

Міністерство освіти і науки України
Національний університет «Києво-Могилянська академія»

Факультет природничих наук

Кафедра біології

Кваліфікаційна робота
освітній ступінь - бакалавр

на тему **«ТОПОГРАФІЯ ЗУБІВ ЗАМКА ДЕЯКИХ ГРУП
ДВОСТУЛКОВИХ МОЛЮСКІВ (MOLLUSCA: BIVALVIA) ТА ЇЇ
ПОРУШЕННЯ В ОНТОГЕНЕЗІ»**

Виконала: студентка 4-го року навчання
напряму підготовки 091 — біологія
Осіпова Діана Станіславівна

Керівники:
Аністратенко В.В., доктор біологічних
наук, професор, завідувач відділу фауни
та систематики безхребетних Інституту
зоології ім. І.І. Шмальгаузена НАНУ

Антонюк М.З., доктор біологічних наук,
с.н.с., професор кафедри біології
НаУКМА

Рецензент:
Шевченко О.С., кандидат біологічних
наук, молодший науковий співробітник
відділу акарології Інституту зоології ім.
І.І. Шмальгаузена НАНУ

Кваліфікаційну роботу захищено
з оцінкою _____

Секретар ЕК _____
Пасічник Т.В.

«____» червня 20__ року

ЗМІСТ

ВСТУП.....	4
РОЗДІЛ 1. ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ.....	6
1.1. Загальна характеристика черепашки двостулкових молюсків	6
1.1.1. Будова та етапи утворення черепашки.....	6
1.1.2. Замок черепашки двостулкових	8
1.1.3. Типи замків та система індексації зубів.....	10
1.2. Явище інверсії зубів замка.....	16
1.2.1. Історія вивчення питання та поширеність явища	17
1.2.2. Класифікації інверсії.....	21
1.2.3. Причини виникнення інверсій.....	23
Експериментальна частина.....	27
РОЗДІЛ 2. ОБ'ЄКТ, МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ.....	27
2.1. Характеристика об'єкту дослідження.....	27
2.1.1. Місце збору молюсків.....	27
2.1.2. Колекційний матеріал.....	29
2.2. Матеріали та обладнання.....	29
2.3. Методи дослідження.....	30
2.3.1. Відбір проб.....	30
2.3.2. Знімок стереомікроскопічного зображення.....	31
2.3.3. Методика дослідження замка (розтину) ембріональних черепашок.....	31
РОЗДІЛ 3. РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕННЯ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ.....	35
3.1. Результати огляду колекцій та матеріалів.....	35
3.2. Частота інверсій.....	37
3.3. Можливі інверсії у груп молюсків.....	39
3.3.1. Родина Cardiidae.....	39
3.3.2. Родина Veneridae.....	41
3.3.3. Родина Mactridae.....	42
3.3.4. Родина Lucinidae	43

3.3.5. Родина Lasaeidae.....	45
3.3.6. Родина Carditidae.....	46
3.3.7. Родини Plicatulidae та Trigoniidae.....	48
УЗАГАЛЬНЕННЯ РЕЗУЛЬТАТІВ.....	51
ВИСНОВКИ.....	54
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ.....	55
ДОДАТОК А1.....	61
ДОДАТОК А2.....	63
ДОДАТОК Б.....	77

ВСТУП

Стійкість черепашки двостулкових молюсків щодо зміщення стулок у площині змикання забезпечують еластична зв'язка (лігамент) і замок, розташовані на спинній стороні стулки. Зв'язка, яка утворена еластичним роговим матеріалом, з'єднує дві стулки дорсально, а також надає пружність при відкриванні стулок [1,2]. У загальному випадку замок являє систему виступів на спинному краю однієї стулки, які розміщуються у відповідні поглиблення протилежної стулки. Функція зубів замка полягає в тому, щоб надати стулкам точне положення, в якому вони будуть щільно прилягати одна до одної в закритому стані, тим самим запобігаючи будь-яким зміщенням стулок.

Тип структури замка є одним з важливих критеріїв для систематики двостулкових молюсків [1,2]. Взаємне розташування зубів в замку, їх кількість, розміри та форма визначаються на ранніх стадіях онтогенезу і, очевидно, спадково закріплені. Багатьма дослідниками було описано закономірності розташування зубів в замку [3,4,6,7]. Отже, зубний ряд є найбільш вживаною і практичною основою класифікації в межах класу *Bivalvia*, разом з цим тип замка також є важливим інструментом в еволюційних дослідженнях [3,11].

Поряд з широко поширеними травматичними деформаціями зубів замка, в природі зрідка зустрічаються особини з аномальною для даного виду топографією замка. При цьому зуби, які в нормі розташовуються в правій стулці, знаходяться в лівій і навпаки, тобто структури замка є інвертованими [8,11,13]. Явище інверсії відзначено у двостулкових молюсків різного геологічного віку, в тому числі палеозойського, а також в різних родин (Unionidae, Carditidae, Permophoridae, Crassatellidae, Astartidae, Trapezidae, Sphaeriidae, Veneridae та інші) [8].

До сих пір залишаються незрозумілими генетична основа та закономірності успадкування інверсій [8]. Вивчення інверсій замка надасть

перспективи застосування даного явища при фенетичних дослідженнях. Також інверсію можна розглядати як засіб при реконструкції філогенетичних шляхів розвитку груп двостулкових молюсків, адже відомо, що положення зубів замка в межах однієї родини зберігаються від предкових форм. Тому, інверсії зубів, можливо, є маркерами, що фіксують поодинокі події морфологічної еволюції замка, а саме положення, в яких відбувалися зміни складу і топографії замка.

Метою даної роботи було розширення кола таксонів класу *Bivalvia*, для яких адаптовано наявні класифікації інверсії, а також визначити придатність застосування інверсій як маркерів еволюційних шляхів розвитку груп двостулкових молюсків. Відповідно до мети було поставлено такі завдання:

1. актуалізувати вивчення процесів формування замка двостулкових;
2. провести аналіз власного матеріалу та музейних колекцій щодо наявності інверсій та визначити частоту інверсій в межах родин;
3. класифікувати та встановити діапазон можливих типів інверсії у різних родин двостулкових молюсків;
4. встановити особливості формування інвертованого замка на різних стадіях онтогенетичного розвитку;
5. окреслити особливості філогенії замка двостулкових певного типу шляхом ідентифікації положень зубів замка в яких можливі транспозиції.

РОЗДІЛ 1

ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ

1.1. Загальна характеристика черепашки двостулкових

1.1.1. Будова та етапи утворення черепашки. Двостулкові, або пластинчастозяброві, молюски належать до класу *Bivalvia* Linnaeus, 1758 в межах типу *Mollusca*. Їх тіло білатерально симетричне. Основні частини двостулкових представлені власне тілом та ногою, голова редукована. Поверхневий епітелій мантийних складок утворює обидві стулки, які у більшості *Bivalvia* розвинуті однаково. В типових випадках дві стулки випуклі, причому найбільш випуклі точки їх лежать біля спинного краю черепашки й називаються маківками, або верхівками стулок (рис. 1.1). Верхівка наближена до переднього чи заднього кінців, або займає середнє положення. Положення верхівки – одна з важливих діагностичних ознак. Його визначають як відношення довжини переднього або заднього кінців черепашки до довжини останньої [1]. Також верхівки є найбільш старими, початковими частинами стулок, до нижнього краю яких у подальшому приєднуються всі нові шари вапна. Відповідно, на черепашці можна відрізнити щорічні шари приросту, що йдуть паралельно вільному кінцю черепашки й дозволяють встановлювати вік тварини [1,2]. Вони являють собою бульш опуклі, ніж поверхня черепашки, темні суцільні смуги, гладенькі або складчасті, які йдуть від переднього до заднього кінця стулок паралельно їх нижньому краю.

На дорсальній стороні тіла, стулки з'єднані між собою еластичною замковою зв'язкою – лігаментом. Завдяки пружності лігаменту черепашки у живих молюсків розкриваються автоматично [1,3]. Зовнішній шар лігаменту безпосередньо переходить в зовнішній шар стулок [2].

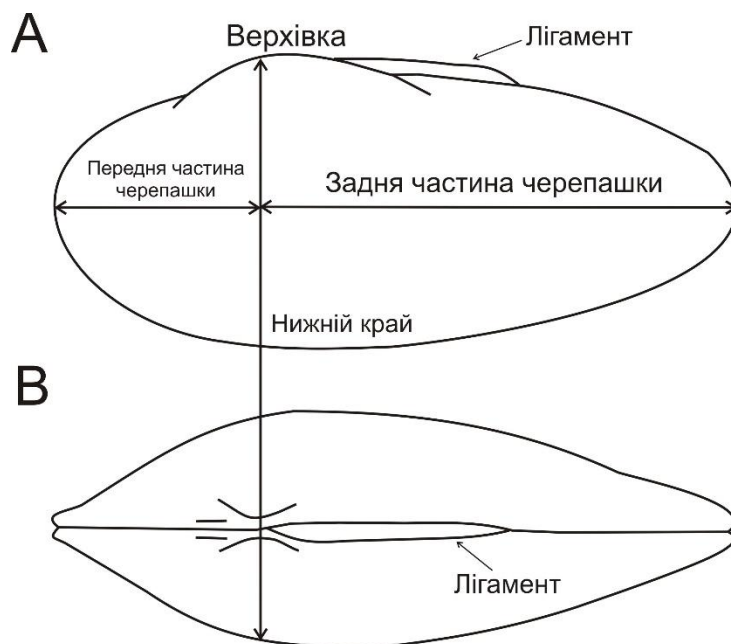


Рис. 1.1. Схема будови черепашки Unionidae [1].

Між стулками черепашки може знаходитися отвір ланцетоподібної форми, зтягнутий плівкою – синулюс, та другий отвір – синус, трикутної форми, лежить одразу за лігаментом. Ділянка від початку синулюса до кінця синуса називається верхнім (спинним) краєм черепашки (рис. 1.1). Передній край починається від передньої точки синулюса, а закінчується точкою краю стулки, яка лежить на продовженні перпендикуляра, опущеного з початку синулюса на повздовжню вісь черепашки. Задній край починається від кінцевої точки синуса і закінчується також точкою краю стулки, яка лежить на продовженні перпендикуляра до поздовжньої осі черепашки, опущеної з кінцевої точки синуса. На внутрішній поверхні стулок є м'язові відтиски – місця прикріплення м'язів [1,2].

Верхній і нижній краї черепашки можуть переходити в передній і задній краї плавно або утворюють більш-менш заокруглені кути. На внутрішній дорсальній стороні стулок добре помітна її потовщена частина – замкова ділянка. На ній розміщені зуби, в сукупності вони утворюють замок. Зуби розміщені на радіусах, що розходяться від верхівок черепашки [1].

Черепашка має три шари. Зовнішній – епідерміс, роговий, або конхіоліновий. Він складається в основному з органічних речовин – білків,

амінокислот, мукополоїсахаридів, а також невеликої кількості мінеральних речовин. Забарвлення його буває дуже різноманітним. Ще два шари черепашки кальцифіковані – середній порцеляновий (вапняковий) і внутрішній перламутровий (може бути відсутній) [1,2].

Електронно-мікроскопічними дослідженнями будови кальцифікованих шарів черепашок двостулкових моллюсків і вивченням їх якісного складу було встановлено, що, окрім мінеральних, вони включають і органічні речовини. Останні утворюють так званий матрикс, в якому в формуванні черепашки належить провідна роль. Матрикс буває суцільним або гратчастим і складається з двох шарів, один з яких розміщений на поверхні перламутрового шару, а другий підстилає середній призматичний шар черепашки. Матрикс містить протейни, поліпептиди, мукополісахариди. В молекулах його білків виявлено до 19 амінокислот [1].

За даними ряду авторів, всі шари черепашки утворюються виділеннями залозистого епітелію зовнішньої лопаті мантиї. Епідерміс виділяється її внутрішньою поверхнею, а середній шар – зовнішньою. На решту зовнішньої поверхні мантиї виділяються речовини, що йдуть на побудову перламутрового шару черепашки [1].

1.1.2. Замок черепашки двостулкових. Стійкість черепашки двостулкових моллюсків до зміщення стулок у площині змикання окрім лігамент, ще забезпечує і замок, також розташований на спинній стороні [48]. У загальному випадку замок являє систему виступів на спинному краю однієї стулки, які розміщуються у відповідних заглибленнях протилежної стулки. Взаємне розташування зубів в замку, їх кількість, розміри і форма визначаються на ранніх стадіях онтогенезу і, очевидно, спадково закріплені [2,48].

При змиканні стулок м'язами аддукторами зуби щільно прилягають один до одного, що й запобігає зсуву стулок. У багатьох форм деякі або всі зуби в кожній стулці утворюються на замковому майданчику (кардинальний майданчик, у деяких авторів). У багатьох групах двостулкових моллюсків

зазвичай виділяють дві категорії зубів: кардинальні зуби, що лежать трохи нижче верхівки, і бічні (далі - латеральні) зуби, розташовані близько до дорсальних країв на деякій відстані від верхівки [3].

Латеральні зуби поділяються на: передні (anterior) та задні (posterior), відповідно до того, в які ділянки черепашки вони розташовані [1,3]. Кардинальні зуби мають тенденцію розміщуватися радіусами від верхівки, тоді як латеральні - розташовані паралельно до краю стулки. Є деякі розбіжності між дослідниками щодо того, чи повинен термін «латеральні» бути обмежений зубами, у яких проксимальний край достатньо віддалений від верхівки, або цей термін також повинен відноситися до подовжених зубів (зустрічається, наприклад, у багатьох Unionidae), навіть коли їх проксимальний край близький до верхівки [3]. Наразі для такого типу зубів використовується термін «псевдолатеральні». До того ж багато авторів застосовують щодо кардинальних зубів Unionidae термін «псевдокардинальні», що відповідає вищезгаданому визначенню кардинальних зубів, але з тією відмінністю, що вони мають незвичайну (неправильну) форму. Разом з цим, псевдолатеральні зуби набагато довші від псевдокардинальних [1,3].

Окрім вищезгаданих структур у багатьох двостулкових зустрічається німфа, що служить для прикріплення зовнішнього лігаменту, і відноситься до структур, розташованих на замковому майданчику. Структури для прикріплення внутрішнього лігаменту Вільям Далл називає резиліфер, а сам внутрішній лігамент - резиліумом. Хондрофор є альтернативним терміном для резиліфера. Зазвичай він має ложкоподібну форму. Внутрішній лігамент укріплений додатковою пластинкою, відомою як літодезма (lithodesma)[3].

Кардинальні і латеральні зуби є роз'єднаними сегментами спочатку безперервної пластинки, тому мають генетично ідентичне походження. Хоча в деяких інших груп двостулкових кардинальні і латеральні зуби, різні за походженням (наприклад, у роду *Tellina*) [4].

1.1.3. Типи замків та системи індексації зубів. Різними авторами представлені відмінні підходи щодо класифікації типів замків. Найбільш загальним є поділ на два основних типи замків: рівнозубий з великою кількістю зубів однакової величини і форми (*Nucula*, *Arca*) і різнозубих з невеликою кількістю зубів різної форми; перший тип давніший [2]. У деяких двостулкових молюсків відсутні зуби замку, в тому числі представники ряду родин, знайдених в палеозойських породах [2,3]. Такі беззубі форми були описані як криптодонтні (cryptodont). Існують також беззубі (або анодонтні) роди, що належать до родин, в яких зуби замку зазвичай добре розвинені. Прикладами є *Anodontia* з Lucinidae і *Anodonta* з Unionidae [3].

Один з більш простих типів зубного ряду, описаний як таксодонтний, складається з серії коротких, прямих або шевроноподібних зубів, що займають всю довжину дорсальних країв. Замок таксодонтного типу зустрічається дуже рано в геологічній історії Bivalvia. Первинний тип таксодонтного зубного ряду був описаний як ктенодонтний, а вторинний тип як псевдоктенодонтний. Тип замку, у якого нерівномірна серія маленьких поперечних зубів імітує зуби таксодонтного типу, був названий псевдотаксодонтним. Ще один тип замку з'явився дуже рано в історії Bivalvia - це актинодонтний. Зуби розміщуються радіусами від верхівки, зовнішні більш-менш витягнуті, зазвичай злегка відхиляючись від спинного краю, до якого вони примикають. Термін шизодонтний (схізодонтний) тип спочатку був застосований в основному до типу зубних рядів, виявлених у родини Trigoniidae, в якій серединний зуб лівої стулки, один з небагатьох, що розташований на радіусах від верхівки, є широким і роздвоєним, у формі оберненої букви «V» [3]. Натомість, в схізодонтному замку Unionidea розрізняють два ряди зубів. Один з них знаходиться попереду верхівки (псевдокардинальні зуби), другий – позаду неї (псевдолатеральні зуби) [1]. Окрім цього, також характерно наявність видовжених латеральних зубів. Зубний ряд пахідонтного типу складається з важких, тупих, аморфних зубів. Вони, в основному, відповідають кардинальним зубам. Типовий зубний ряд

ізодонтного типу, в якому в кожній стулці є два однакових зуби, розташованих симетрично по обидва боки трикутного або округлого заглиблення резіліума і мають відповідні виїмки в протилежній стулці. Для дісодонтного типу замку характерна наявність слабкого зубного ряду, і складається з невеликих зубчиків, розташованих поруч з верхівкою [3].

Більшу увагу слід приділити гетеродонтному типу замка. Такий тип зубного ряду був названий через наявність чітко диференційованих кардинальних і латеральних зубів. У багатьох представників деяких гетеродонтних родин латеральні зуби погано виражені, а в інших відсутні. В гетеродонтних формах задні латеральні зуби лежать повністю ззаду від лігаменту [3]. Найкращим прикладом є гетеродонтний замок *Sphaeriidae*. Зуби, що входять до його складу, поділяють на три групи. Середня з них розміщена під верхівкою черепашки і складається з невеликих за розміром кардинальних зубів. Дві останні групи зубів приурочені до передньої і задньої частин спинного краю черепашки. Це – передні і задні бічні (латеральні) зуби. Залежно від кількості кардинальних зубів, що припадає на кожен стул черепашки, у двостулкових молюсків розрізняють замки двох типів – циреноїдний (в обох стулках по три кардинальних зуби) і люциноїдний (астартоїдний) – в кожній стулці по 2 кардинальних зуби [1].

