

Prądnik. Prace Muz. Szafera	35	091–100	2025
-----------------------------	----	---------	------

MARIUSZ KĘDZIERSKI¹ , KALINA GRZYCZYŃSKA^{1,2} 
ADAM WIERZBICKI^{1*} 

¹Instytut Nauk Geologicznych, Wydział Geografii i Geologii, Uniwersytet Jagielloński
ul. Gronostajowa 3a, 30-387 Kraków, *e-mail: adam.wierzbicki@uj.edu.pl

²Szkoła Doktorska Nauk Ścisłych i Przyrodniczych Uniwersytetu Jagiellońskiego w Krakowie
ul. prof. S. Łojasiewicza 11, 30-348 Kraków

MIKROSTRUKTURA MUSZLI INWAZYJNEGO MAŁŻA RACICZNIKA ZMIENNA *DREISSENA POLYMORPHA* (PALLAS, 1771)

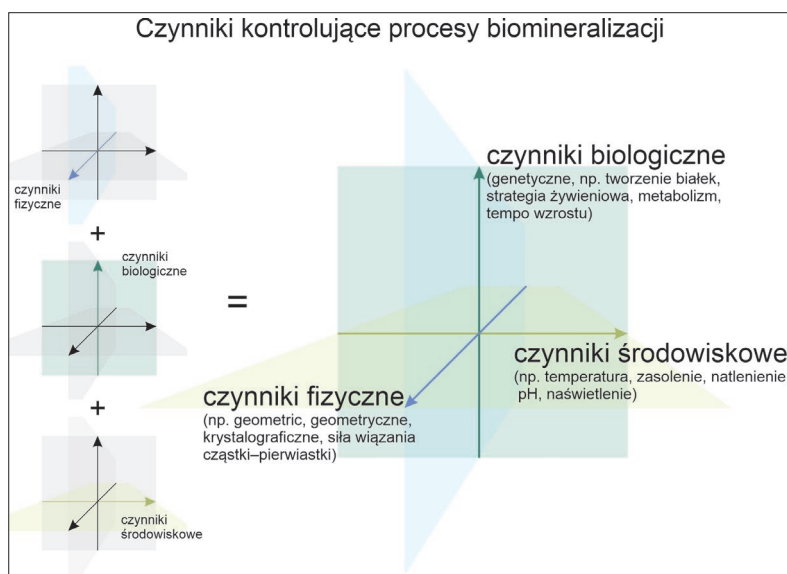
Shell microstructure of the invasive zebra mussel *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771)

Abstract. The freshwater mussel *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) is well known as an invasive species, but aspects of its shell biomineralisation have been addressed only in a limited number of studies. This topic is important, as the mussel selectively accumulates certain heavy metals in its shell. Moreover, the microstructure of the shell exhibits remarkable characteristics of an excellent biocomposite material, making it a valuable model for biomimetic research. Understanding the biomineralisation mechanism will allow us to read long-term data on metal concentrations in the mussel's environment and to use this invasive species to recover metals from water or for bioremediation purposes. This paper introduces key issues related to biomineralisation in bivalves using the zebra mussel as an example.

Key words: shell microstructure, crossed-lamellar, biocomposite, biomimetic, bioremediation

WSTĘP

Małże (Bivalvia) mają zdolność do koncentrowania jonów obecnych w wodzie w pobliżu zewnętrznego nabłonka fałdu płaszczka, co pozwala im w procesie biomineralizacji wytwarzać muszle z węglanu wapnia (CaCO_3) dostępnego w ich środowisku. Ma to kluczowe znaczenie dla chemizmu wód powierzchniowych (Vaughn & Hoellein, 2018), ponieważ w skali globalnej kontroluje zakwaszenie i tempo wyczerpywania się buforu węglanowego w wodach morskich. Oprócz węglanu wapnia, w strukturę muszli wbudowywane są także jony metali rozpuszczonych w wodzie, np. stront (Sr), fosfor (P), bar (Ba) czy lit (Li). Płaszcz małża dostarcza dwóch kluczowych komponentów do budowy muszli: nieorganicznych prekursorów jonowych (głównie Ca^{2+} i HCO_3^-) oraz złożonej matrycy organicznej (białek, glikoprotein i polisacharydów). W wyniku samoorganizacji tych składników, minerały tworzą się początkowo w fazie amorficznej. Brakuje jednak pełnego zrozumienia mechanizmów odpowiedzialnych za uporządkowane tworzenie i układanie się kryształów muszli (Immel i in., 2016; Checa, 2018). Ponieważ proces biomi-



