. Moscow, AS USSR [In Russian].
- Bondarenko, O. B., Mikhailova, I. A., 2011. Paleontology. Moscow, Academy [In Russian].
- Carter, J. G., Harries, P., Malchus, N., Sartori, A., Anderson, L., Bieler, R., Bogan, A., Coan, E., Cope, J., Cragg, S., Garcia-March, J., Hylleberg, J., Kelley, P., Kleemann, K., Kriz, J., McRoberts, C., Mikkelsen, P., Pojeta, Jr., J., Skelton, P. W., Temkin, L., Yancey, T., Zieritz, A., 2012. Illustrated Glossary of the Bivalvia. *Treatise Online*. 48, 1–209.
- Cooper, G. A., Grant, R. E., 1972. Permian Brachiopods of West Texas, I, *Smithsonian Contributions to Paleobiology*. 14, 1–183.
- Cox, L. R., 1969. General Features of Bivalvia, *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part I, Mollusca* 1. Ed. R. Moore. Lawrence, KS, University of Kansas Press and Geological Society of America, N2–N129.
- Drushchits, V. V., 1974. Invertebrate Paleontology. Moscow, Moscow University Publ. [In Russian].
- Foerste, A. F., 1930. The Colour Patterns of Fossil Cephalopods and Brachiopods, with Notes on Gasteropods and Pelecypods, *Museum of Paleontology, University of Michigan Contributions*. 3, 3, 109–150.
- Kobluk, D. R., Mapes, R. H., 1989. The Fossil Record, Function and Possible Origins of Shell Color Pattern in Paleozoic Marine Invertebrates, *Palaios*. 4, 1, 63–85.
- Liljedahl, L., 1985. Ecological Aspects of a Silicified Bivalve Fauna from the Silurian of Gotland, *Lethaia*. 18, 53–66.
- McRoberts, C. A., Newell, N. D., 2005. Marine Myalinidae (Bivalvia: Pterioidea) from the Permian of West Texas, *American Museum Novitates*. 3469, 1–15. DOI: 10.1206/0003-0082(2005)469<0001:MMBPFT>2.0.CO;2.
- Mergl, M., 2010. Silicification of Fossils in the Silurian and Devonian of the Barrandian, Czech Republic, *Journal of the National Museum (Prague), Natural History Series*. 179, 1, 139–145.
- Murphy, J. I., 1965. A Pennsylvanian Pelecypod Retaining Color Markings, *Journal of Paleontology*. 39, 280–281.
- Neveeskaya, L. A., Popov, S. V., Goncharova, I. A., Guzhov, A. V., Yanin, B. T., Polubotko, I. V., Biakov, A. S., Gavrilova, V. A., 2013. Phanerozoic Bivalvia in Russia and Adjacent Countries in Phanerozoic, Moscow, Nauchny Mir [In Russian].
- Newell, N. D., 1942. Late Paleozoic Pelecypods: Mytilacea, *Kansas State Geological Survey Publication*. 1–115.
- Newell, N. D., 1955. Permian Pelecypods of East Greenland. *Meddelelser om Gronland Undgivne af Kommissionen for Videnskabelige Undersogelser i Gronland*. 110, 4.
- Popov, S. V., 1992. Shell Microstructure in Some Bivalve Groups. Moscow, Nauka [In Russian].
- Shilekhin, L. E., Mazaev, A. V., Biakov, A. S., 2023. The Earliest Representatives of the Genus Pinna (Bivalvia), from the Early Permian Reef of Shakhtau (Southern Cisuralia, Russia), *Paleontol. J.* 57, 375–379. DOI: 10.1134/S0031030123040111.
- Treatise on Invertebrate Paleontology*, 1969. Mollusca, Part 6, Vol. 1–2., Bivalvia. Ed. R. C. Moore. Lawrence, KS, Geological Society of America, University of Kansas Press.
- Waterhouse, J. B., 1963. New Zealand Species of the Permian Bivalve *Atomodesma* Beyrich, *Palaeontology*. 6 (4), 699–717.
- Williams, S. T., 2016. Molluscan Shell Colour, *Biological Review*. 92, 1039–1058. DOI: 10.1111/brv.12268.
- Wolkenstein, K., 2022. Fluorescent Colour Patterns in the Basal Pectinid Pleuronectites from the Middle Triassic of Central Europe: Origin, Fate and Taxonomic Implications of Fluorescence, *Palaeontology*. 65 (5), e12625. DOI: 10.1111/pala.12625.
- Yanin, B. T., 1983. Basics of Taphonomy, Moscow, Nedra [In Russian].