Ще Бернард розрізняв такі типи гетеродонтного замку: люциноїдний (або астартоїдний) тип, як правило, має тільки два кардинальних зуби в кожній стулці. Характерний для таких родин: *Lucinidae*, *Cardiidae*, *Carditidae*, *Astartidae* і *Crassatellidae*. Циреноїдний тип (зараз вживають термін корбікулоїдний), зазвичай в кожній стулці три кардинальних зуба. Характерний для: *Corbiculidae* і *Veneridae*. Арктоїдний («циприноїдний») тип зубних рядів є більш-менш проміжним між двома попередніми типами [3].

Вже в XIX столітті, починаючи з Крістіана Шумахера і Жана Батиста Ламарка, були перші спроби провести індексацію гомологічних структур зубного ряду двостулкових молюсків. З тих часів основною ідеєю індексації залишається введення якомога універсальних позначень якими можна

позначити структури будь якого типу замку, які були б зрозумілими та не громіздкими.

В перші роки XX століття були запропоновані перші взаємопов'язані проєкції дорсальних країв стулок *Bivalvia*. Вже Штейман, Фішер, а також Мельхіор Ньюмер в *Morphologic Bivalven Schlosses* (1883) наголосили на необхідності встановлення відмінності між деякими основними класами або типами зубів замку [5]. Саме Штейман першим спробував представити зуби замку формулою (1 - для зуба, 0 - для виїмки). Однак це був грубий метод, що не дозволяв відрізнити латеральні зуби від кардинальних і не брав до уваги зуби, що знаходяться тільки в зародковій формі [3].

В 1895 Ернест Муньє-Шальм запропонував певні теорії прототипу замку, але через відсутність оглядових публікацій на цю тему, стаття залишилася без уваги. Далі Бернардом була вперше запропонована схема зубів, що опиралася на хід розвитку зубів замка, але він припустився помилки, провівши гомологію між окремими зубами всіх типів замків. Проте Берnard описав важливий для подальших робіт факт для гетеродонтного замку, що кардинальні та латеральні зуби є окремими сегментами спочатку безперервної пластинки, а отже мають генетично ідентичне походження [3,4]. Фактично личинкова черепашка має невеликі поперечні зубці, схожі на зуби таксодонтного типу вздовж лінії замка. На наступних післяличинкових стадіях гетеродонтних молюсків ці примітивні зубці замінюються пластинками (ламели), які паралельні спинному краю. Зазвичай в передній частині замку в правій стулці є дві такі пластини, а в лівій одна пластинка, що розташовується між двома правими. Ці задні пластинки дають початок тільки заднім латеральним зубам. Однак, передні пластинки дають початок усім кардинальним зубам, а також переднім латеральним, якщо вони присутні [3]. Вільям Долл спробував усунути дефекти попередніх робіт, ввівши окремі символи для латеральних зубів, але його система була досить заплутаною і не отримала широкого розповсюдження [3,4].

Хоча пізніше зустрічалися публікації з новими пропозиціями щодо індексації зубів, до недавнього часу популярною залишалася система Бернарда-Мунье-Шальма [3,4,6]. Проте ці формули все ще були недосконалими, оскільки вони не вказували форми і відносні розміри різних зубів, їх точне положення або кут, який кожен формує з суміжним дорсальним краєм стулки. Проте, перевага полягає в можливості нанесення літери на ілюстрації відповідно до деяких стандартних позначень [3].

Базуючись на попередніх даних онтогенезу були присвоєні позначки для різних структур замка. Пластинки позначили римськими цифрами, з яких I і III (також, в деяких формах, V) для правої стулки, в той час як II і IV (також, в деяких формах, VI) представляють цифри лівої стулки. В таких схемах нумерація починалася від самого нижнього (найбільш вентрального) зуба догори. Кардинальні зуби виникають в результаті розширення і відділення проксимальних кінців пластинок і позначаються арабськими цифрами. Оскільки не встановлено, щоб пластинка-I давала початок більш ніж одному кардинальному, такий зуб має номер 1 без додаткових позначень. Інші пластинки можуть утворювати вже два кардинальних зуби. Таким чином, пластинка-II в деяких формах в ході зростання ювенільної черепашки, робить декілька вигинів, що дає початок двом кардинальним зубам. Задній (зігнутий) Бернард позначив 2b, і передній (нахилений) позначив 2a. Проксимальний кінець пластинки-III згинається, утворюючи один кардинальний зуб, що позначений як 3b, а кінець його відігнутої частини розширюється, утворюючи ще один кардинальний зуб, позначений як 3a; обидва цих зуби зазвичай помітні. Проксимальний кінець пластинки-IV утворює задній кардинальний зуб, який позначається як 4b. У всіх випадках, коли примітивні пластинки або їх дистальні кінці залишаються як латеральні зуби, вони отримують символи, AI, AII і т.д., PI, PII і т.д. «А» позначає передній, а «Р» - задній [3]. Закономірністю залишилося те, що всі зуби в правій стулці мають непарні числа, а всі зуби в лівій стулці - парні числа.

При побудові формул замку, в основу брали принцип Штеймана - розташування символів для зубів кожної стулки в одну лінію, починаючи з переднього кінця замку, при цьому символи розділялися пробілами. Весь замок зазвичай представлений так, що формули для двох стулок розміщуються одна над іншою, і розділені лінією (як чисельник і знаменник дробу). Символ для кожного кардинального зуба розташовувався над або під пробілом, який представляє його виїмку в іншій стулці. Якщо зуб розвинений тільки в рудиментарній формі, його символ зазвичай поміщався в дужки [3].

В 1980-х роках Орестом Скарлато та Ярославом Старобогатовим була здійснена спроба модифікації та універсалізації існуючої системи індексації. Нова система мала за завдання позначити однаковими індексами відповідні один одному зуби, щоб вони могли бути застосовані на більш широке коло об'єктів. За рахунок таких нововведень стало можливим інтерпретувати еволюцію замків двостулкових молюсків [6]. Суть запропонованої системи зводиться до наступного (рис. 1.2):

1. Зуби (так само як і первинні пластинки) передньої і задньої половини замку нумеруються незалежно; межа між ними – це середина прямого спинного краю продісоконха і точки замкового краю черепашки на більш пізніх стадіях онтогенезу, котрі пов'язані з вихідною точкою в ході росту черепашки

2. Первинні пластинки (до їх поділу на кардинальні і латеральні зуби) і відповідні їм зуби прегетеродонтних і ктенодонтних замків нумеруються зовні всередину (тобто в зворотному порядку в порівнянні з системою Бернарда-Муньє-Шальма напрямку). Так, щоб при зімкнутих стулках номери зубів утворили послідовний ряд. Відокремлені або відігнуті частини зубів (первинних пластинок) в ктенодонтних замках позначаються додатковими індексами 1 і 2, зсунутими до нижньої частини літери.

3. Кардинальні зуби позначаються додаванням літери «с», латеральні - «l», якщо з однієї первинної пластинки утворюються 2

кардинальних зуба, то вони позначаються додатковими цифровими індексами 1 і 2 (зовні всередину). Німфа, що утворюється за рахунок однієї з первинних пластинок, на кожній стулці позначається додаванням букви «п», інші виступаючі утворення, пов'язані з лігаментом (крури), якщо вони також утворюються за рахунок первинних пластинок, позначаються додаванням букв «сг».

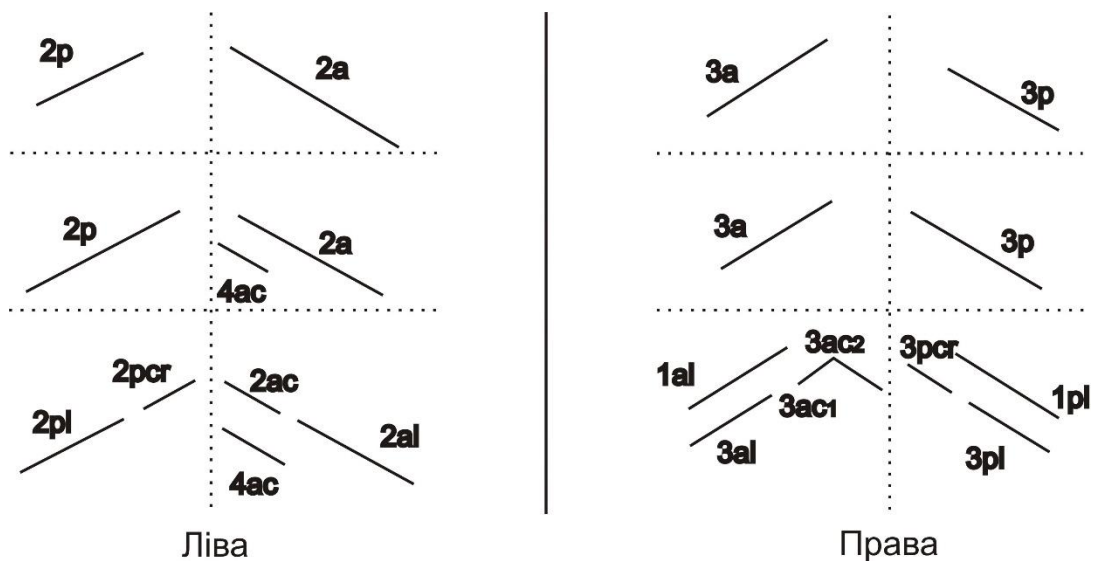


Рис. 1.2. Схеми замка *Euglesa* на 3 різних етапах його онтогенетичного розвитку. 1-4 – номери зубів; ac – кардинальні зуби; al – передні латеральні; pl – задні латеральні; pcg – крура [6].

Пролила світло на онтогенез кардинальних зубів *Sphaeriidae* робота Віталія Аністратенка та Ярослава Старобогатова, де було вперше вказано, що межа між кардинальним зубом правої стулки, що являє два злитих зуба, проходить не поперек зуба - за місцем перегину, а в уздовж зуба - від місця перегину назад до «розщипу». Межа між частинами кардинального зуба («зовнішня» і «внутрішня» частина) чітко видна у молодих ембріонів, менш помітна або зовсім відсутня у дорослих молюсків. У правій стулці є не три, а два відокремлених зуби, один з яких (внутрішній) зігнутий і його гілки мають додаткові індекси. Кардинальні зуби лівої стулки у кулькових теж вигнуті і за тими ж правилами повинні мати такі номери та індекси [7].

1.2. Явище інверсії зубів замка

Окрім стандартного розташування (топографії) структур замка можливе не властиве нормі положення зубів. В основному, першопричиною цьому можуть бути широко поширені травматичні деформації зубів замка. Проте, в природі зрідка зустрічаються особини з нехарактерною для даного виду топографією замка. При цьому зуби, що в нормі розташовуються в правій стулці, знаходяться в лівій і навпаки. Для позначення цього феномена використовують терміни «інверсія», «транспозиція», «переміщення» і «реверсія» [1,7-13,48].

Явище інверсії відзначено у двостулкових молюсків різного геологічного віку, в тому числі палеозойського [14,15] і різних родин (Unionidae, Carditidae, Permophoridae, Crassatellidae, Astartidae, Trapezidae, Sphaeriidae, Veneridae та інші). Однак питання про частоту і типи інверсії елементів замку вивчене поки що дуже слабо [10,11,48]. Причиною, в основному, є важкість розпізнавання цього явища, що перешкоджає його реєстрації. Транспозиція замка є одною з перервних (непостійних) змін, і може контролюватися генетично [13].

Багато авторів порівнюють явище інверсії з синістральністю у черевоногих молюсків тому, що вони можуть являти собою індивідуальні аномалії у окремих видів [3,16]. Джон Джеффріс у своїй роботі стверджує, що, на відміну від гастропод, двостулкові молюски не можуть бути повністю ревертовані, тому що внутрішні органи перших симетричні, а органи останніх обмежені однією стороною або положенням [17]. Варто зауважити, що поява синістральності у черевоногих призводить до їх репродуктивної ізоляції від особин з нормальною черепашкою, в той час як часткова транспозиція у двостулкових може призводити до генетичного поліморфізму в межах виду. Окрім цього, у двостулкових зовнішнє запліднення, тому це не перешкоджає схрещуванню нормальних та інвертованих особин [13].

1.2.1. Історія вивчення питання та поширеність явища. Самі визначення «інвертована», «зворотня (обернена)» та «перенесена» стулка ще давно використовувалися в літературі для позначення двостулкових, у яких одна із стулук повністю або частково презентувала морфологічні характеристики, що є властивими для її протилежної стулки. Першим терміном, що описував таке явище був «ревертована (reversed)» стулка. Термін «транспонована» був вперше використаний Джоном Джефрісом у 1863 році [8]. В геологічній історії явище інвертованих замків двостулкових відоме з Пермського періоду у різних таксонів [14,18].

Найпершою згадкою в літературі про стулки з нехарактерним розташуванням зубів був приклад описаний Альфредом Мокен-Тандоном в 1855 році у виду *Unio sinuatus*. Він заніс його в список «видів декстральних, які виражають синістральність» [16]. Луї Агассіс в 1859 році відмічав випадок «реверсії» у виду *Unio ligamentinus*. Виходячи з опису стулук, а також за думкою наступних дослідників, скоріше за все у цих зразків була повна транспозиція зубів замка [19]. Ісак Леа в 1860 виділив декілька типів ненормального розміщення зубів замка у видів *Unio* [20]. Джон Джефріс в 1863 році описав представника виду *Astrarte compressa*, де вказав «часткову транспозицію», тобто транспозицію половини структур стулки. Також, він посилався на два приклади транспозиції (*Lucina childreni*, *Chama lazarus*), що згадані в роботах Джоном Греєм [17]. Бішер у 1883 році згадував «реверсію» зубів у роду *Unio* (*Unio ressus*), у яких латеральні та кардинальні зуби були поміняні місцями на стулці («на лівій стулці структури були ревертовані, заглиблення в правій стулці було представлене відповідною складкою»). Також згадував «реверсію» у трьох видів: *Unio complanatus*, *Unio rubiginosus*, *Unio cahawbensis* [21]. Поль Фішер в 1863 цитував багато випадків «інверсії» у виду *Tellina plicata* [22]. Уільям Далл в 1890 відмічав випадки «реверсії» замка у представників роду *Tellina*, а також роду *Astarte* (стаття за 1903) [5]. Ернест Сайкс в 1905 згадує одну «реверсію» у представника роду *Chamas* [23]. Рейнел в 1908 описував випадок часткової транспозиції замка у

виду *Astarte mutabilis*, а саме кардинальний та передній латеральний зуби були транспоновані [24]. Поль Пельзнір в 1920 році згадував багато випадків «інверсії» серед двостулкових. А саме, зазначає випадки у *Chama pulchella*, *Aetheria plumbea* та «інших видів цього роду» [25]. Артур Девіс в 1925 вказував «інверсії» у родів *Astarte* та *Chamas*. Він перший заявив, що систему позначень зубів замка Муньє-Шальма-Бернарда, яка використовується для позначення зубів нормальної правої стулки, треба використовувати до лівої стулки у випадку «повної транспозиції» та навпаки [26]. Маркус Ханна в 1925 відмітив парні стулки виду *Venericardia hornii* з транспозицією положення зубів [27]. Джулія Гарнер та Едгар Боулс в 1932 році описували ліву стулку з «інвертованим» замком у виду *Venericardia planicosta*. Вони прийшли до висновку, що транспозиція замка це систематична аномалія, і це не просте зміщення зубів, які у нормі зустрічається в стулках [28].

Одне з перших масштабних досліджень щодо транспонованих замків двостулкових молюсків було проведено Уїлісом Поупноу та Вільям Фіндлей в 1933. В роботі перевірено більш ніж 5 тисяч стулок, як сучасних, так і викопних, таких родів як *Venericardia*, *Astarte*, *Transennella*, *Unio*, а також приблизно 200 стулок інших родів. Тут же автори зробили першу спробу класифікувати транспозиції й підвели певні підсумки щодо частоти та сутності цього явища [8].

Вільям Херд представив одну з перших спроб класифікувати інверсії для видів родини Sphaeriidae (*Sphaerium*, *Musculium*, *Pisidium*). Автор також вказує, що інші типи атипових зубних рядів (тобто, інвертованих) також можуть з'являтися на замку кулькових й представленні вони або «дублюванням» зубу, або його відсутністю [10].

Еглтон Ф. та Девіс Г. [29] повідомили про різницю в «швидкості (темпах)» інверсій в *Sphaerium striatinum*. Аналогічні варіації в темпах трапляються у *S. fabale*, *Pisidium casertanum*, *P. compressum* та *P. dubium*. Поширеність того чи іншого типу інверсій в різних популяціях одного і того ж виду вважається відображенням репродуктивних особливостей сфереїд: всі

види є гермафродитами і яйцеживородними (самозапліднення відоме в лабораторних умовах тільки для видів *Musculium partumeium* та у *P. conventus*) [10,29].

Дональд Вівер [30] описав олігоцену *Crassatella* з Каліфорнії з транспоновану замком [18,30]. Дональд Бойд та Норман Невел у 1968 році описали інвертований замок у пермських гетеродонт й деякий час вони вважалися найстарішим прикладом інверсії у двостулкових. Проте, згодом був знайдений зразок *Congeriomorpha andrusovi* Stoyanow з пізнього девону, який мав інвертований замок. Якщо інтерпретація автора вірна, цей зразок є найбільш раннім прикладом транспозиції замку [14,15].

Агнеса Стадніченко зазначала, що інверсії відмічені у всіх кулькових, але всередині кожного виду зустрічаються не надто часто. В своїй роботі вона відзначила інвертовані замки у *Spaerium corneum* L. і *Euglesa tetragona* Normand [1,11]. Відмічена інверсія у виду *Pisidium carum* із Австралії [31].

Акіхіко Матцукума та колеги в ході дослідження виявили транспоновані замки у родин Carditidae, Crassatellidae, Astartidae, Trapezidae, але не виявили у Condyllocardiidae, Tellinidae і Veneridae. Представники Sportellidae (Crassatelloidea) також мають транспонований замок. Хоча частота транспонованих замків в вище зазначених родин зазвичай становить менше п'яти відсотків, проте серед інших родин явище транспозиції замку зустрічаються вкрай рідко [13].