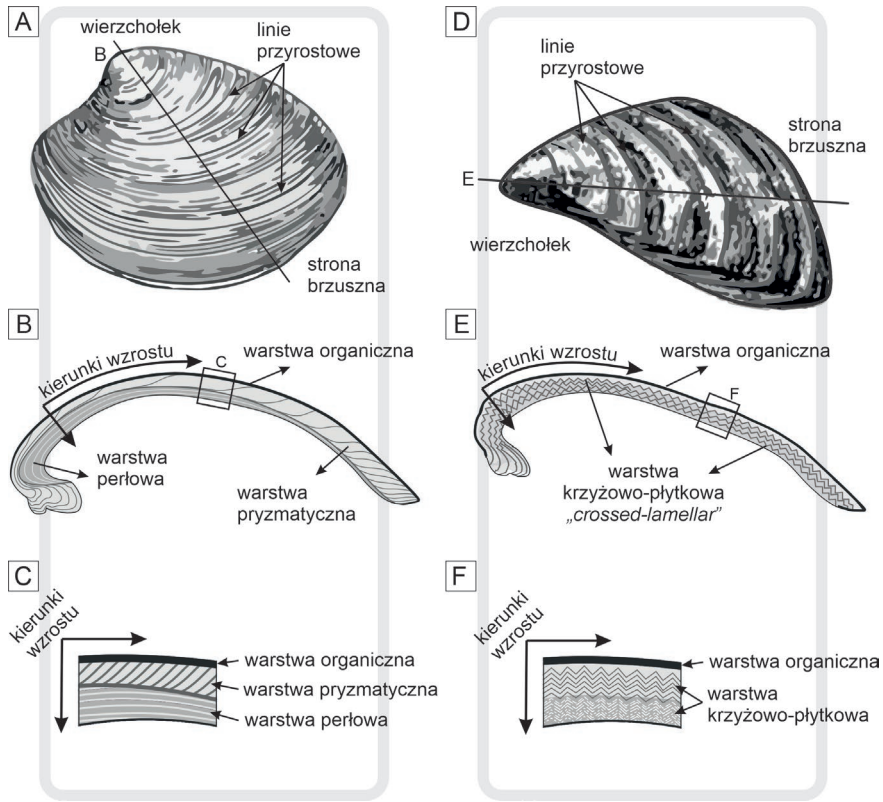
Ryc. 1. Zestawienie czynników kontrolujących proces biomineralizacji, określających osiami X, Y, Z wirtualną przestrzeń mikrostruktury muszli małży

Fig. 1. Factors controlling the biomineralisation process and defining the X, Y, and Z axes of the virtual space of the mussel shell microstructure

neralizacji odbywa się zasadniczo w ciągu całego życia małża, laminy przyrostowe muszli, tworzone dzień po dniu, stanowią naturalne archiwa, w których rejestrują się parametry biofizykochemiczne środowiska (Schöne i in., 2005; Schöne, 2013). Stanowią one zatem doskonały materiał badawczy w sklerochronologii i sklerochemii (Kwiecień i in., 2022), czego przykładem jest badanie wzorca wzrostu i geochemii (w tym składu pierwiastkowego i izotopowego) muszli małży w zmieniających się warunkach środowiskowych. Poznanie mechanizmu biomineralizacji muszli małży może również wpływać na sposób zarządzania ochroną środowiska (zob. Gröcke & Gillikin, 2008; Steeves i in., 2018).

Duża heterogeniczność muszli małży, ich zróżnicowanie morfologiczne oraz mikrostrukturalne, związane jest z mnogością mechanizmów biomineralizacji, które różnią się nie tylko pomiędzy taksonami, ale także pomiędzy środowiskami wód słodkich i słonych. Ogólnie uznaje się, że sam proces biomineralizacji małży jest kontrolowany zarówno przez czynniki środowiskowe i fizyczne (tj. geometryczne, krystalograficzne i przestrzenne), jak i genetyczne, np. tworzenie białek jest uzależnione od gatunku małża (ryc. 1; Checa, 2018).

Obecnie badania sklerochronologiczne koncentrują się na składzie mineralnym (różnorodność morfologiczna, np. Lopes-Lima i in., 2010; Brom & Szopa, 2016; Morhun i in., 2022) lub na składzie chemicznym/zawartości pierwiastków (np. Poitevin i in., 2020) muszli pochodzących z różnych lokalizacji i warunków środowiskowych. Podkreśla się w nich znaczenie stresu środowiskowego, który może wpływać na wzrost (Müller i in., 2021) i biomineralizację małży, np. poprzez zmniejszenie tempa wzrostu, a tym samym zaburzenie wzorów struktury muszli, np. wyraźne przerwy widoczne w liniach przyrostu muszli, odzwierciedlające stres środowiskowy (ryc. 2; Elorza i in., 2001).



Ryc. 2. Schemat budowy muszli małży na przykładzie typowego trójwarstwowego podziału A–C oraz w przypadku analizowanego gatunku *D. polymorpha* D–F

Fig. 2. Mussel shell structure: A–C – typical three-layer division; D–F – *D. polymorpha*