Варто зазначити, що вивченням питання еволюції замка та його структур займалися Ярослав Старобогатов та Орест Скарлато. Вони склали схему еволюції замка та зазначили, що диференціація більш складних типів замків відбувалася від найбільш примітивних, в тому числі й гетеродонтних. Проте, складність такої інтерпретації в тому, що гетеродонтні замки могли походити від різних прегетеродонтних груп і розвиватися різними шляхами. Вперше припускають, що різні типи гетеродонтних замків можуть бути інвертовані відносно один одного [32]. Хаямі Ітару також підкреслив, що двостулкові молюски могли еволюціонувати за допомогою такого

генетичного поліморфізму, тому транспозиція у двостулкових може бути важливою, як один з ресурсів поліморфізму [45,46].

Зазначається, що транспонований замок тісно пов'язаний з систематичним положенням і характерний для деяких таксонів, особливо для підкласу Palaeoheterodonta і менш еволюційно просунутих родин Heterodonta. Тобто, частота транспозиції замків в просунутих родин Heterodonta, а саме Tellinidae і Solenidae, менша, ніж в «нижчих» родин, включаючи Carditidae, Astartidae і Crassatellidae [13]. Хоча явище інверсії частіше є індивідуальною аномалією, в певних випадках вважається, що воно має більше таксономічне значення [3]. Вивчення інверсій замку буде корисним не тільки при фенетичних дослідженнях (кожна форма інверсій - окремий хороший фен), але і при реконструкціях філогенетичних шляхів розвитку різних груп двостулкових молюсків [11].

Цікавим випадком є транспозиція у родини Chamidae. У представників стулки дещо асиметричні: ліва стулка слугує для прикріплення до субстрату й має два зубці, а права стулка – вільна й має один зуб. Однак при транспозиції переміщення зубів пов'язане зі зміною стулки, яка буде фіксуватися до субстрату, тобто у такої стулки завжди буде два зуби. Довгий час багато авторів пропонували розділяти «нормальних» та «інвертованих» особин на два роди - *Chama* Linnaeus, 1758 (*C. pulchella*) і *Pseudochama* Odhner, 1917 (*P. similis*), відповідно [3,33]. Однак, пізніше, було відмінність двох видів, *P. similis* та *C. pulchella*, а отже це є доказом того, що у *C. pulchella* транспозиція черепашки і замка не залежить один від одного, і прикріплена стулка не завжди має широкий передній кардинальний зуб [13].

Отже, на сьогоднішній момент за літературними даними інверсії зафіксовані у наступних родин:

1. Etheriidae [25];
2. Kalenteridae [14];
3. Permophoridae [14];
4. Sphaeriidae [1,9-11,29,31,33,34,49];

5. Unionidae [8,16,19,20,21,52];
6. Astartidae [5,8,13,17,24,26,50,53,54,];
7. Carditidae [3,8,27,59];
8. Chamidae [23,25,26,33,55-58];
9. Congorimorphidae [15];
10. Crassatellidae [30,56];
11. Cyreniidae [12];
12. Lucinidae [17];
13. Tellinidae [5,22];
14. Trapezidae [56];
15. Sportellidae (Crassatelloidea) [56];
16. Veneridae [8].

1.2.2. Класифікації інверсій. Після появи перших повідомлень про інверсії у двостулкових молюсків, автори помічали поліморфність цього явища й робили спроби класифікувати інверсії. При аналізі матеріалу роду *Unio* [20] Ісак Леа систематизував випадки інверсії, характерні окремим індивідуумам: 1) один латеральний зуб на кожній стулці; 2) один латеральний зуб на лівій, та подвійний латеральний на правій стулці; 3) подвоєний латеральний зуб на обох стулках; 4) потрійний латеральний зуб на лівій стулці, та подвійний на правій; 5) потрійний латеральний зуб на лівій, та частково потрійний на правій стулці. Також додав перелік поодиноких випадків: 1) одиничний кардинальний зуб на обох стулках; 2) кардинальний зуб подвоєний на правій, одиничний на лівій стулці; 3) кардинальний та латеральний зуб подвоєний в обох стулках; 4) латеральний зуб подвоєний тільки в правій стулці; 5) латеральний зуб подвоєний на обох стулках; 6) латеральний зуб потрійний на лівій, та подвійний на правій стулці; 7) кардинальний зуб потрійний на правій стулці; 8) кардинальний зуб потрійний на кожній стулці, та латеральний зуб потрійний на правій стулці та подвійний на лівій [8,20].

Одна з перших спроб класифікувати інверсії для декількох родин була зроблена Уолісом Поупноу та Вільямом Фіндлей [8], в роботі яких досліджувалися представники родів: *Venericardia*, *Astarte*, *Transennella*, *Unio*. Більшість представляють часткову транспозицію, де тільки частина зубів переміщена. Інверсії було поділено на 4 групи в залежності від кількості та структури замка, й за способом транспозиції: 1) кардинальні та передні латеральні переміщенні, задні латеральні нормальний; 2) кардинальні та передні латеральні переміщенні, задні латеральні відсутній; 3) кардинальні та передні латеральні нормальні, задні латеральні переміщенні; 4) Кардинальні нормальні, передні латеральні відсутні, задні латеральні переміщені [8].

В другій половині XX століття Віталієм Аністратенко була запропонована схема можливих інверсій кардинальних та латеральних зубів у двостулкових молюсків з люциноїдним типом замка [11]. В даній системі вперше було зведено всі інверсії, виявлені у родині *Sphaeriidae*, разом з формами, які не зустрічалися в природі у європейських *Sphaeriidae* (рис. 1.3). На основі спостережень щодо відношення загальної кількості зубів правої стулки до такого в лівій, автор сформулював принцип постійності співвідношення числа зубів між стулками. За порушення такого співвідношення, розподілення та положення зубів не може забезпечити необхідну міцність замка. Причиною слугує те, що одна із стулок або тільки «вкладає» зуби між зубами протилежної стулки, або тільки «приймає» її зуби. В результаті було виділено два типи інверсій. Дозволеними є ті інверсії, при яких співвідношення числа зубів в стулках залишається постійним і відповідає нормі. Форми інверсій, що виходять за межі стандартного співвідношення, слід розглядати як заборонені (порушують стійкість замку) [11].

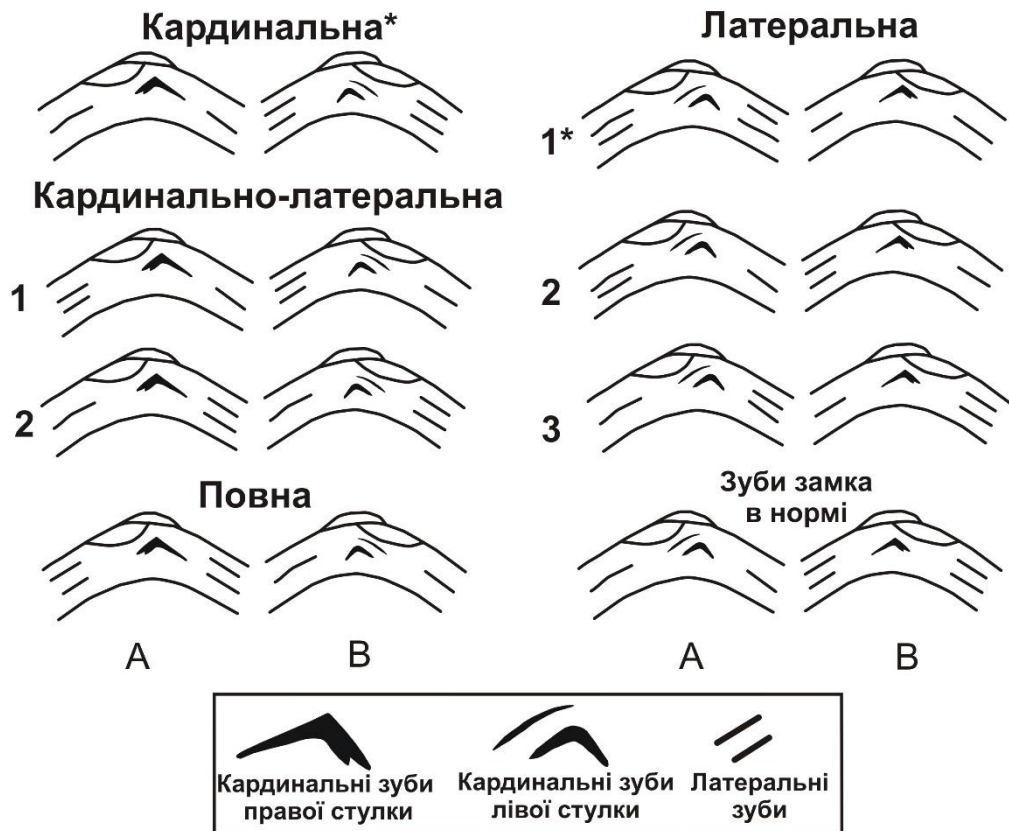


Рис. 1.3. Схема можливих інверсій кардинальних та латеральних зубів у двостулкових молюсків з люциноїдним типом замку. А – ліва стулка; В – права стулка; * позначено «заборонені» інверсії [11].

В 1989 Аністратенко В. та Старобогатов Я. опублікували роботу, де було запропоновано удосконалення вже впровадженої системи індексації зубів гетеродонтних замків. Нововведення були підтвердженні не тільки спостереженням онтогенетичного розвитку замку, а й аналізом форм інверсій його зубів [7].

1.2.3. Причини виникнення інверсій. До сих пір немає доказів на генетичному рівні, що транспонований замок генетично контролюється. Спадковість транспонованого замку в *Pisidium* і *Sphaerium* неоднозначно обговорювалася Нілсом Однером та Віктором Стеркі [13,33,34]. Було помічено, що інвертовані замки трапляються у ембріонів, що знаходяться в

материнських особинах як з нормальними замками, так і з інвертованими. Причому типи інверсій не обов'язково збігаються у материнських і дочірніх особин [11].

В 1996 році була запропонована теоретична система генетичного контролю, з використанням менделівських символів. За основу було взято дві контрастні пари ознак замка, що представлені чотирма фенотипами. Припускалося, що є дві пари алелей і кожна пара складається з домінантного і рецесивного. Одна пара алелей контролює передню частину замку, а саме передні латеральні і кардинальні зуби, а інша пара - задню частину, а саме задні латеральні зуби. Домінантний алель *A* відповідає за нормальне (характерне для виду) розташування зубів передньої частини замка. Рецесивний алель *a* – транспоновані передні латеральні і кардинальні зуби. Алелі *B* і *b* відповідають за нормальні та транспоновані задні латеральні зуби відповідно. Таким чином можна представити можливе схрещування між особинами з нормальними передніми латеральними і кардинальними зубами і нормальними задніми латеральними зубами (генотип *AABB*) і з транспонованими передніми латеральними і кардинальними зубами і також транспонованими задніми латеральними зубами (*aabb*) [13]. Однак такий підхід не дає змоги пояснити та описати різні варіації транспозиції й потребує подальшого вивчення.

В останнє десятиріччя розглядають декілька генів-кандидатів, які б могли контролювати розвиток замкових структур у двостулкових. Гомеобокс-вмісні гени, такі як *engrailed*, *Hox* і *dpp* проявляють свою активність в тканинах, що відповідальні за формування черепашок у молюсків. Ген *engrailed* виявлений у членистоногих, кільчастих червів, голкошкірих і у хордових та бере участь при сегментації або нейрогенезі. Натомість, у черевоногих *Ilyanassa obsoleta*, навпаки, експресія даного гена виявлена в черепашковій залозі та навколо черепашкового майданчика у виду *Patella vulgata*, так само, як і у більшої кількості інших представників молюсків [35].

До уваги також взяли ген *dpp* та його білковий продукт. Dpp - це поліпептид, який належить до родини трансформуючого ростового фактора- β (TGF- β). *dpp* у безхребетних є гомологом генів кісткових морфогенетичних білків (BMP) 2 і 4, які беруть участь у формуванні кісток у хордових. Було показано, що як і *Hox* і *engrailed*, ген *dpp* проявляє експресію в ділянці формування черепашки у черевоногих і двостулкових [35]. Проведений геномний аналіз рецепторів TGF- β у виду *Crassostrea gigas*, показав наявність усіх п'яти канонічних представників родини генів. Результати вказували на регуляцію передачі сигналів BMP за допомогою обмеженої експресії рецепторів TGF- β [36].

Досліджуючи його участь в утворенні черепашки гастропод *Lymnaea stagnalis* було встановлено, що *dpp* асоційований з сигнальним шляхом хіральності зростаючої черепашки. Шляхом інгібування дорзоморфіном сигнального шляху Dpp ембріонів було ідентифіковано два типи вад розвитку черепашки: недорозвинена черепашка і черепашка без завитка. Раніше повідомляється, що подібні незавиті черепашки були виявлені при інгібуванні сигнального шляху *nodal* у черевоногих молюсків *Biomphalaria glabrata*. Однак є відмінності між *dpp* і *nodal* за термінами асиметричною експресії і по стадіях розвитку, під час яких впливають інгібіторами сигнальних шляхів. Це дозволяє припустити, що, хоча фенотипи схожі, механізми, за якими сформувалися ці дефектні черепашки, різні [35].

Корю Кін та співавтори [37] ізолювали гомолог гена *dpp* та дослідили спектр експресії у виду устриці *Saccostrea kegaki*. Було виявлено, що гомолог *dpp* у *S. kegaki* (*SkDpp*) має особливо цікавий спектр експресії щодо розвитку замкових структур. Результати функціональних аналізів показують, що гомолог *dpp* обмежує розширення черепашкового майданчика на дорсальній середній лінії. Експресія *SkDpp* в області замку виявлялася після евагінації черепашкового майданчика й вказує на участь цього гена у формуванні структури замку. Окрім цього, у роботі був використаний гомолог BMP для «приглушення» *dpp*-сигналіngu. З'ясувалося, що ZfBMP4 (Bone

Morphogenetic Protein, гомолог Dpp у рибок-даніо) зазвичай не має несприятливого впливу на ембріогенез двостулкових молюсків. *SkDpp* кодує 421 амінокислоту, і TGF- β домен був на 99% ідентичний mGDF1 (murine Growth Differentiation Factor-1), який є ортологом BMP2/4, в устриці *Crassostrea gigas* [37].

Результати згаданих вище робіт наводять на припущення щодо участі гену *dpp* та його продукту у формуванні структур замка, а отже й у виникненні інверсій зубів. Проте, до сьогоднішнього дня ще не було робіт зосереджених на генетичній основі цього явища. Можливо, подальші дослідження причетності цього гена у виникненні інверсії допоможе краще зрозуміти його причини, а можливо допоможе знайти нові фактори розвитку замка.

ЕКСПЕРИМЕНТАЛЬНА ЧАСТИНА

РОЗДІЛ 2

ОБ'ЄКТИ, МАТЕРІАЛИ І МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ

2.1. Характеристика об'єкту дослідження

Об'єктом дослідження були двостулкові молюски різних родин, що мають гетеродонтний тип замка, а саме *Cardiidae*, *Cyrenidae*, *Sphaeriidae* та *Unionidae*. Родини з гетеродонтним типом замку мають латеральні та кардинальні зуби, які чітко відмінні між собою. В залежності від кількості кардинальних зубів в кожній із стулок розрізняють такі типи гетеродонтних замків: люциноїдний, корбікулоїдний та арктикоїдний.

Окрім нормальної топографії структур замка, зустрічаються особини з нехарактерним розташуванням зубів, тобто з інвертованим замком. Дане явище відоме тільки для гетеродонтних молюсків (підкласи *Heterodonta* та *Paleoheterodonta*), й поки що не зрозуміло, що є причиною його виникнення та чи можливі інверсії у двостулкових з іншими типами замків. Неодноразово зазначалося, що інверсії можуть бути еволюційним маркером й вказувати на шляхи філогенетичного розвитку різних груп двостулкових молюсків. Ідентифікація явища інверсії зубів при дослідженні матеріалу є одним із поставлених завдань.

2.1.1. Місця збору молюсків. Збір представників родини *Sphaeriidae* (кулькові) проводять в дрібних неглибоких водоймах. Представники родини *Unionidae* (перлівницеві) можуть заселяти водойми достатньо нерівномірно і зустрічаються на самих різних ґрунтах. Процес збору молюсків у річках може значно ускладнюватися через коливання рівня води. Найбільш сприятливим моментом для збору можна вважати період літнього мінімального горизонту води [1]. Збір черепашок морських двостулкових проводився переважно вздовж берегової лінії.



Рис. 2.1. Карта місць збору на території України.

Відбір матеріалу для дослідження проводився в межах території України (рис. 2.1). Збирали прісноводних та морських двостулкових молюсків. Оскільки для аналізу необхідні представники гетеродонтних родин, основний матеріал представляв собою види родин *Cardiidae* (серцевидки), *Sphaeriidae* (кулькові) та *Unionidae* (перлівницеві). Період відбору молюсків був літо-осінь 2019 року (табл. 2.1). Зразки внесені до каталогу зразків. Глибина збору складала 0,3-0,6 м.

Таблиця 2.1

Місця збору молюсків

№ проби	Розташування	Дата
1	м.Київ, о.Труханів, р.Дніпро, глибина 0,3-0,6 м	10.08.2019
2	Херсонська обл., смт Лазурне, Джарилгацька затока, Чорне море	25.08.2019
3	Запорізьська обл. Акімовський р-н, смт Кирилівка, Азовське море	Літо 2019

2.1.2. Колекційний матеріал. З метою ревізії було досліджено колекції двостулкових молюсків Відділу фауни та систематики безхребетних Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України. Матеріал представлений родами Sphaeriidae (*Amesoda*, *Cyclas*, *Pisidium*, *Sphaerium*). Молюски зібрані на території України та Росії протягом 1970-1987 років. Дані зборів та номери колекцій занесені таблицю (додаток А1).

Також було досліджено колекції Національного науково-природничого музею НАН України [39]. Будова замка обстежена у родин Corbiculidae (*Corbicula*), Sphaeriidae (*Amesoda*, *Cyclas*, *Euglesa*, *Musculium*, *Pisidium*, *Sphaerium*) та Unioidea (*Unio*). Дані зборів та номери колекцій занесені таблицю (додаток А2).

2.2. Матеріали та обладнання

Обладнання, що використовувалося під час проведення роботи: поліетиленові пакети, пластикові баночки, чашки Петрі, пінцети металеві, гідробіологічне сито (власне виробництво), драга (власне виробництво), стереоскопічні мікроскопи (МБС-9, СРСР; Leica M165 C, Німеччина), цифрова камера для мікроскопа (Leica DFC, Німеччина), ультразвукова ванна (Ultrasonic Systems, Китай).

Для обробки отриманих зображень черепашок та їх замкових структур, а також створення схем топографії зубів замка, використано програми та графічні редактори: LAS 4.0 (Leica Application System), Helicon Focus Version 7.6.1, Adobe Photoshop CC 2014, CorelDRAW 12.

2.3. Методи дослідження

2.3.1. Відбір проб. Найбільш ефективним при зборі дрібних двостулкових молюсків є використання гідробіологічних сит, за допомогою яких промиваються порції ґрунту [1]. Лов проводили на м'якому мулистому ґрунті. Також використовували сачки-скребачки (рис. 2.2), або драги, трикутної форми й складаються з металевого обруча або рами, мішка і ручки (штанги) [1,38,47]. Перлівницевих також збирали за допомогою драг та вручну з відкритого ґрунту [38]. Мішки для сачків виготовили з міцної тканинної металевої сітки з діаметром отворів 0,5-1,5 см. Довжина мішка 24-27 см [1,47].

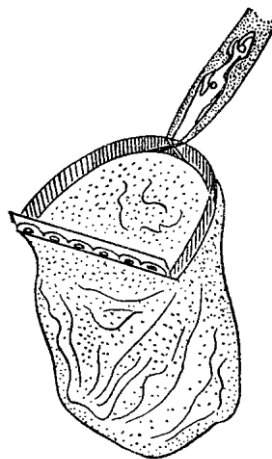


Рис. 2.2. Сачок-скребачка для збору молюсків [47].

При промиванні сито піднімали та опускають у воду так, щоб вода не переливалася через його краї [1]. Промивання продовжують, поки весь ґрунт не пройде через сито разом з водою. В дуже зарослих водоймах вирвали з корінням водяні вищі рослини, уважно оглядали стебла, листя, що знаходяться під водою, а також коріння, на яких виявляли деякі види молюсків.

Кулькових перевозили в невеликих плоских посудинах (пластиковий контейнер), дно яких вкрили вологим ґрунтом, взятим із відповідного біотопу. Більших за розміром перлівницевих транспортували в полотняних мішечках, вставлених, у свою чергу, в мішечки з поліетилену. При цьому слідкували за тим, щоб на дні тари не збиралась вода, це може призвести до загибелі молюсків від асфіксії [47].

Після попередньої обробки матеріалу провели визначення видів. Спершу молюски на око поділили на класи, підряди і великі родини. Потім, за допомогою визначальних таблиць та звірянням з малюнками, визначили види. Вивчення та дослідження зубів проводили під бінокляром.

2.3.2. Знімок стереоскопічного зображення. Перед початком роботи обрані черепашки попередньо очистили за допомогою ватного диска та ультразвукової ванни. Коли зразки висохли, закріпили в правильному положенні на чашці Петрі за допомогою пластиліну. Фіксовані зразки знімали в підставці, яка заповнена спиртом для уникнення відблисків. Використовуючи програму LAS 4.0 та стереоскопічного мікроскопа Leica M165C з камерою було зроблено серію знімків. В програмі Helicon Focus з'єднали знімки в одне зображення, щоб отримати стереоскопічну фотографію черепашки. Далі знімки оброблялися за допомогою графічних програм Adobe Photoshop та CorelDRAW.

2.3.3. Методика дослідження замка (розтину) ембріональних черепашок. Під час виконання роботи була розроблена проста методика підготовки черепашок дрібних двостулкових молюсків для вивчення замку. Дослідження топографії і морфології зубів замку є важливою частиною вивчення черепашки двостулкових молюсків. У загальному вигляді замок представлений зубовидний виступами і поглибленнями на внутрішній частині спинного краю стулок і, разом з лігаментом, забезпечує зчленування стулок між собою. Особливості будови замку, кількість і розташування зубів є важливою систематичною характеристикою видів і вищих таксонів.

Стулки розміром більше 5 мм не є проблематичними для спостереження розглядати за допомогою стереоскопічного мікроскопа або лупи, а більші - неозброєним оком. Однак для черепашок менше 5 мм, які характерні для більшості *Sphaeriidae*, дослідження стає ускладненим зважаючи на крихкість (ламкість) самої черепашки і дрібних розмірів зубів замку. Досвід показує, що черепашку кулькових (особливо в сухих музейних колекціях) складно розкрити без пошкодження замка, адже засохлий лігамент надає йому жорсткість. Особливо ризиковано підготовка для мікроскопічного дослідження замку дрібних видів родини *Sphaeriidae* або ембріонального розвитку замку у цих видів. Найскладнішим при цьому є нетравматичне відділення м'якого тіла молюска від ембріональної черепашки, необхідної для подальшої роботи і збереження в колекції. Для контролю правильності інтерпретації результатів спостережень буває необхідно зберегти пару стулочок в з'єднаному стані.

Базуючись на наведених вище особливостях роботи з таким матеріалом пропонується щадна методика розтину дрібних черепашок двостулкових молюсків і приготування як тимчасових, так і постійних препаратів для подальшого вивчення замку.

1. Підготовчий етап. Викласти досліджувані екземпляри в термостійкий посуд (чашку Петрі). Закип'ятити воду, дати трохи охолонути (рис. 2.3).



Рис. 2.3. Підготовчий етап розтину замка двостулкових.

2. Відділення м'якого тіла. Залити черепашки невеликою кількістю окропу так, щоб вода не покривала їх (рис. 2.4). Тканини майже відразу ж відокремлюються від стулок, і можна спостерігати що стулки трохи відкриваються. Однак, така термообробка веде до ущільнення лігаменту, що буде сприяти більш міцному з'єднанню стулок між собою. Пінцетом або голками для препарування слід розкрити стулки молюска, і видалити м'яке тіло.

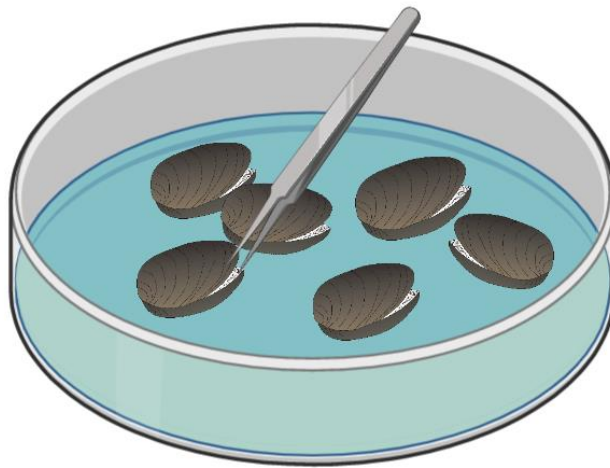


Рис. 2.4. Відділення м'якого тіла у двостулкових після відкриття стулок.

3. Виготовлення препарату. Для запобігання пошкоджень стулок і зручності подальшого спостереження, краще використовувати предметне скло з лункою. Черепашку слід помістити в лунку спинною стороною догори (рис. 2.5), додати краплину води або спиртової суміші (для швидшого випаровування) і розправити стулки в зручному положенні.

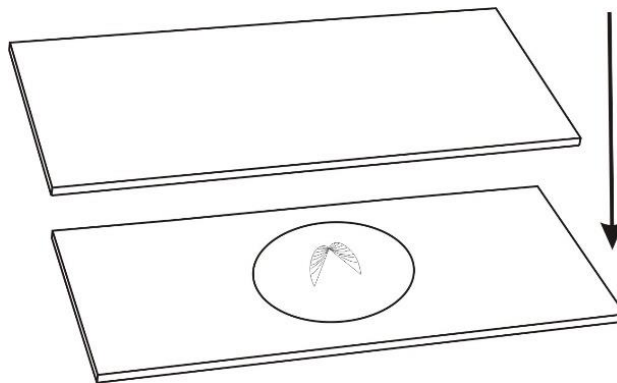


Рис. 2.5. Виготовлення препарату замку двостулкових.

Зверху препарат накривають покривним склом, тим самим притискаючи черепашку до дна лунки (рис. 2.6) і не даючи стулкам закритися, після чого фіксують, окантовуючи край покривного скла, наприклад, водорозчинних клеєм. Виготовлений препарат залишають на кілька годин для просушування, щоб вода (спирт) під покривним склом повністю випарувалася. Готовий препарат придатний для вивчення замку з обох сторін.

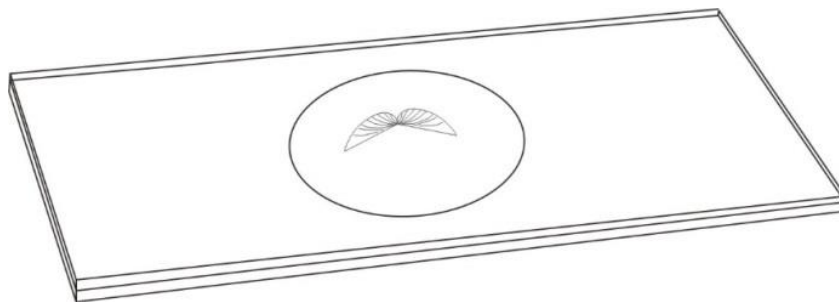


Рис. 2.6. Готовий препарат.

РОЗДІЛ 3

РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕННЯ ТА ЇХНЄ ОБГОВОРЕННЯ

3.1. Результати огляду колекцій та матеріалів.

Дослідження музейних колекцій та власного матеріалу було спрямовано на пошук різних типів інверсій. Ревізія колекційних матеріалів відділу фауни та систематики безхребетних Інституту зоології та Національного науково-природничого музею підтвердили наявність інвертованих особин, що згадувалися раніше в літературі. Використовуючи класифікацію інверсій впровадженої Аністратенком В. [11], у родині Sphaeriidae загалом ідентифіковано такі інверсії: латеральна-2, латеральна-3, кардинально-латеральна-2 та повна (рис. 3.1). Окрім цього виявлена інверсія по типу латеральна-2 у двох екземплярів родини Cyrenidae (*Corbicula purpurea*). Всі оглянуті проби разом з знайденими інвертованими особинами занесені до таблиці (додаток Б).

Зібраний матеріал включав представників родин Cardiidae, Sphaeriidae, Unionidae. Проведено визначення та встановлено видову приналежність екземплярів [1,38,40,41]. Із родини Sphaeriidae ідентифіковано два види: *Cyclas rivicola*, *Sphaerium corneum*. Інверсія знайдена тільки у останнього виду. Однак жодної інверсії не спостерігалось у родині Unionidae. При аналізі структур замка у представників роду *Cerastoderma* (Cardiidae) жодної із можливих інверсій не було виявлено. Аналіз можливих інверсій у родині Cardiidae представлений у пункті 3.3 (3.3.1).

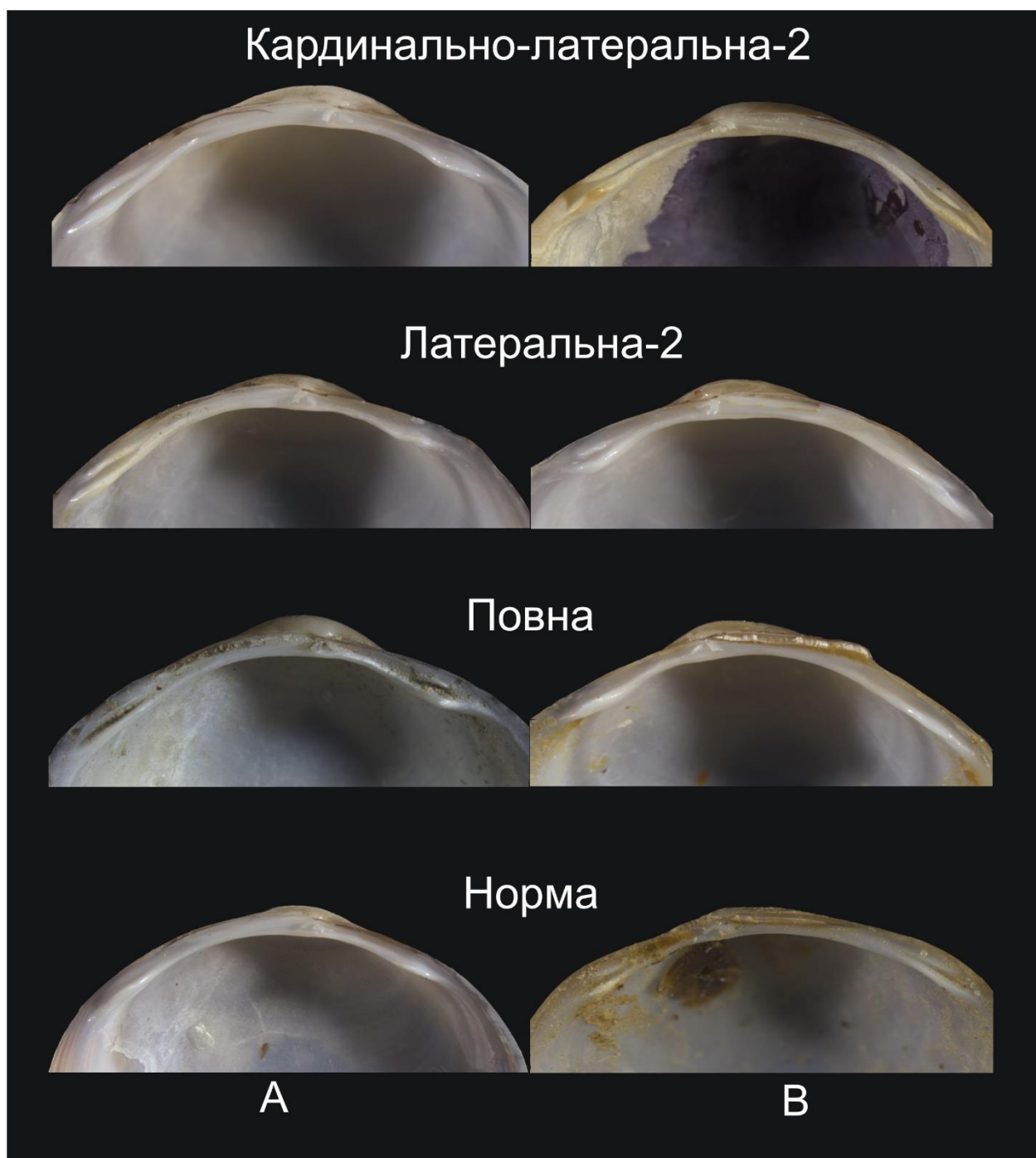


Рис. 3.1. Типи інверсій у представників родини Sphaeriidae. А – ліва стулка; В – права стулка.

Загалом оглянуто 425 представників родини Unionidae, >400 – Cardiidae, >600 – Sphaeriidae, 88 – Cyrenidae. Усі дані щодо дослідженого матеріалу занесені до таблиці (додаток Б).

3.2. Частота інверсій

Деякі автори [1,13] проводили обрахунки частоти інверсій в межах певного виду, проте майже не має повідомлень [1] з обрахунком частоти інверсій на рівні родин. За результатами проаналізованої літератури та ревізії колекційних матеріалів створено список, де було внесено всі види двостулкових молюсків з інверсіями (додаток Б). В таблиці зазначено основна характеристика транспозиції структур замка та джерело описаної інверсії у виду. Самі види розподілені за родинками.

Для наглядності розрахунку частоти інверсії в межах родини були обрані такі, де відмічено більше видів з інверсією. Такими є родини Astartidae, Carditidae, Sphaeriidae, Unionidae. Частота розраховувалася за пропорцією. На діаграмі представлений відсоток видів, де зустрічається інверсія.

Відомо близько 40 видів родини Astartidae, що зустрічаються переважно в арктичному регіоні та холодних північних морях [42]. Інверсії відмічаються у 7 видів (додаток Б), що являється 17,5% від загальної кількості видів.

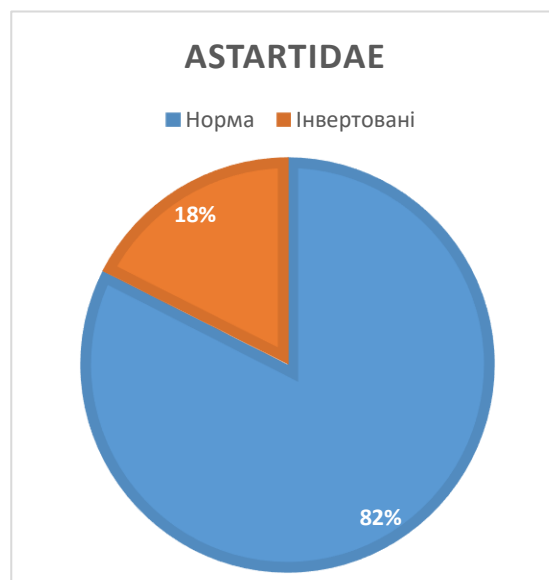


Рис. 3.2. Частота виникнення інверсій серед видів Astartidae.

Родина Carditidae є високоспеціалізованою групою двостулкових молюсків з 77 номінальними видами (включаючи викопні та існуючі) [43]. Інверсії відмічаються у 7 видів (додаток Б), що являться 9,1% від загальної кількості видів.

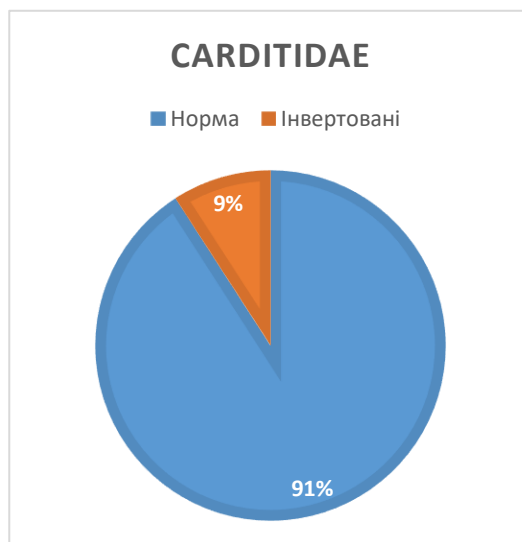


Рис. 3.3. Частота виникнення інверсій серед видів Carditidae.