W ostatnich latach można zauważyć także wzrost zainteresowania wpływem środowiska na morfologię muszli małży a także mechanizm jej biomineralizacji. Pierwsze dane związane z analizą wpływu środowiska nie tylko na morfologię muszli, ale także na mechanizm jej biomineralizacji zostały przedstawione w pracy Kennedy’ego i in. (1969), w której wspomniano o tym, że racicznice mają całkowicie aragonitowe muszle, składające się z dwóch warstw różniących się układem skrzyżowanych lameli, blaszkowatych kryształów aragonitu (struktura krzyżowo-plytkowa; *crossed-lamellar*), przy czym warstwa wewnętrzna – złożony układ skrzyżowanych lameli – jest mniej uporządkowana niż zewnętrzna. Taka mikrostruktura skrzyżowanych lameli aragonitu występuje u większości mięczaków (Li i in., 2017), w tym u kilku heterodontycznych małży, jednak mechanizmy jej powstawania są wciąż przedmiotem badań (Suzuki i in., 2011). W przypadku muszli racicznicy zmiennej *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) niewiele wiadomo na temat przebiegu samego procesu biomineralizacji, a przecież małż ten odgrywa bardzo ważną rolę w środowisku ze względu na szerokie rozprzestrzenienie i masowe występowanie związane z jego inwazyjnym charakterem. Pewną lukę w wiedzy na ten temat wypełnia praca Immel i in. (2016), w której zwrócono uwagę na to, że muszla racicznicy zmiennej

wykazuje selektywną koncentrację niektórych metali ciężkich, w tym uranu, co można wykorzystać do lokalnej remediacji tego zanieczyszczenia. Zaproponowano też, aby badania nad biomineralizacją *D. polymorpha* uczynić modelowymi dla zrozumienia połączenia pomiędzy ekotoksykologią a ewolucją. Ostatnio ukazała się interesująca publikacja, w której muszle racicznicy zmiennej wskazano jako znakomite alternatywne źródło węgla wapnia stosowanego w procesie produkcji wapna do usuwania fosforu ze ścieków, z wydajnością powyżej 99% (McCorquodale-Bauer & Cicek, 2020). Doniesienia te pokazują, że muszle *D. polymorpha* warte są zainteresowania badaczy, a niniejsza publikacja, nosząca w dużej mierze charakter przeglądowo-opisowy, ma na celu przybliżenie czytelnikowi zagadnień związanych z ich mikrostrukturą na przykładzie wybranej muszli typowego osobnika.

MATERIAŁY I METODY BADAWCZE

Bardzo dobry przegląd wiedzy o *D. polymorpha* (Pall.) dostarcza publikacja Karatayeva & Burlakovej (2025) oraz strona internetowa Instytutu Ochrony Przyrody PAN (Stańczykowska & Lewandowski, 2014). Możemy się tam dowiedzieć, że małż ten to swoisty inżynier ekosystemu, który potrafi znacząco zmienić cały akwen, w którym występuje. Jest znakomitym filtратorem, co zwiększa przejrzystość wody, równocześnie jednak usuwa z niej składniki odżywcze, kluczowe dla innych gatunków. Po ustąpieniu ostatniego glaciału, jego występowanie ograniczało się głównie do obszaru pontokaspijskiego (M. Czarne, M. Kaspijskie), skąd rozprzestrzenił się do Europy poprzez system kanałów wodnych, a do Ameryki Północnej zawleczony został w latach 80. XX w. w wodach balastowych statków. Jego masowe występowanie potrafi wyrządzać duże straty gospodarcze, np. zatykać rury wlotowe w elektrowniach i oczyszczalniach ścieków. Muszla prezentowana w niniejszej pracy pochodzi z zalanego wyrobiska po eksploatacji żwiru Bagry Wielkie na krakowskim Płaszowie (współrzędne 50°1'55" N; 19°59'51" E). Została wybrana jako reprezentatywna dla badanej populacji ze względu na doskonały stan zachowania, typową wielkość i szacunkowy wiek ok. 4 lat, który odpowiada muszli dojrzałego osobnika w szczycie swego okresu rozrodczego (Stańczykowska & Lewandowski, 2014; tab. 1). Okaz *D. polymorpha* przed analizą oczyszczono w myjce ultradźwiękowej w wodzie dejonizowanej (~5 min/20° C) i wysuszone (~24 h/~30° C), następnie muszla została przełamana w taki sposób, aby uzyskać przełam prostopadły do powierzchni muszli zgodnie z najdłuższą osią między zawiasem a brzegiem muszli. Odpowiednio wypreparowane fragmenty zostały napyłone węglem w napyłarce Cressington Turbo Carbon Coater 208. Analiza mikrostruktury muszli i jej obrazowanie zostało przeprowadzone w Laboratorium Mikroskopii Skaningowej Elektronowej i Mikroanalizy Instytutu Nauk Geologicznych Uniwersytetu Jagiellońskiego przy pomocy mikroskopu skaningowego z emisją polową HITACHI S-4700 (FE-SEM).