Космополітична родина Sphaeriidae зустрічається на всіх континентах, крім Антарктики та містить загальну кількість видів – 196 [42]. Інверсії відмічаються у 19 видів (додаток Б), що являються 9,7% від загальної кількості видів.

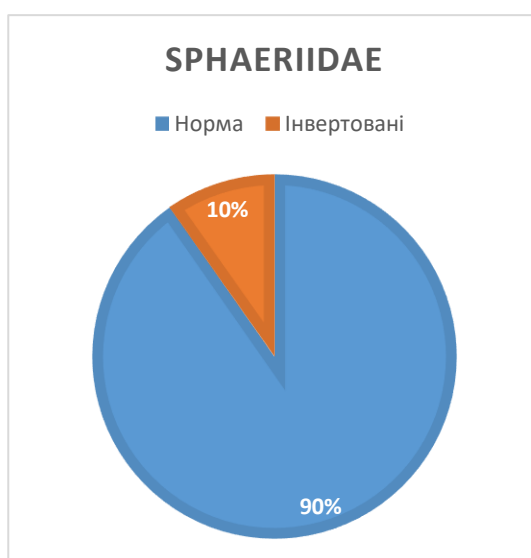


Рис. 3.4. Частота виникнення інверсій серед видів Sphaeriidae.

У світовій фауні родина Unionidae представлена 621 номінальними видами [42]. За літературними даними інверсія відмічається у 45 видів (додаток Б), що являє 7,2% від загальної кількості видів (рис. 3.2).

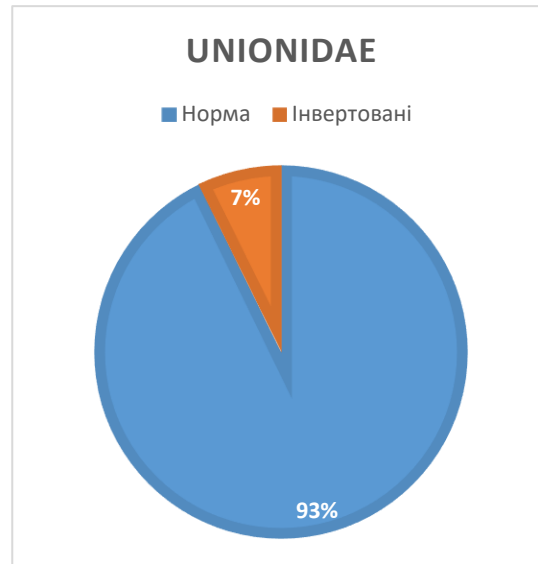


Рис. 3.5. Частота виникнення інверсій серед видів Unionidae.

3.3. Можливі інверсії у груп молюсків

Схеми замка різних родин двостулкових молюсків запропоновані Скарлато О. та Старобогатовим Я., що базувалися на попередніх системах індексації зубів, підтвердилася не тільки спостереженнями онтогенетичного розвитку замка, а й аналізом знайдених форм інверсій його зубів [6,11]. Таким чином дану систему доцільно використати з метою пошуку структур замка, що будуть здатні до транспозиції у родин, в яких інверсії не спостерігалися, а також складення схем всіх можливих інверсій.

3.3.1.Родина Cardiidae. На прикладі виду *Cerastoderma glaucum*. У даної родини гетеродонтний замок люциноїдного типу адже має два кардинальних зуба в кожній стулці [3]. На рис. 3.2. представлена схема замку на різних стадіях розвитку [6] разом з відповідними позначеннями на стулках.

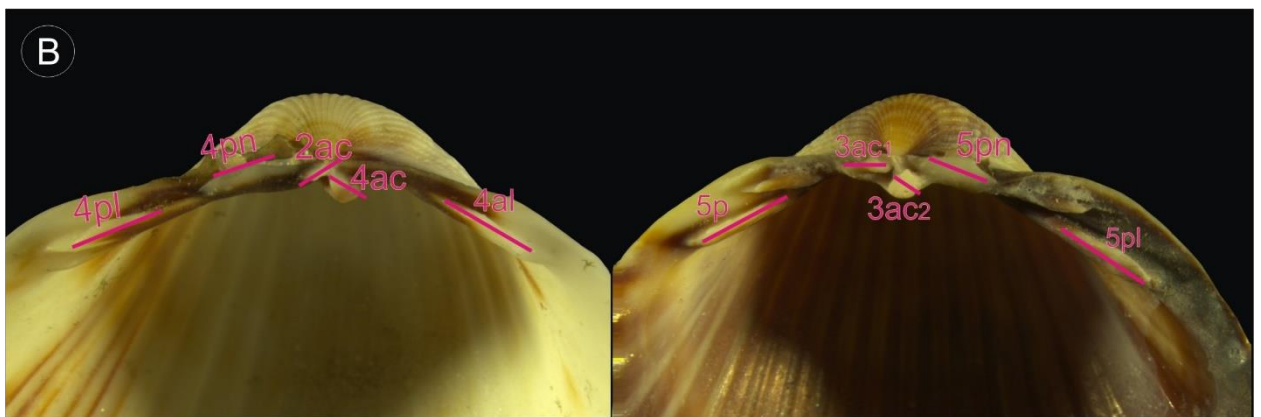
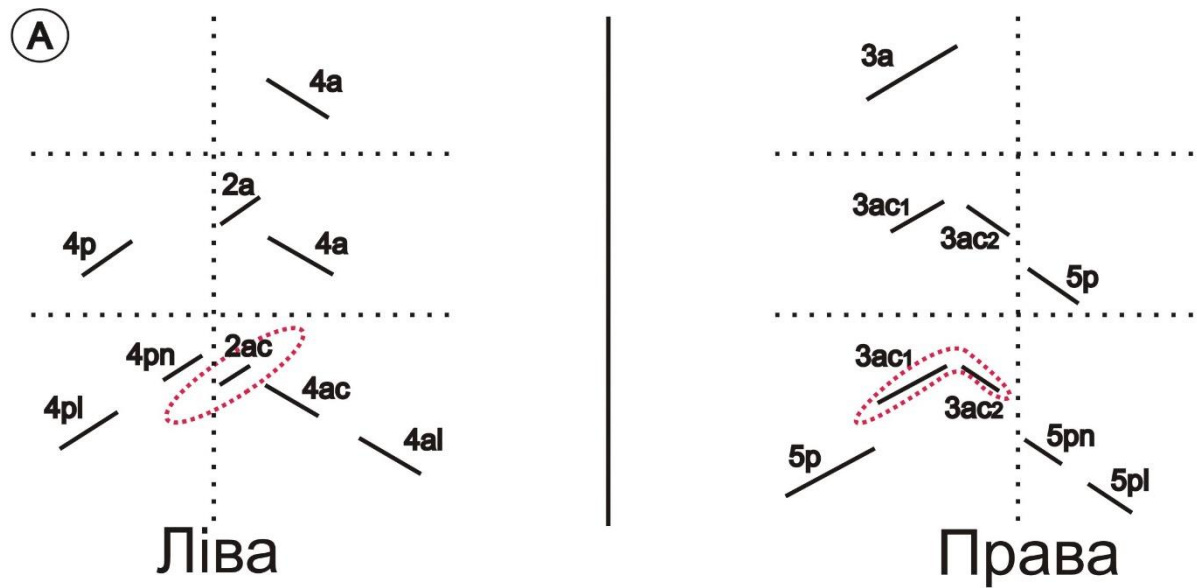


Рис. 3.6. Схеми замку на різних стадіях онтогенетичного розвитку [6] і схема розташування зубів в стулці *Cerastoderma glaucum* (Cardiidae).

Єдиними можливими, здатними до інверсії структурами є кардинальні зуби, а саме 2ac в лівій стулці та 3ac₁ й 3ac₂ в правій стулці. Однак, при такій транспозиції порушується принцип постійності співвідношення числа зубів [11] між стулками (рис. 3.3). Як наслідок, запропоновані типи інверсій не є можливими. Раніше авторами не відмічалися інверсія в межах даної родини.

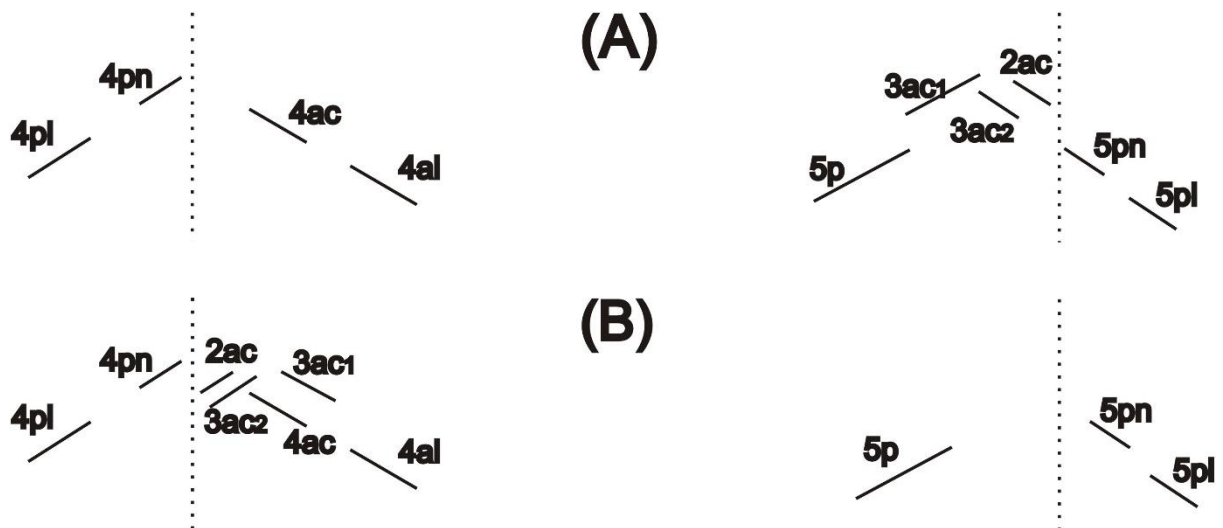


Рис. 3.7. Схема можливих інверсій зубів Cardiidae. А - переміщення зуба 2ac в праву стулку; В – переміщення зубів 3ac₁ й 3ac₂ в ліву стулку.

3.3.2.Родина Veneridae. На рис.3.4 представлені схема замку циреноїдного типу [3] родини Veneridae на різних стадіях розвитку [6]. Для даного типу замку характерна наявність трьох кардинальних зубів в кожній стулці. Виходячи з онтогенезу замкових структур, можлива інверсія зубів 2al \Leftrightarrow 3al. Швидше за все зуби 4ac₁, 4ac₂ і 4al будуть інвертуватися разом, оскільки вони походять від однієї закладки. З цієї ж причини разом будуть переміщатися зуби 5al, 5ac. Однак такі інверсії не будуть помітні при зовнішньому спостереженні. Можливо, за допомогою молекулярно-генетичних методів вдасться виявити наявність інверсії.

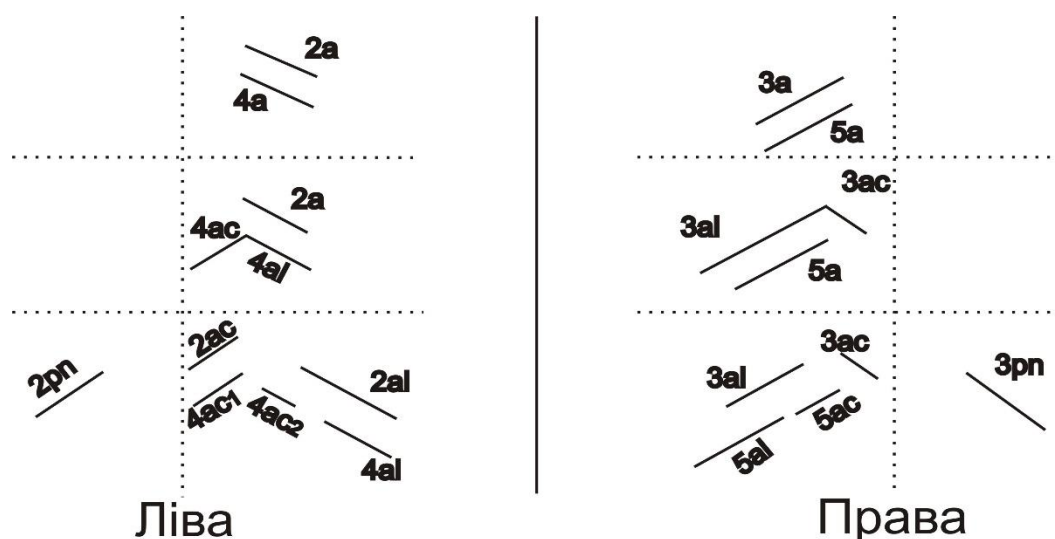


Рис. 3.8. Схеми замку на різних стадіях онтогенетичного розвитку Veneridae [6].

3.3.3.Родина Mactridae. На рис. 3.5 приведена схема онтогенетичного розвитку замку [6]. За літературними даними для цієї родини характерний люциноїдний тип замка [3]. Виходячи зі схеми розвитку замку можна припустити, що «вільно» переміщатися можуть зуби 1pl і 5al (на рис. 3.5 відмічені червоним пунктиром).

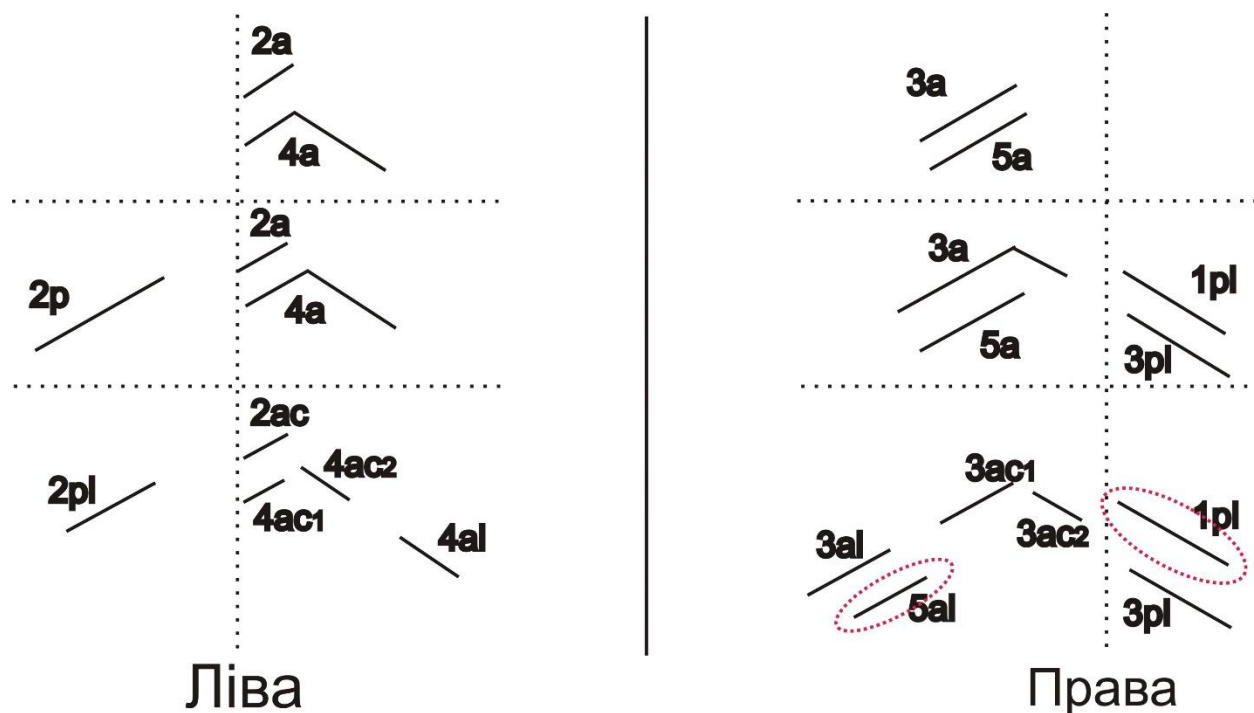


Рис. 3.9. Схеми замку на різних стадіях онтогенетичного розвитку Mactridae [6].

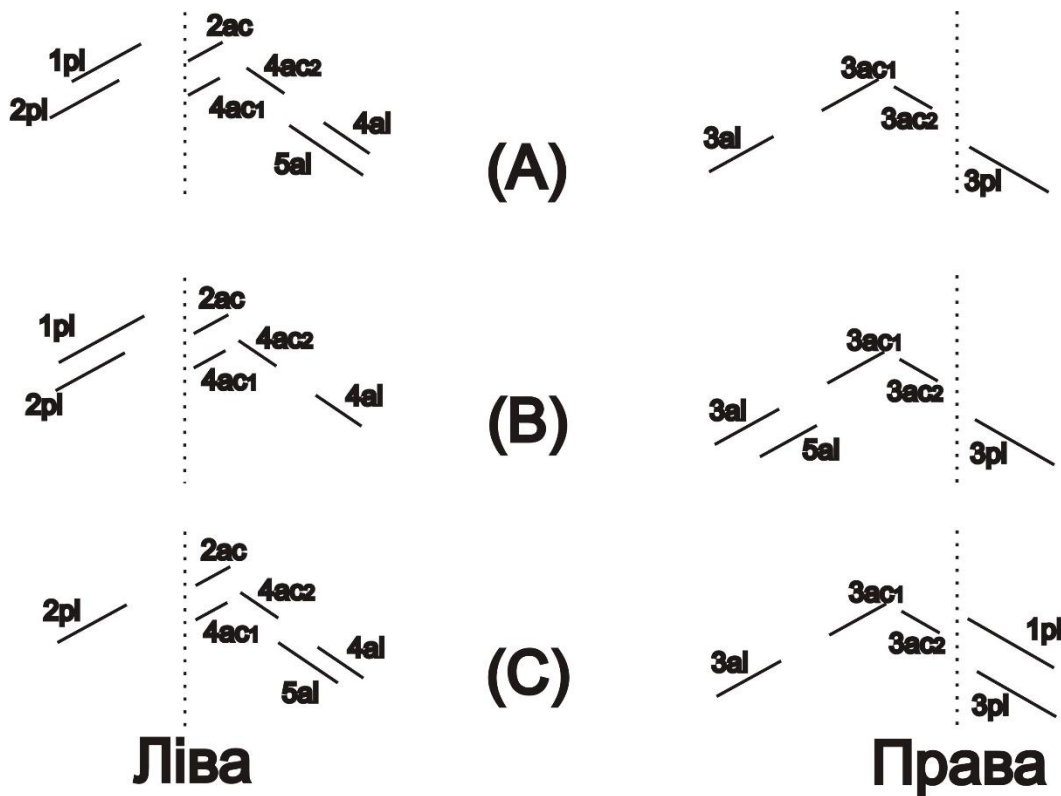


Рис. 3.10. Схема можливих інверсій зубів Mactridae. А – переміщення зубів 1pl і 5al; В – переміщення зуба 1pl; С – переміщення зуба 5al.

На основі цього припущення складена схема трьох можливих інверсій у цієї групи (рис. 3.6). Перша характеризується одночасною транспозицією зубів 1pl і 5al з правої стулки в ліву. При цьому кількість і розташування кардинальних зубів не змінюється. У лівій стулці тепер 4 латеральних зуба, замість характерних двох. При другому і третьому типі інверсії відбувається переміщення тільки 1pl або 5al відповідно. Всі три типи інверсій є «дозволеними», оскільки дотримується принцип постійності співвідношення числа зубів, а саме 5:6 (в нормі) або 6:5 (при інверсіях) [11]. Раніше в літературі інверсія у даної родини не була відзначена. В даний час також немає знахідок черепашок з інвертованим замком, запропоновані варіанти інверсій є суто передбачуваними варіантами.

3.3.4. Родина Lucinidae. На рис. 3.7 наведена схема розвитку замку на різних стадіях онтогенезу [6] разом з схемою розташування зубів в стулках.

Характерним для родини є замок люціноїдного типу, тобто наявність в кожній стулці по два кардинальних зуба [3]. Однак на знімку двох стулок не було виявлено зуба 1al, яких повинен розташовуватися в правій стулці. Можливі структури, які схильні до інверсії, виділені червоною пунктирною лінією.

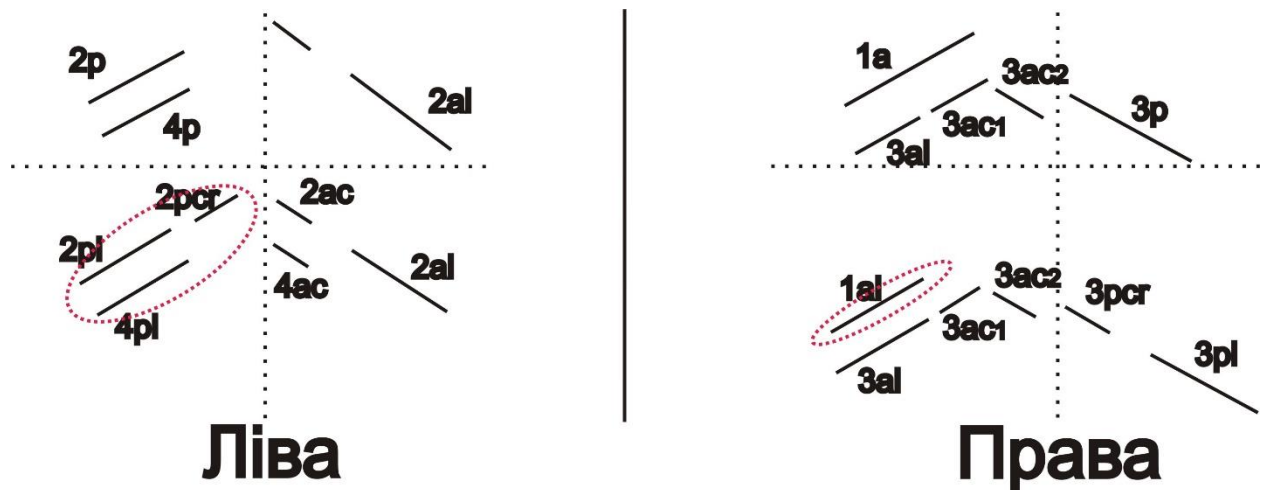


Рис. 3.11. Схеми замку на різних стадіях онтогенетичного розвитку Lucinidae [6].

На основі аналізу складу замку на різних стадіях онтогенезу [6] була складена схема трьох типів можливих інверсій зубів в люціноїдному замку (рис. 3.8). При інверсії першого типу відбувається переміщення структури, яка включає 2pcr, 2pl, 4pl з лівої стулки в праву. Інверсія 2pcr, 2pl \Leftrightarrow 3pcr, 3pl може мати місце, але не буде помічена при зовнішньому огляді. При такій інверсії хоч і можливо нормальне змикання стулок, однак порушується співвідношення числа зубів між стулками (в нормі 6:6, якщо не брати до уваги круру - 5:5; в інвертованих - 5:7) [11]. При другому типі інверсій переміщається зуб 1al, що також призводить до порушення правила співвідношення (7:5). Одночасне переміщення 2pcr, 2pl, 4pl \Leftrightarrow 1al при третьому типі інверсії є єдиною «дозволеної» інверсією серед трьох представлених.

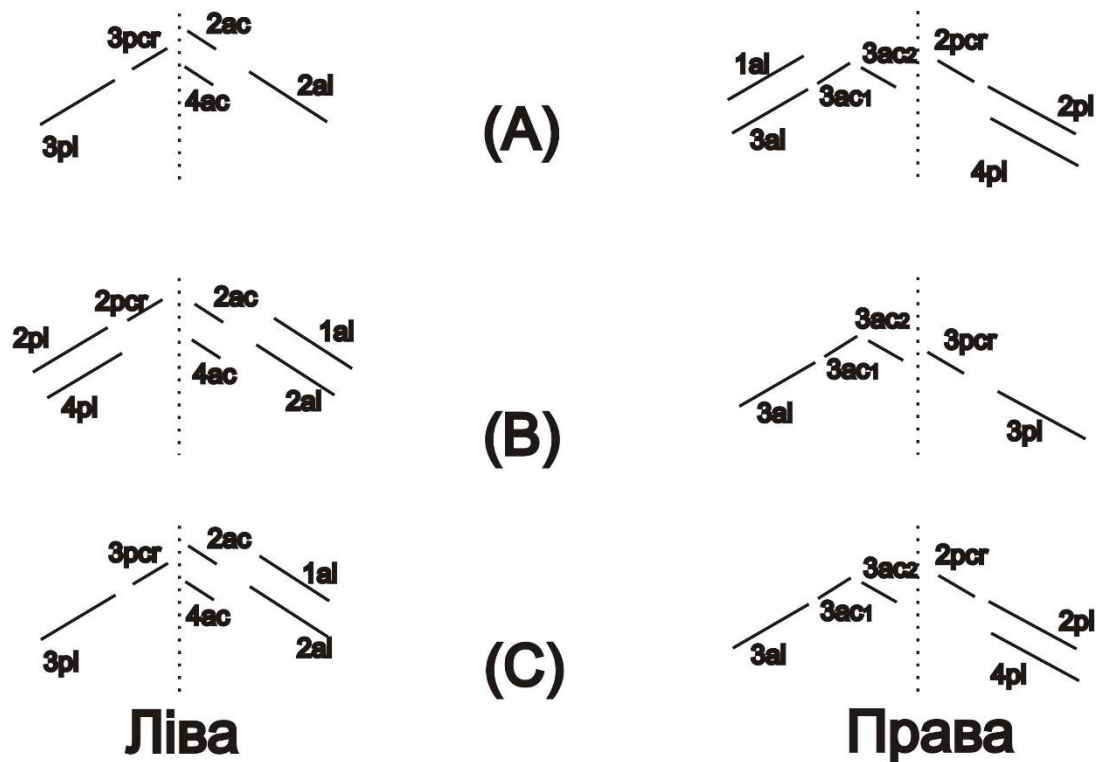


Рис. 3.12. Схема можливих інверсій зубів Lucinidae. А – переміщення зубів 2pcr, 2pl, 4pl; В – переміщення зуба 1al; С – переміщення зуба 2pcr, 2pl, 4pl 1al.

3.3.5.Родина Lasaeidae. Типовим замком для родини Lasaeidae є люциноїдний тип замка [3]. На рис. 3.9, разом з онтогенетичними стадіями розвитку замка [6], червоним пунктиром зображено структури, що здатні до транспозиції. В лівій ступці передній кардинальний зуб 2ac разом з латеральним 2al розвиваються з однієї закладки, тому при можливій інверсії переміщуватися будуть разом. За таким принципом будуть переміщатися задній латеральний зуб 2pl та крура 2cr.

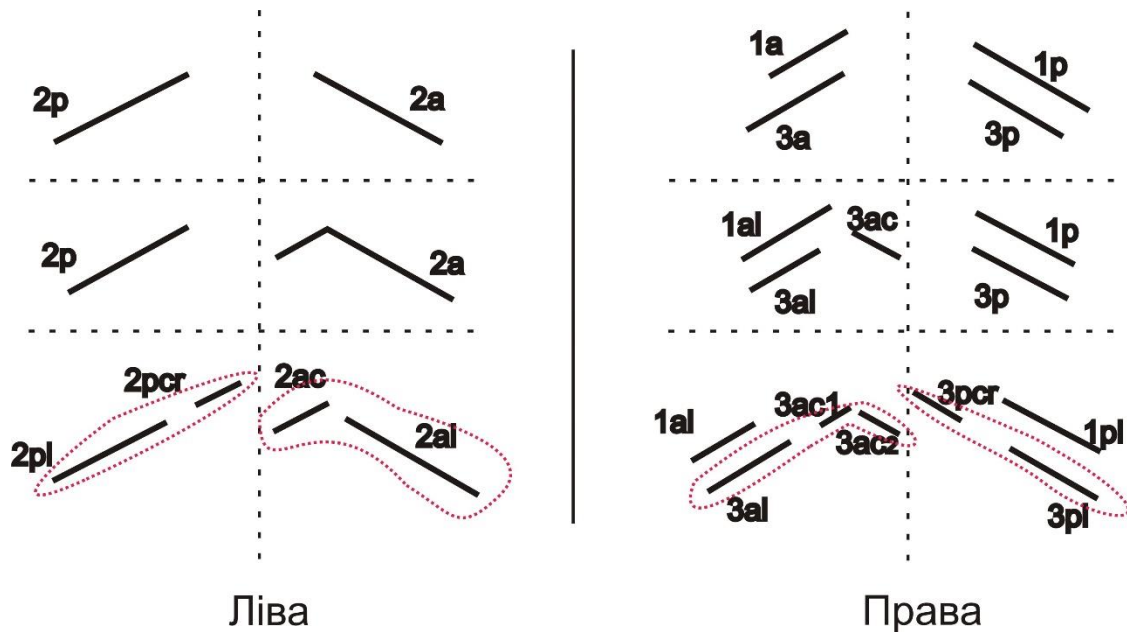


Рис. 3.13. Схеми замку на різних стадіях онтогенетичного розвитку родини Lasaeidae [6].

Опираючись на принцип постійності співвідношення числа зубів [11], можливою «дозволеною» інверсією є повна інверсія (рис. 3.10). При інших комбінаціях буде порушуватися початкове відношення зубів між правою та лівою стулками, а саме 3:6 відповідно.

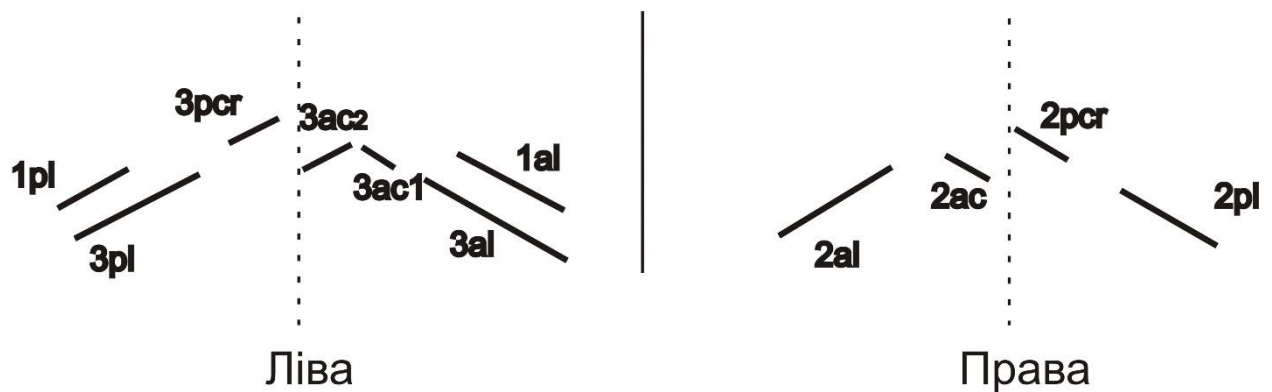


Рис. 3.14. Схема можливої повної інверсії зубів у родини Lasaeidae.

3.3.6.Родина Carditidae. Для представників цієї родини характерним є люциноїдний замок [3]. За нормального розташування зубів співвідношення між лівою та правою стулками є 5:5. В кожній знаходиться 3 латеральних

зубів та 2 кардинальних. Беручи до уваги спільне походження певних структур замка, переміщуватися може або зуби передньої частини (кардинальні разом з латеральними), або всі зуби задньої частини стулки (латеральні). Здатні до транспозиції структури помічені червоним пунктиром на рис. 3.11.

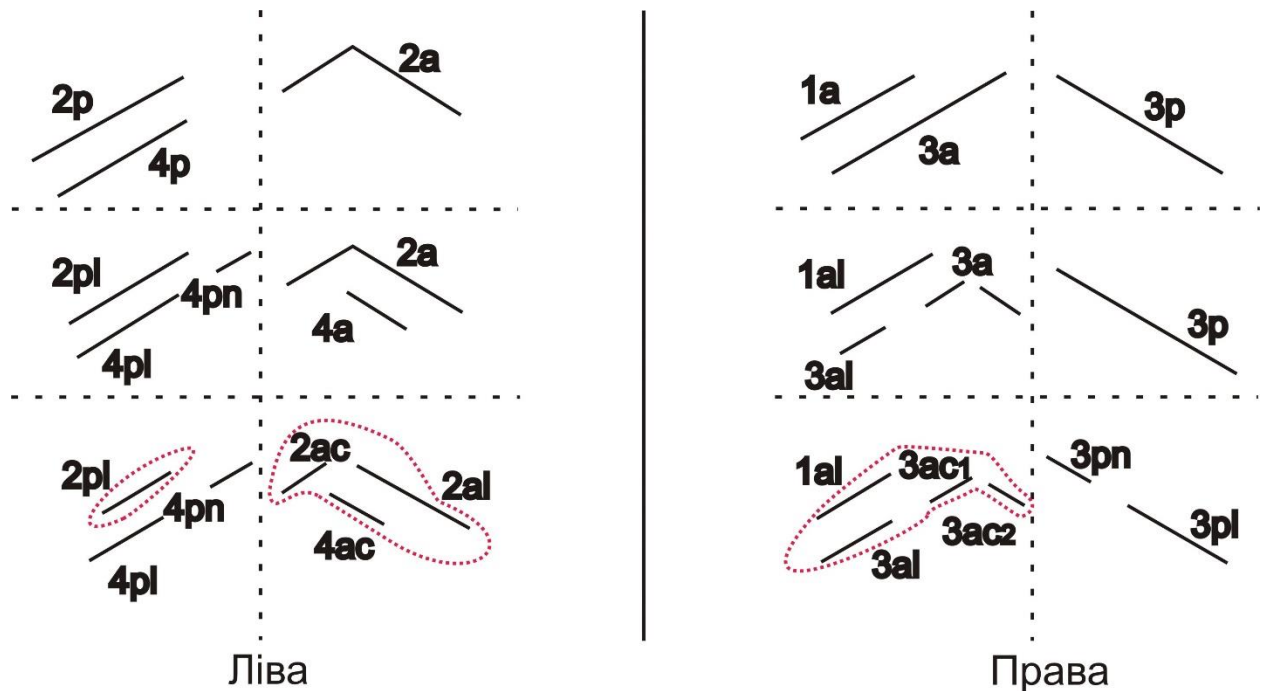


Рис. 3.15. Схеми замка на різних стадіях онтогенетичного розвитку родини Carditidae [6].

Однак, при інверсії структур тільки передньої частини стулки, або тільки задньої, порушується принцип постійності співвідношення числа зубів між стулками (рис. 3.12, А). Приведений приклад являється «забороненою» інверсією [11], адже в результаті такого переміщення матимемо 6 зубів в лівій стулці та 4 в правій, замість нормального 5:5. Єдиною «дозволеною» інверсією, яка б не порушувала нормальне співвідношення є повна інверсія (рис. 3.12, В). Тут всі зуби правої стулки розвиваються на лівій стулці, а всі зуби лівої стулки – на правій.