Tabela 1. Parametry badanej muszli

Table 1. Parameters of the examined shell

	Długość Length L [cm]	Szerokość Width W [cm]	Wysokość Height H [cm]	W/H [1]	H/L [1]	Szacunkowy wiek Estimated age [lata / years]
<i>D. polymorpha</i>	3,20	1,50	1,80	1,20	0,47	4

OMÓWIENIE WYNIKÓW

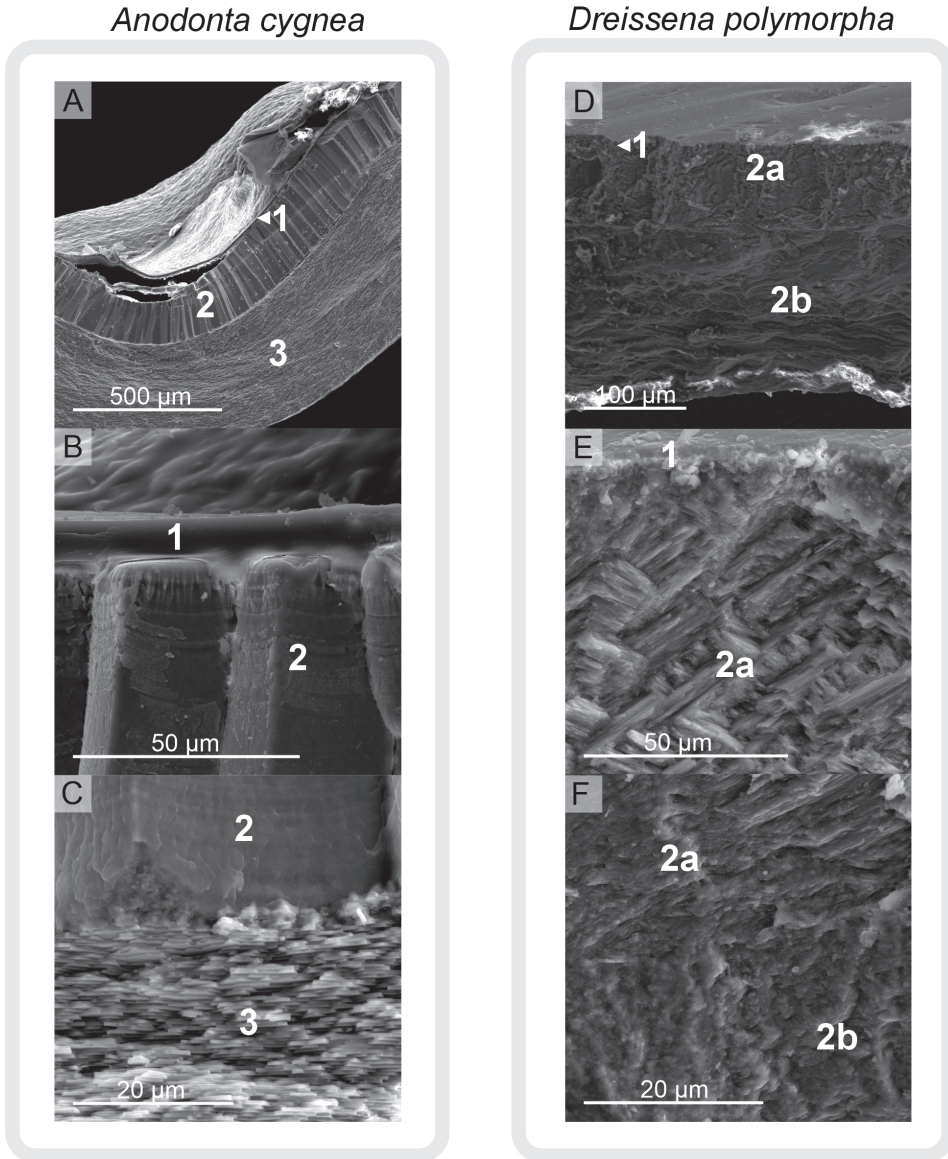
Zasadniczo muszle małży składają się z trzech głównych warstw widocznych w przekroju poprzecznym muszli (ryc. 2A–C; 3A–C):

- zewnętrznej warstwy rogowej zwanej periostrakum. Jest to najcieńsza warstwa muszli, która jest obecna na powierzchni muszli za życia małża, ale rozpada się stosunkowo szybko po obumarciu osobnika. Zbudowana jest z konchioliny o średniej grubości od 1 do 110 μm (Harper, 1997), chroni aragonitową strukturę muszli przed korozją;
- warstwy środkowej zwanej ostrakum, która jest najgrubsza, pryzmatyczną warstwą muszli zbudowaną z węgla wapnia w postaci kryształów (pryzmatów) kalcytu lub aragonitu (ryc. 3). Posiadają one charakter monokryształów, choć w rzeczywistości są przestrzennie uporządkowanymi nanoziarnami o tej samej orientacji krystalograficznej (Cölfen & Antonietti, 2005; Wolf i in., 2012). Pryzmaty są zorientowane prostopadle do periostrakum w większości gatunków, choć zdarzają się ukośnie zorientowane lub prawie równoległe;
- warstwy wewnętrznej zwanej hypostrakum. Warstwa ta bezpośrednio styka się z płaszczem małża w postaci mikrostruktury perłowej (macica perłowa), która składa się z wielokątnych płytek aragonitu, zorientowanych równoległe do ostrakum (prostopadle do osi pryzmatów) i zgrupowanych w cienkie arkusze zatopione w organicznej matrycy (Cölfen & Antonietti, 2005; Wolf i in., 2012). Najczęściej spotykana jest laminarna mikrostruktura macicy perłowej zwana „ceglaną ścianą” (ryc. 3C; Nakahara, 1991). Hypostrakum w największym stopniu determinuje właściwości mechaniczne muszli i jest uważane za naturalny kompozyt o tysiącokrotnie wyższej odporności na pękanie niż aragonit wytrącany chemicznie (Taylor & Layman, 1972; Jackson i in., 1990).

W analizowanym przypadku *D. polymorpha* nie obserwujemy jednak typowego podziału na te trzy wymienione warstwy mikrostruktury muszli (ryc. 4; por. Immel i in., 2016). Ze względu na występowanie krzyżowo-płytkowego ułożenia kryształów aragonitu o zmiennym stopniu uporządkowania, trudno wskazać warstwę pryzmatyczną a także dopatrzeć się hypostrakum (warstwy perłowej) o zgrupowanych w arkusze płytkach aragonitu. Zamiast tego, bezpośrednio pod periostrakum widać wyraźnie zaznaczającą się warstwę z układem krzyżowo ułożonych lametek kryształów aragonitu, która jest podścielona podobną strukturą, ale o znacznie mniejszej regularności (ryc. 4B–F).

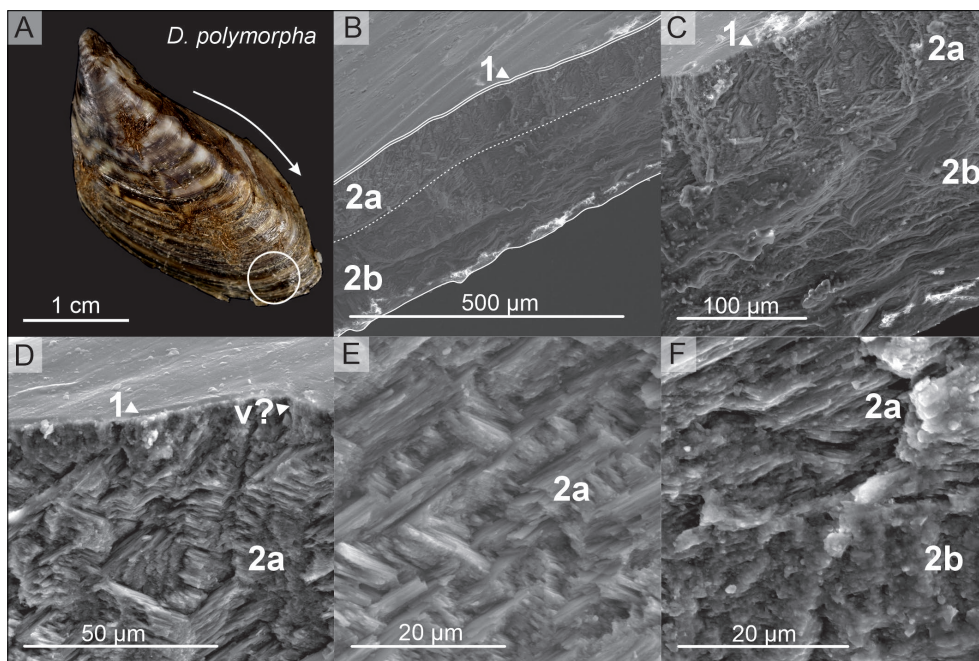
Jak wcześniej zauważono, właściwości mechaniczne muszli są w głównym stopniu uzależnione od występowania biokompozytu jakim jest hypostrakum (macica perłowa). Jak w takim razie wygląda wytrzymałość mechaniczna muszli *D. polymorpha*? Okazuje się, że układ krzyżowo-płytkowy ma unikatowe właściwości, które doskonale widać w analizowanym przykładzie. Są to wspomniane już układy krzyżowe lametek aragonitu, a także jego hierarchiczność, wyrażona w postaci zmniejszającego się uporządkowania.

Ta charakterystyczna kompozytowa struktura wykazuje znacznie wyższą odporność na pękanie niż czysty minerał węglanowy. Struktury te, o złożonej hierarchicznej mikroarchitekturze obejmującej różne skale, wykazują ogromny potencjał wzmocnienia się podczas odkształcania, dzięki mechanizmom takim jak mikropęknięcia, mostkowanie włókien aragonitu i odchylenie pęknięć. Badanie tych mechanizmów wzbudza duże zainteresowanie, ponieważ toruje drogę do rozwoju biomimetycznych zaawansowanych materiałów kompozytowych do zastosowań konstrukcyjnych (Li i in., 2017). Co ciekawe, brak macicy perłowej, która zawiera dużą ilość matrycy organicznej, odpowiada niskiemu



Ryc. 3. Porównanie typów mikrostruktury muszli małży na przykładzie *Anodonta cygnea* (szczeżęja wielka; mikrografie A–C) do *Dreissena polymorpha* (mikrografie D–F). 1 – periostrakum; 2 – ostrakum z widocznymi pryzmatami; 2a – warstwa ostrakum o uporządkowanej (E) budowie krzyżowo-plytkowej; 2b – warstwa ostrakum o nieuporządkowanej (F) budowie krzyżowo-plytkowej; 3 – hypostrakum (macica perłowa), doskonale widoczny (C) jest „cegłana ściana”