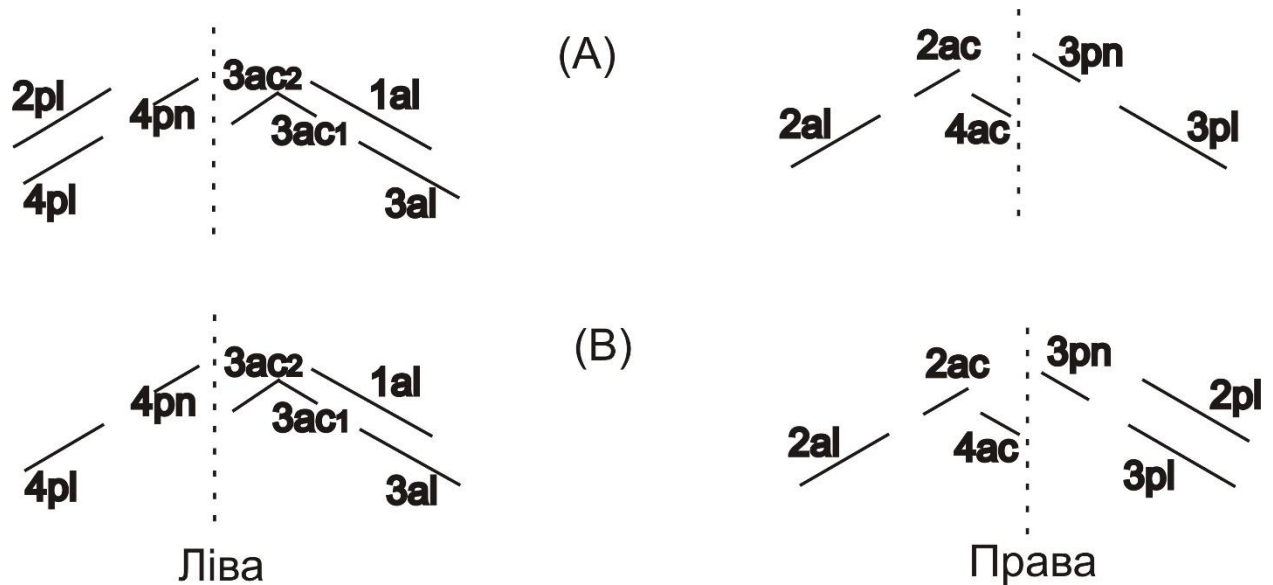


Рис. 3.16. Схема можливих інверсій зубів Carditidae. А – приклад «забороненої» інверсії, переміщення зубів 1al, 3al, 3ac₁, 3ac₂; В – «дозволена» повна інверсія.

3.3.7. Родини Plicatulidae та Trigoniidae. На відміну від вище перерахованих родин, які належать до підкласу Heterodonta, родини Plicatulidae та Trigoniidae відносять до інших підкласів. Trigoniidae (рис. 3.13, В) разом з перлівницевими (Unioinidae) входить до складу підкласу Paleoheterodonta [44]. Представники не мають чіткого підрозділення на кардинальні та латеральні зуби, й в основному іменуються як псевдолатеральні та псевдокардинальні [1]. На схемі позначаються як передні (a) та задні (p) [6]. Родина Plicatulidae (рис. 3.13, А) відноситься до підкласу Pterimorphia [44], також не має чіткого розділення зубів замка на латеральні й кардинальні. Як і у випадку Trigoniidae, на схемі зуби позначаються як передні (a) та задні (p) [6].

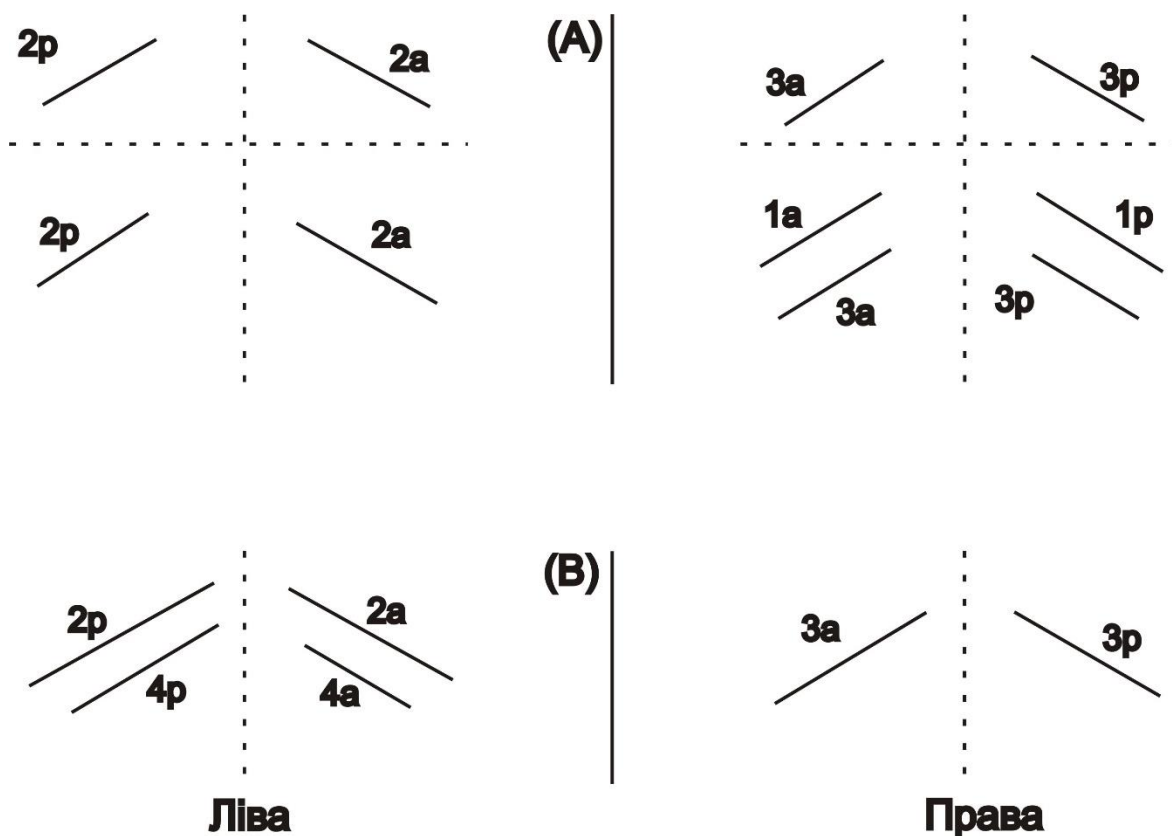


Рис. 3.17. Схеми замку на різних стадіях онтогенетичного розвитку родин [6]: А – родина Plicatulidae; В – родина Trigoniidae.

Передбачуваними інверсіями в межах цих родин є повна інверсія (рис. 3.14, А, С). Проте, можливо що переміщення зубів може бути не повним, наприклад, у Plicatulidae інвертуватися будуть тільки зуби 3а та 3р (рис. 3.14, В, D). Однак при зовнішній експертизі стулок не буде можливим розрізнити таку інверсію від повної.

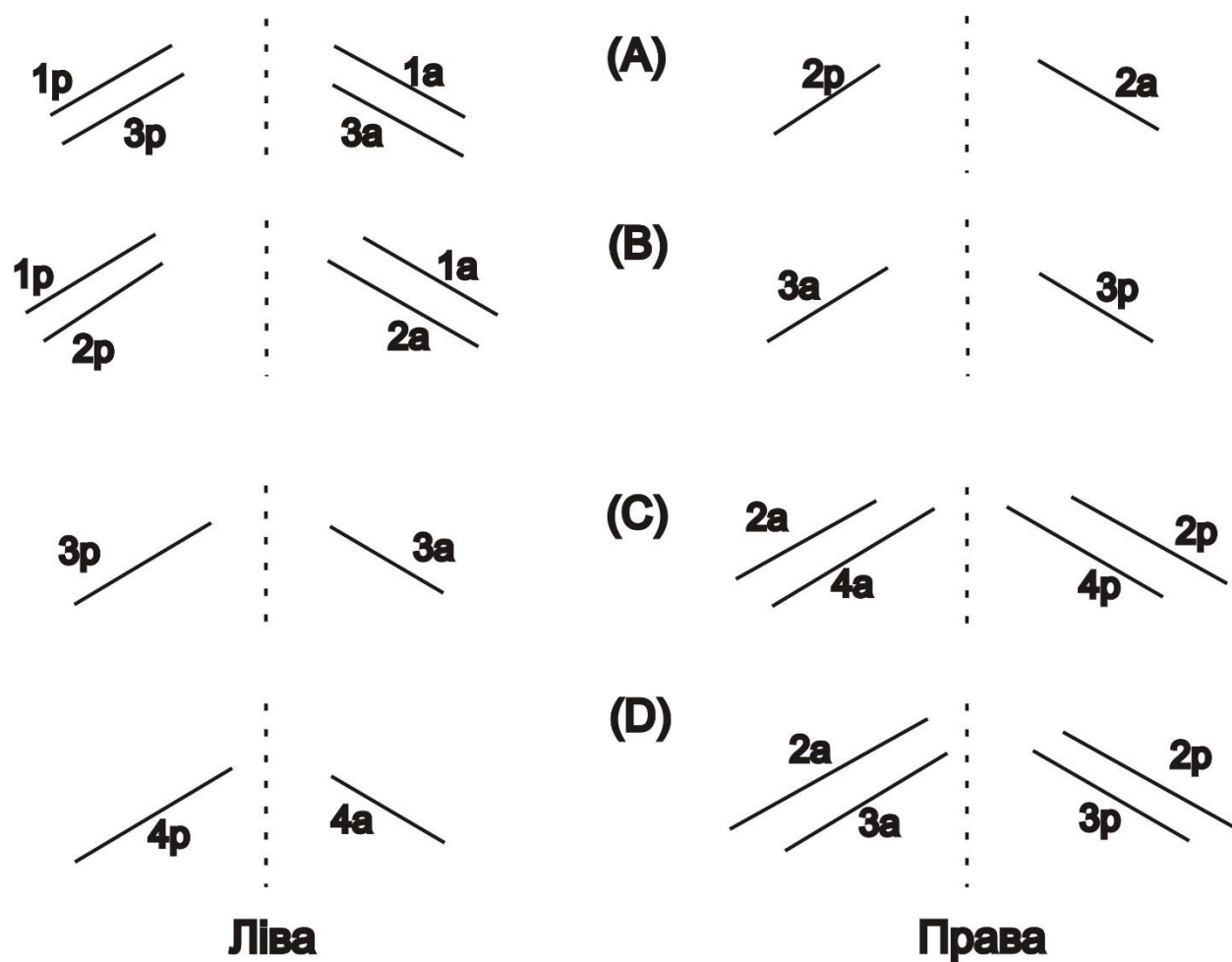


Рис. 3.18. Схема можливих інверсій зубів у родин Plicatulidae (A, B) та Trigoniidae (C, D). A – повна інверсія; B – часткова інверсія, переміщення зубів 1a, 1p; C – повна інверсія; D – часткова інверсія, переміщення зубів 2a, 2p.

УЗАГАЛЬНЕННЯ РЕЗУЛЬТАТІВ

Явище інверсії структур замка відомо достатньо давно та описано багатьма дослідниками, проте вивченість цього явища та розуміння його біологічних механізмів залишаються слабо вивченими. Інверсії характерні для різних родин, як для більш еволюційно просунутих, так і примітивних, тобто відмічені у представників класу разого ступеня філогенетичного розвитку. Було виділено ряд закономірностей, які були відмічені у особин з інвертованими структурами замка. На основі таких спостережень зроблені спроби, як в XIX, та і в XX століттях, класифікувати та систематизувати всі можливі інверсії. За основу для виконання даної роботи було обрано класифікацію розроблену В.В. Аністратенком, яка включає всі можливі («дозволені») та функціонально неможливі («заборонені») інверсії [11]. Автор вказує на принцип постійності співвідношення числа зубів двох стулок, який спостерігається у представників з характерним для виду розташуванням зубів замка. Така ж закономірність спостерігається й у особин з інвертованим замком, що доводить справедливості названого принципу.

За результатами ревізії музеного колекційного, а також власного матеріалу черепашок родини Sphaeriidae, зафіксовано типи інверсій, що співпадають з наведеними у вищезгаданій класифікації. Використання даної схеми дозволяє точно визначити тип конкретної інверсії. Було ідентифіковано чотири із семи «дозволених» інверсій, проте не знайдено жодної «забороненої» інверсії. Отримані нові дані підтверджують неможливість існування таких інверсій в природі через порушення стійкості замку.

Для наявних екземплярів було застосовано інші відомі класифікації [8,13,20], однак процес ідентифікації типу інверсії ускладнився та в результаті не отримано конструктивного визначення та відрізнення варіантів інверсії один від одного. Тому, схема можливих інверсій кардинальних та

латеральних зубів люциноїдного типу замка Аністратенка В. [11] є найбільш повною. Проведений аналіз можливих інверсій для різних родин з іншими типами замку дозволив визначити коло застосування даної схеми.

Для подальшого вивчення та повного розуміння кореляції еволюційного рівня організації конкретної родини *Bivalvia* з частотою інверсій в межах цієї родини необхідне масштабне дослідження з урахуванням всіх родин, де відмічалися інверсії зубів. Представлені в роботі діаграми з частотами певних родин (*Astartidae*, *Carditidae*, *Sphaeriidae*, *Unionidae*) дають попередню наглядну ілюстрацію та можуть бути використаними в отриманні повноцінних даних для інших родин двостулкових молюсків. Також, в ході дослідження не було виявлено жодного екземпляру *Cerastoderma glaucum* (родина *Cardiidae*) з інвертованими замками. Поряд з відсутністю згадувань останніх у літературі, та проведенням аналізом можливих структур, що були б здатні до транспозиції, можна стверджувати про відсутність «дозволених» інверсій у даної родини. Причину такого спостереження можна виявити в ході подальших досліджень. Відсутність екземплярів двостулкових родини *Unionidae* з інверсіями не дала змоги оцінити раціональність застосування існуючих схем інверсій, хоча в літературі відмічена достатня кількість інвертованих зразків. В подальшій роботі слід приділити увагу описаним Ісаком Леа [20] форм транспозиції та встановити валідність їх класифікації. Основним предметом подальшого дослідження, окрім власне інверсії зубів, має бути явище зменшення або збільшення загальної кількості зубів замку, а також наявність певних деформацій не транспонованих зубів.

Вищенаведені дані дають підґрунтя для реконструкції повної картини поліморфізму цього явища в межах класу *Bivalvia*. Для цього необхідне отримання більш докладних даних щодо різноманіття та поширеності явища інверсії в групах з гетеродонтним замком (підкласи *Paleoheterodonta* та *Heterodonta*). Також важливим є вивчення генетичного аспекту даного явища. Основний ген-кандидат - *dpp*, який є у безхребетних гомологом гену кісткового морфогенетичного білку [37]. Експресія цього гену була

зареєстрована в замковій ділянці ембріональних черепашок, тому можливо його білкові продукти також задіяні у формуванні закладок зубів.

ВИСНОВКИ

1. Класифікація інверсій двостулкових, що була запропонована В.В. Аністратенком є найбільш розробленою. Всі ідентифіковані типи інверсій у *Sphaeriidae* відповідають принципу постійності співвідношення числа зубів, який є основою даної класифікації і придатний до використання в інших групах *Bivalvia*.

2. Для значної кількості родин підкласів *Paleoheterodonta* та *Heterodonta* (*Carditidae*, *Veneridae*, *Macridae*, *Lucinidae*, *Lasaeidae*, *Plicatulidae* та *Trigoniidae*) було створено схеми можливих інверсій. Це свідчить про перспективність та універсальність схеми інверсій для їх опису та класифікації у представників різних родин.

3. Порівняння інверсії замка у підкласів *Heterodonta* та *Paleoheterodonta* є дієвим інструментом для встановлення еволюційного значення інверсій.

4. Розуміння онтогенезу структур замка в цілому, частоти й поліморфізму транспозиції у різних груп двостулкових молюсків надасть можливість реконструкції філогенезу конкретних груп класу *Bivalvia*.

5. Актуальним є проведення подальших генетичних досліджень особин з інвертованими черепашками на різних стадіях онтогенетичного розвитку, що надасть можливість визначити спадкові механізми, що забезпечують транспозицію елементів замка та яким чином контролюються процеси інверсій в індивідуальному розвитку молюсків.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Стадниченко АП. Фауна України. Том 29, Моллюски. Випуск 9: Перлівницеві, кулькові (Unionidae, Sphaeriidae). Київ: «Наукова думка»; 1984. с. 7-56.
2. Догель ВА. Зоология беспозвоночных: учебник для университетов. Моква: Высшая школа; 1981. с. 472-484.
3. Cox LR et al. Treatise on Invertebrate Paleontology. Part N. Volume 1. Mollusca 6. Bivalvia. 1969. pp.40-64.
4. Dall WH. The Morphology of the Hinge Teeth of Bivalves. The American Naturalist. 1901 Mar; 35(411):175-182.
5. Dall WH. Contributions to the Tertiary Fauna of Florida. Wagner Free Institute of the Science of Philadelphia. Vol.3. Philadelphia. 1890; pp.1006.
6. Скарлато ОА, Старобогатов ЯИ. Опыт новой системы индексации зубов замка двустворчатых моллюсков. Труды зоологического института АН СССР. 1986; 148:33-38.
7. Анистратенко ВВ, Старобогатов ЯИ. Новая система индексации, инверсии, состав и топография зубов замка шаровок и горошин (Mollusca, Bivalvia, Pismoidea). Вестник Зоологии. 1989; 6:11-14.
8. Popenoe WP, Findlay WA. Transposed Hinge Structures Lamellibranchs. 1933; 1-26.
9. Kuiper JG. Over Inversodontie bij Cycladen. Basteria. 1943 Nov 1; 8(3): 33-72.
10. Heard WH. Hinge Tooth Reversals in Sphaeriid Clams. Nautilus. 1969 Apr; 82:137-144.
11. Анистратенко ВВ. Инверсии замка у моллюсков семейства Sphaeriidae. Зоологический журнал. 1987; Том LXV:133-135.
12. Анистратенко ВВ, Старобогатов ЯИ. Строение замков раковин некоторых двустворчатых моллюсков (Mollusca, Bivalvia) по новой системе индексации зубов. Вестник Зоологии. 1990; 2:75-76.

13. Matsukuma A. Transposed Hinges: A Polymorphism Of Bivalve Shells. *J Moll Stud.* 1996; 62:415-431.
14. Boyd DW, Newell ND. Hinge Grades in the Evolution of Crassatellacean Bivalves as Revealed by Permian Genera. Hinge Transposition in *Oriocrassatella* and *Astartella*. *American Museum Novitates.* 1968 Jul 19; 2328:18-21.
15. Saul LR. Reinterpretation Of Hinge Structures Of Two Devonian Bivalvia: *Congeriomorpha* And *Tusayaria*. *Journal Of Paleontology.* 1976 Jan; 50(1): 153-157.
16. Moquin-Tandon A. Article IV. Anomalies de Disposition. *Histoire Naturelle des Mollusque Terrestre et Fluviatiles de France.* 1^{re} tome. 1855; pp. 320-322.
17. Jeffreys JG. *British Conchology, or an Account of the Mollusca Which Now Inhabit The British Isles and The Surrounding Seas. Volume II. Marine Shells, Comprising The Brachiopoda, and Conchifera From The Family of Anomiidae to That of Mactridae.* London: John Van Voorst, Paternoster Row; 1863. p.18.
18. Boucot AJ, Poinar GO. *Fossil behavior compendium.* CRC Press, Taylor & Francis Group; 2010. Chapter 28. Possible Genetic - Developmental Defects. p. 229-230.
19. Agassiz L. *Proceedings of the Boston Society of Natural History. Vol.VII.* Boston: Printed for the Society; 1861. pp 166-167.
20. Lea I. *Proceedings of the Academy of Natural Science of Philadelphia.* Philadelphia: printed for Society. 1860; pp. 51-53.
21. Beecher CE. Some Abnormal and Pathologic Forms of Fresh-Water Shells From the Vicinity of Albany. 36th Ann. Rept. on the NY State Mus. Nat. Hist. New York; 1883. pp. 51-55.
22. Fischer P. *Coquilles inverses. Manuel de Conchyliologie et de Paleontologie Conchyliologique.* 1887; pp. 109.