Fig. 3. Comparison of shell microstructure between *Anodonta cygnea* (swan mussel; microphotographs A–C), and *Dreissena polymorpha* (microphotographs D–F). 1 – periostracum; 2 – ostracum, with visible prisms; 2a – ostracum with regular crossed-lamellar structure; 2b – ostracum with less organized crossed-lamellar structure; 3 – hypostracum (nacre layer) showing a distinct “brick and mortar” arrangement



Ryc. 4. Zestawienie fotografii z mikroskopii skaningowej (FE-SEM). A – analizowany okaz *D. polymorpha*. Strzałka wskazuje kierunek wzrostu muszli małża. Biały okrąg wyznacza miejsce, w którym wykonano mikrofotografie przełamu muszli. B–F – fotografie mikrostruktury (FE-SEM): 1 – warstwa organiczna; v? – struktura szewronowa (jodełkowa); 2a – warstwa krzyżowo-plytkowa o wyraźnym i regularnym stopniu wykrystalizowania aragonitu; 2b – warstwa krzyżowo-plytkowa o mniej wyraźnym stopniu wykrystalizowania aragonitu

Fig. 4. Compilation of FE-SEM images. A – the analysed specimen of *D. polymorpha*. The arrow indicates the direction of shell growth, and the white circle marks the area where fracture-surface images were taken. B–F – microstructure photographs (FE-SEM): 1 – organic layer; v? – chevron structure; 2a – crossed-lamellar layer with a distinct and regular degree of aragonite crystallization; 2b – crossed-lamellar layer with a less distinct degree of aragonite crystallization

kosztowi energetycznemu syntezy tych struktur białkowych i jest trendem ukształtowanym ewolucyjnie w kenozoiku, wypierającym mikrostruktury bogate w takie organiczne matryce (Palmer, 1992). Wydaje się, że nie dotyczy to wyłącznie małży. Badanie na 15 gatunkach ślimaków morskich (Prosobranchia) wykazało, że szybkość regeneracji muszli jest odwrotnie proporcjonalna do procentowej zawartości matrycy organicznej w muszli, co sugeruje, iż produkcja organicznego szkieletu jest bardziej wymagająca metabolicznie niż krystalizacja węglanu wapnia (Palmer, 1983). Także w zapisie kopalnym innych grup tworzących zmineralizowane szkielety zewnętrzne, np. ramienionogów (Brachiopoda) czy otwornic (Foraminifera), możemy zauważyć strategię upraszczania budowy szkieletu w okresach masowych wymierań w dziejach Ziemi (Wang i in., 2025).

W opisywanym przypadku racicznicy zmiennej, tego typu „uproszczona mikrostruktura” połączona z szybkim wzrostem aragonitu, prowadzi także do koncentracji zawartości pewnych metali w muszli w stosunku do otoczenia małża. Dotyczy to przede wszystkim uranu (U), baru (Ba) i cynku (Zn) a także, ale w mniejszym stopniu, żelaza (Fe), manganu (Mn), strontu (Sr) i srebra (Ag) (Immel i in., 2016). Aragonit ma bowiem dużą

tolerancję na wbudowywanie do swojej sieci krystalicznej kationów takich jak właśnie bar i uran, które mają większą średnicę niż wapń (Immel i in., 2016). Ale to nie koniec niezwykłych właściwości mikrostruktury muszli *D. polymorpha*. Intrygujące są także właściwości sorpcyjne aragonitu pochodzące ze sproszkowanej muszli, które wykazują lepsze właściwości niż chemicznie strącony węgiel wapnia, jeśli chodzi o wyłapywanie fosforu w wodach przemysłowych (Suzuki i in., 2011).

PODSUMOWANIE

Racicznica zmienna (*D. polymorpha*) to gatunek inwazyjnego małża, który cechuje się muszlą o ciekawej mikrostrukturze, wynikającej z przebiegu procesu biomineralizacji, który wciąż jest słabo poznany. Efektem jest muszla, której hierarchiczna mikrostruktura krzyżowo-blaszkowa (*crossed-lamellar*) może służyć jako wzór do zastosowań w technologiach materiałowych (biomimetyka). Proces biomineralizacji *D. polymorpha* jest także odpowiedzialny za selektywne wychwytywanie jonów niektórych metali ze środowiska. Szczególnie interesujące jest wychwytywanie uranu, co można wykorzystać do bioremediacji. Należy przy tym zwrócić uwagę, na pewne niebezpieczeństwa wynikające ze zdolności do koncentrowania metali w skorupie racicznicy, której stosowanie jako paszy, powinno być kontrolowane (np. McLaughlan i in., 2014). Problemem wynikającym z koncentracji określonych metali w muszli, może być interpretacja zapisu sklerochronologicznego, gdyż wartości odczytane bezpośrednio z muszli nie będą odpowiadać wartościom występującym w środowisku. Proces biomineralizacji racicznicy zmiennej prowadzi także do powstania struktury aragonitu, która ma znakomite właściwości sorpcyjne, znacznie lepsze niż węgiel wapnia strącony chemicznie w laboratoriach. Nadaje się zatem do filtrowania ścieków i aktywnego wyłapywania jonów metali, np. fosforu.

W dotychczasowej literaturze podkreśla się to, że głównym czynnikiem wpływającym na inwazyjność *D. polymorpha* jest efektywność strategii rozrodczej oraz sposób odżywiania. Wydaje się, że należałoby dodać do tych cech także sposób biomineralizacji, który wiąże się z ewolucyjnym porzuceniem budowy skomplikowanych struktur białkowych wkomponowanych w macię perłową i zastosowaniem hierarchicznej struktury krzyżowoblaszkowej do wzmocnienia muszli. Jest to część trendu ewolucyjnego zmniejszającego wydatek energetyczny, który jest obserwowany u mięczaków od kenozoiku, ale dotyczy także innych organizmów wytwarzających w drodze biokalkyfikacji zewnętrzne szkielety.

Podziękowania

Autorzy są wdzięczni Ewie Stworzewicz i Annie Lipińskiej za podjęcie się recenzji i nadesłanie uwag, które pozwoliły ulepszyć publikację. Prace badawcze sfinansowano w części z projektu NCN UMO-2022/45/N/ST10/03894 oraz w ramach działania *Talent Management* Priorytetowego Obszaru Badawczego Anthropocene – Inicjatywa Doskonałości Uczelnia Badawcza Uniwersytetu Jagiellońskiego w Krakowie.

PIŚMIENNICTWO

- Brom, K.R. & Szopa, K. (2016). Morphological diversity of microstructures occurring in selected recent bivalve shells and their ecological implications. *Contemporary Trends in Geoscience*, 5, 104–112.
- Checa, A.G. (2018). Physical and Biological Determinants of the Fabrication of Molluscan Shell Microstructures. *Frontiers of Marine Sciences*, 5, 353. doi: 10.3389/fmars.2018.00353

- Cölfen, H. & Antonietti, M. (2005). Mesocrystals: inorganic superstructures made by highly parallel crystallization and controlled alignment. *Angewandte Chemie*, 44, 5576–5591.
- Elorza, J., Gómez Alday, J.J. & Olivero, E.B. (2001). Environmental stress and diagenetic modifications in inoceramids and belemnites from the Upper Cretaceous James Ross Basin, Antarctica. *Facies*, 44, 227–242.
- Gröcke, D.R. & Gillikin, D.P. (2008). Advances in mollusc sclerochronology and sclerochemistry: tools for understanding climate and environment. *Geo-marine letters*, 28, 265–268.
- Harper, E.M. (1997). The molluscan periostracum: an important constraint in bivalve evolution. *Palaeontology*, 40, 71–97.
- Immel, F., Broussard, C., Catherinet, B., Plasseraud, L., Alcaraz, G., Bundeleva, I. & Marin, F. (2016). The Shell of the Invasive Bivalve Species *Dreissena polymorpha*: Biochemical, Elemental and Textural Investigations. *PLoS ONE*, 11, e0154264. doi: 10.1371/journal.pone.0154264
- Jackson, A.P., Vincent, J.F.V. & Turner, R.M. (1990). Comparison of nacre with other ceramic composites. *Journal of Materials Science*, 25, 3173–3178.
- Karatayev, A.Y. & Burlakova, L.E. (2025). What we know and don't know about the invasive zebra (*Dreissena polymorpha*) and quagga (*Dreissena rostriformis bugensis*) mussels. *Hydrobiologia*, 852, 1029–1102.
- Kennedy, W.J., Taylor, J.D. & Hall, A. (1969). Environmental and biological controls on bivalve shell mineralogy. *Biological Reviews*, 44, 499–530.
- Kwiecień, O., Braun, T., Brunello, C.F., Faulkner, P., Hausmann, N., Helle, G., Hoggarth, J.A., Ionita, M., Jazwa, C., Kelmelis, S., Marwan, N., Nava-Fernandez, C., Nehme, C., Opel, T., Oster, J.L., Perşoiu, A., Petrie, C., Prufer, K., Saarni, S.M., Wolf, A. & Breitenbach, S.F.M. (2022). What we talk about when we talk about seasonality – A transdisciplinary review. *Earth-Science Reviews*, 225, 103843.
- Li, X.W., Ji, H.M., Yang, W., Zhang, G.P. & Chen, D.L. (2017). Mechanical properties of crossed-lamellar structures in biological shells: A review. *Journal of the Mechanical Behavior of Biomedical Materials*, 74, 54–71. doi: 10.1016/j.jmbbm.2017.05.022.
- Lopes-Lima, M., Rocha, A., Gonçalves, F., Andrade, J. & MacHado, J. (2010). Microstructural characterization of inner shell layers in the freshwater bivalve *Anodonta cygnea*. *Journal of Shellfish Research*, 29, 969–973.
- McCorquodale-Bauer, K. & Cicek, N. (2020). Zebra mussel shells as an alternative mineral resource for lime production as a phosphorus precipitant. *Environmental Technology*, 43, 1446–1457. doi: 10.1080/09593330.2020.1836029
- McLaughlan, C., Rose, P. & Aldridge, D.C. (2014). Making the best of a pest: the potential for using invasive zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) biomass as a supplement to commercial chicken feed. *Environmental Management*, 54, 1102–1109.
- Morhun, H., Vinarski, M.V., Labecka, A.M., van der Velde, G. & Son, M.O. (2022). Differentiation of European invasive clams of the genus *Corbicula* (Cyrenidae) using shell shape analysis. *Journal of Molluscan Studies*, 88, 045.
- Müller, T., Labecka, A.M., Zajac, K. & Czarnoleski, M. (2021). Growth patterns of the pan-European freshwater mussel, *Anodonta anatina* (Linnaeus, 1758) (Bivalvia: Unionidae), vary with sex and mortality in populations. *Ecology and Evolution*, 11, 2907–2918.
- Nakahara, H. (1991). Nacre Formation in Bivalve and Gastropod Molluscs. W: S., Suga & H., Nakahara (red.), *Mechanisms and Phylogeny of Mineralization in Biological Systems* (s. 343–350). Springer-Verlag, Tokyo.
- Palmer, A.R. (1983). Relative cost of producing skeletal organic matrix versus calcification: evidence from marine gastropods. *Marine Biology*, 75, 287–292.
- Palmer, A.R. (1992). Calcification in marine molluscs: how costly is it? *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 89, 1379–1382.

- Poitevin, P., Chauvaud, L., Pécheyras, C., Lazure, P., Jolivet, A. & Thébaud, J. (2020). Does trace element composition of bivalve shells record ultra-high frequency environmental variations? *Marine Environmental Research*, 158, 104943.
- Schöne, B.R. (2013). *Arctica islandica* (Bivalvia): A unique paleoenvironmental archive of the northern North Atlantic Ocean. *Global and Planetary Change*, 111, 199–225.
- Schöne, B.R., Houk, S.D., Freyre Castro, A.D., Fiebig, J., Oschmann, W., Kröncke, I., Dreyer, W. & Gosselck, F. (2005). Daily growth rates in shells of *Arctica islandica*: Assessing sub-seasonal environmental controls on a long-lived bivalve mollusk. *Palaios*, 20, 78–92.
- Stańczykowska, A. & Lewandowski, K. (2014). Gatunki obce w faunie Polski. *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771), racicznica zmienna, zebra mussel. Dostęp 30 listopada 2025 r. <https://www.iop.krakow.pl/gatunkiobce/defaultf372.html?nazwa=opis&id=24&je=pl>
- Steeves, L.E., Filgueira, R., Guyondet, T., Chassé, J. & Comeau, L. (2018). Past, present, and future: Performance of two bivalve species under changing environmental conditions. *Frontiers in Marine Science*, 5, 1–14.
- Suzuki, M., Kogure, T., Weiner, S. & Addadi, L. (2011). Formation of Aragonite Crystals in the Crossed Lamellar Microstructure of Limpet Shells, *Crystal Growth & Design* 11, 4850–4859, doi: 10.1021/cg2010997
- Taylor, J.D. & Layman, M. (1972). The mechanical properties of bivalve (Mollusca) shell structure. *Paleontology*, 15, 73–87.
- Vaughn, C.C. & Hoellein, T.J. (2018). Bivalve impacts in freshwater and marine ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 49, 183–208.
- Wang, F., Finnegan, S., Dal Corso, J. Ye, F., Wu, Y., Chen, J., Jiang, S., Tian, L., Dai, X., Chu, D., Song, H., Tong, J., Song, H., (2025). Brachiopods and forams reduced calcification costs through morphological simplification during mass extinction events. *Nature Ecology & Evolution*, 9, 1456–1468. doi: 10.1038/s41559-025-02749-w
- Wolf, S.E., Lieberwirth, I., Natalio, F., Bardeau, J.F., Delorme, N., Emmerling, F., Barrea, R., Kappl, M. & Marin, F. (2012). Merging models of biomineralisation with concepts of nonclassical crystallisation: Is a liquid amorphous precursor involved in the formation of the prismatic layer of the Mediterranean Fan Mussel *Pinna nobilis*? *Faraday Discussions*, 159, 433–448.

SUMMARY

The zebra mussel *D. polymorpha* is an invasive bivalve species characterised by an interesting shell microstructure resulting from an incompletely understood biomineralisation process. This process produces a shell with a hierarchical crossed-lamellar microstructure that may serve as a model for materials science (biomimicry). The biomineralisation process of *D. polymorpha* is also responsible for the selective capture of specific metal ions from the environment. Of particular interest is uranium uptake, which can be used for bioremediation. However, it is important to note that the mussel's ability to concentrate metals in its shell carries potential risks. The use of zebra mussels as animal feed should therefore be regulated (e.g. McLaughlan et al., 2014). Elevated metal concentrations may also complicate the interpretation of sclerochronological records, as chemical signatures captured in the shell do not necessarily reflect ambient environmental values. The biomineralisation pathway of *D. polymorpha* also leads to the formation of an aragonite structure with sorption properties superior to those of chemically precipitated laboratory analogues. This makes it suitable for wastewater filtration and active capture of metal ions such as phosphorus.