23. Sykes ER. Variation in the Recent Mollusca. Proceedings of the Malacological Society of London. Vol. VI. 1905; pp.1004-1006.
24. Reynell A. On *Astarte mutabilis* with Reversed Hinge Dentition. Proc. Malac. Soc. London. Vol. VIII. 1908; pp.4-5.
25. Palseneer P. Les Variations et leur Heredite chez les Mollusques. Acad. Royale de Belgique. Classe des Sciences. Memories collection in 8ve. 2e serie, Tome V. Bruxelles. 1920; pp.54-55.
26. Davies AM. L'inversion de la Charniere chez les Lamellibranches. Soc. Geol. de France, Compte Rendu Sommaire et Bull. 1925;4(25):156-158.
27. Hanna MA. Notes on the Genus *Venericardia* from the West Coast of North America. Bull. Dept. Geol. Sci. 1925; 15:281-306.
28. Gardner JA, Bowles E. An Inverted Hinge in a Left Valve of the *Venericardia planicosta*. Group. MSS read before the Society of Economic Paleontologists and Mineralogists. 1932 Mar 24.
29. Eggleton FE, Davis GM. Hinge tooth reversal in population of Ohio *Sphaeriidae*. Amer. Malacol. Union Ann. Rpt. 1961; 19-20.
30. Weaver DW. Transposed Hinge of a *Crassatellid*. Journal of Paleontology. 1963 Jan; 37(1):294-298.
31. Korniushev AV. Review of the Family *Sphaeriidae* (Mollusca: Bivalvia) of Australia, With the Description of Four New Species. Records of the Australian Museum. 2000; 52:41–102.
32. Скарлато ОА, Старобогатов ЯИ. Основные черты эволюции и система класса Bivalvia. Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1979; 80:5-39.
33. Odhner NH. Studies on the Morphology, the Taxonomy and the Relations of Recent *Chamidae*. Kungl Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar. 1919; 59(3):1-19.
34. Sterki V. Some notes on the hinge of the *Sphaeriidae*. Nautilus. 1922; 35:104-117.
35. Shimizu K. Possible functions of Dpp in gastropod shell formation and shell coiling. Dev Genes Evol. 2011 May 10; 221:59–68.

36. Tan S, Huan P, Liu B. An investigation of oyster TGF- β receptor genes and their potential roles in early molluscan development. *Gene*. 2018 Apr 12; 1-26.
37. Kin K, Kako S, Wada H. A novel role for *dpp* in the shaping of bivalve shells revealed in a conserved molluscan developmental program. *Developmental Biology*. 2009 Jan 27; 329: 152–166.
38. Цалолихин СЯ, редактор. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Том 6. Моллюски, Полихеты, Немертины. СПб: Наука; 2004. с. 18-19.
39. Погребняк С. Г., Седишева Е. М., Корнюшин О. В. Каталог колекцій Зоологічного музею ННПМ НАН України. Двостулкові молюски (Mollusca: Bivalvia). Київ: Зоологічний музей ННПМ НАН України; 2008. с. 66-156.
40. Кутикова ЛА, Старобогатов ЯИ, редакторы. Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР (планктон и бентос). Ленинград: ГидроМетеоИздат; 1977. с. 123-151.
41. Ершов ВЕ, Кантор ЮИ. Морские раковины. Краткий определитель. Москва: Курсив. 2008. с. 226-261.
42. Piechocki A, Wawrzyniak-Wydrowska B. Guide to Freshwater and Marine Mollusca of Poland. Poznań: Bogucki Wydawnictwo Naukowe. 2016; pp.165-231.
43. Pérez DE. Phylogenetic relationships of the family Carditidae (Bivalvia: Archiheterodonta). *Journal of Systematic Palaeontology*. 2019 Jan 15; 1–37.
44. Bouchet P, Rocroi JP. Nomenclator of Bivalve Families; with a classification of bivalve families. *Malacologia*, 2010; 52(2): 1-184.
45. Hayami I. Discontinuous variation in an evolutionary species, *Cryptopecten vesiculosus*, from Japan. *Journal of Paleontology*. 1973; 47:401-420.
46. Hayami I. Natural history and evolution of *Cryptopecten* (a Cenozoic-Recent pectinid genus). *Bulletin of the University Museum, the University of Tokyo*. 1984; 24:1-149.

47. Жадин ВИ. Методы гидробиологического исследования. Москва: Высшая школа; 1960. 186 с.
48. Осипова ДС, Анистратенко ВВ. Инверсия зубов замка у двустворчатых моллюсков: суть явления и перспективы дальнейших исследований. Тези доповідей Конференції молодих дослідників-зоологів 2019. Зоологічний кур'єр. 2019; 13:17.
49. Kuiper JG. Une recolte de *Pisidium* dans le Moyen Atlas. *Basteria*. 1972; 36:189-198.
50. Darragh TA. Hinge transposition in *Eucrassatella* (Pelecypoda: Crassatellidae). *Proceedings of the Royal Society of Victoria*. 1965; 79:89-90.
51. Walker B. On certain abnormal *Sphaeria*. *Nautilus*. 1896; 9:135-137.
52. Schalie H van der. Transposed hinge teeth of North America naiades. *The Nautilus*. 1936; 49:79-84.
53. Kimakowics M. Dr. med Arthur von Sachsenheim's MoUuscen-Ausbeute im noerdlichen Eismeer an der West- und Nordkueste Spitzbergens. *Verhandlungen und Mitthellungen des Siebenbuergischer Vereins fuer Naturwissenschaften in Hermannstadt*. 1897; 46: 67-81.
54. Vest WV. Ueber die Bildung und Entwicklung des Bivalven-Schiosses. *Verhandlungen und Mitthellungen der Siebenbuergischer Vereins Naturwissenschaften*. 1899; 48: pL 1.
55. Munier-Chalmas E. Etudes critiques sur les Rudistes *Bulletin de la Sociiti geologique de France*. 1882; 10:472-494.
56. Matsukuma A. A new genus and four new species of Chamidae (Mollusca: Bivalvia) from the Indo-West Pacific with reference to transposed shells. *Bulletin du Mustum National d'Histoire Naturelle*. 1996; 18(4): 23-53.
57. Yonge CM. Form, habit and evolution in the Chamidae (Bivalvia) with reference to conditions in the rudists (Hippuntacea). *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*. 1967; 8(252):49-105.

58. Healy JM, Lamprell KL, Stanisic J. Description of a new species of *Chama* from the Gulf of Carpentaria with comments on *Pseudochama* Odhner (Mollusca: Bivalvia: Chamidae). *Memoirs of the Queensland Museum*. 1993; 33:211-216.
59. Newell ND. Invertebrate fauna of the Late Permian Whitehorse Sandstone. *Bulletin of the Geological Society of America*. 1940; 51:261-336.

Додаток А1

Колекційний матеріал відділу Фауни та систематики безхребетних Інституту зоології ім. І.І. Шмальгаузена НАН України

Характеристика локалітету відбору зразка	Види	Наявність інверсії
Черкаська область, Городищенський район, с. Городище, р. Вільшанка, 21.04.1985	<i>Pisidium amnicum</i>	+
Черкаська область, Каменський район, с. Радиванівка, р. Сирий Ташлик, Глибина 0,7 м 08.02.1985	<i>Cyclas bourguignati</i>	
Черкаська область, Каменський район, с. Радиванівка, р. Сирий Ташлик, 14.06.1985	<i>Cyclas</i> sp.	
Київська область, р. Вуж, 13 парних стулок, квітень 1987	<i>Shadinicyclas</i> sp.	+
Хмельницька область, р. Південний Буг, Липень 1986	<i>Cyclas</i> sp.	+
З різних місць, 23.01.1987		+
Черкаська область, Городищенський район, с. Городище, р. Вільшанка (проект «Red Mark»), 07.01.1987	<i>Cyclas rivicola</i>	
Черкаська область, Городищенський район, с. Городище, р. Вільшанка (проект «Red Mark»), 21.12.1986	<i>Cyclas</i> sp.	
Черкаська область, Городищенський район, с.Городище, р. Вільшанка (проект «Red Mark»), 1985	<i>Cyclas bourguignati</i>	
Хмельницька область, Ізяславський район, с. Бельчин, природний ставок, 15.07.1985	<i>Cyclas bourguignati</i>	

Продовження додатку А1

Черкаська область, Городищенський район, с. Городище, р. Вільшанка (проект «Red Mark»), 09.06.1985-16.07.1985	<i>Cyclas</i> sp.	+
Черкаська область, р. Рось, 16.08.1985	<i>Cyclas bourguignati</i> , <i>Cyclas</i> sp.	+
Хмельницька область, р. Південний Буг, 22.07.1985	<i>Cyclas rivicola</i> , <i>Cyclas bourguignati</i> , <i>Cyclas «belchini»</i> , <i>Cyclas</i> sp.	
Росія, Воронежська област, с.Коротояк, 1987	<i>Pisidium «elongatum»</i>	
Черкаська область, Городищенський район, с. Городище, р. Вільшанка, 21.04.1984	<i>Sphaerium corneum</i> <i>Cyclas</i> sp.	+
Тернопільська область, р. Серет, 19.05.1970	<i>Sphaerium nucleus</i>	
Черкаська область, Городищенський район, с. Городище, р. Вільшанка, 21.04.1985	<i>Sphaerium corneum</i> , <i>Amesoda scaldiana</i>	
Черкаська область, Городищенський район, с. Городище, р. Вільшанка, 09.05.1985	<i>Sphaerium</i> sp.	
Черкаська область, Калиненський район, с. Радиванівка, р. Сирий Ташлик, Вересень 1984	<i>Sphaerium</i> sp.	+
Черкаська область, Калиненський район, с. Радиванівка, р. Сирий Ташлик, 10.06.1985	<i>Cyclas bourguignati</i>	

Продовження додатку А1

Черкаська область, Городищенський район, с. Городище, р. Вільшанка, 26.05.85	<i>Sphaerium</i> sp.	+
Черкаська область, Городищенський район, с. Городище, р. Вільшанка, 03.08.1985	<i>Sphaerium</i> sp.	+

Додаток А2

Колекційний матеріал Національного науково-природничого музею НАН
України

Характеристика локалітету відбору зразка	Види	Наявність інверсії
Прісноводні		
Sphaeriidae		
№248, 20 ст., Україна, Київська обл., Києво-Святошинський р-н, с. Хотяновка, лівий берег р. Десна, leg. і det. Бутузова Л.Н., 07.09.1985.	<i>Amesoda</i> (<i>Rivicoliana</i>) <i>rivicola</i>	+
№257, 3 ст., Україна, Київська обл., Києво-Святошинський р-н, сел. Жукін, р. Десна, leg. Токарь А.А., det. Корнюшин А.В., 13.07.1985.	<i>Amesoda</i> (<i>Rivicoliana</i>) <i>rivicola</i>	
№279, 6 ст., Україна, Кіровоградська обл., р. Синюха, leg. Никишов О., det. Корнюшин А.В., 1982.	<i>Amesoda</i> (<i>Rivicoliana</i>) <i>rivicola</i>	
№525, 22 ст., Україна, Київська обл., Броварський р-н, с. Летки, р. Десна, leg. Марцук С.Н., det. Корнюшин А.В., 10.11.1988.	<i>Amesoda</i> (<i>Rivicoliana</i>) <i>rivicola</i>	+
№546, 3 ст., Україна, Київська обл., Богуславський р-н, с. Хохітва, р. Рось., leg. Щербак Н.Н., det. Корнюшин А.В., 12.08.1990.	<i>Amesoda</i> (<i>Rivicoliana</i>) <i>rivicola</i>	

Продовження додатку А2

№707, 5 ст., Україна, Сумська обл., Недригайловський р-н, с. Філімонівка, р. Сула, leg. Марцук С.Н., det. Корнюшин А.В., 17.09.1987.	<i>Amesoda</i> (<i>Rivicoliana</i>) <i>rivicola</i>	
№715, 5 ст., Україна, Житомирська обл., м. Житомир, р. Тетерів, leg. Колесник А.В., det. Корнюшин А.В., 25.06.1992.	<i>Amesoda</i> (<i>Rivicoliana</i>) <i>rivicola</i>	
№756, 12 ст., Україна, Житомирська обл., г. Житомир, р. Тетерів, leg. Стадніченко А.П., det. Корнюшин А.В., 03.06.1992.	<i>Amesoda</i> (<i>Rivicoliana</i>) <i>rivicola</i>	
№759, 1 ст., Україна, Київська обл., Києво- Святошинський р-н, с. Белогородка, р. Ірпінь, leg. Стадніченко А.П., det. Корнюшин А.В., 10.07.1992.	<i>Amesoda</i> (<i>Rivicoliana</i>) <i>rivicola</i>	
№781, 7 ст., Україна, Житомирська обл., м. Житомир, р. Тетерів, leg. Колесник А.В., det. Корнюшин А.В., 25.06.1992.	<i>Amesoda</i> (<i>Rivicoliana</i>) <i>rivicola</i>	
№809, 8 ст., Україна, Житомирська обл., м. Житомир, р. Тетерів, leg. Гребенюк и др., det. Корнюшин А.В., 15.05.1990.	<i>Amesoda</i> (<i>Rivicoliana</i>) <i>rivicola</i>	
№820, 2 ст., Україна, Полтавська обл., Кременчукський р-н, хутір Гуньки, р. Псел, leg. Щербуха А.Я., det. Корнюшин А.В., 27.05.1994.	<i>Amesoda</i> (<i>Rivicoliana</i>) <i>rivicola</i>	
№821, 2 ст., Україна, Житомирська обл., Житомирський р-н, с. Каменка, р. Каменка, leg. Сакк В.И., det. Корнюшин А.В., 07.06.1992.	<i>Amesoda</i> (<i>Rivicoliana</i>) <i>rivicola</i>	
№835, 10 ст., Україна, Житомирська обл., Житомирський р-н, с. Лещина, р. Гуйва, leg. Янаки Е., det. Корнюшин А.В., 08.06.1992.	<i>Amesoda</i> (<i>Rivicoliana</i>) <i>rivicola</i>	+

Продовження додатку А2

№872, 21 ст., Україна, Житомирська обл., Родомишльський р-н, с. Малая Рача, р. Глухівка, det. Корнюшин А.В., 08.1988.	<i>Amesoda</i> (<i>Rivicoliana</i>) <i>rivicola</i>	+
№884, 1 ст., Україна, Житомирська обл., м. Житомир, р. Тетерів, leg. Климчук Т., det. Корнюшин А.В., 1990.	<i>Amesoda</i> (<i>Rivicoliana</i>) <i>rivicola</i>	
№963, 11 ст., Україна, Волинська обл., р. Прип'ять, с. Невір, leg. Корнюшин А.В., det. Корнюшин А.В., 18.08.1989.	<i>Amesoda</i> (<i>Rivicoliana</i>) <i>rivicola</i>	+
№981, 4 ст., Україна, Чернігівська обл., Козелецький р-н, р. Десна, с. Морівськ, leg. Бутузова Л.Н., det. Корнюшин А.В., 05.07.1984.	<i>Amesoda</i> (<i>Rivicoliana</i>) <i>rivicola</i>	+
№1020, 7 ст., Україна, Миколаївська обл., Первомайський р-н, с. Мегія, р. Південний Буг, det. Корнюшин А.В., 16.08.1988.	<i>Amesoda</i> (<i>Rivicoliana</i>) <i>rivicola</i>	
№1225, 1 ст., Україна, Полтавська обл., Диканський р-н, озеро в заплаві р. Ворскла біля с. Михайлівка, leg. Люрин І.Б., det. Кор- нюшин А.В., 07.1973.	<i>Amesoda</i> (<i>Rivicoliana</i>) <i>rivicola</i>	
№1239, 2 ст., Україна, Полтавська обл., Диканський р-н, заводь р. Ворскла, с. Шевченки, leg. Путь А.Л., det. Корнюшин А.В., 11.08.1953.	<i>Amesoda</i> (<i>Rivicoliana</i>) <i>rivicola</i>	
№1345, 2 ст., Україна, Одеська обл., Біляївський р-н, Хаджибейський лиман, leg. Байдашников А.А., det. Корнюшин А.В., 1973.	<i>Amesoda</i> (<i>Rivicoliana</i>) <i>rivicola</i>	
№1419, 32 ст., Україна, Київська обл., м. Київ, р. Дніпро, leg. Стадниченко А.П., det. Корнюшин А.В., 11.08.1972.	<i>Amesoda</i> (<i>Rivicoliana</i>) <i>rivicola</i>	+

Продовження додатку А2

№1641, 7 ст., Україна, Днепропетровська обл., м. Дніпропетровськ, р. Днепр, leg. i det. Корнюшин А.В., 20.07.1991.	<i>Amesoda</i> (<i>Rivicoliana</i>) <i>rivicola</i>	+
№1698, 2 ст., Україна, Одеська обл., Біляївський р-н, Хаджибейський лиман, leg. Байдашников А.А., det. Корнюшин А.В., 1973.	<i>Amesoda</i> (<i>Rivicoliana</i>) <i>rivicola</i>	
№1451, 20 ст., Україна, Чернігівська обл., Коропський р-н, р.Десна, правий берег, с. Мізин, leg. Люрин И.Б., det. Корнюшин А.В., 11.06.1970.	<i>Amesoda</i> (<i>Rivicoliana</i>) <i>rivicola</i>	
№1449, 13 ст., Україна, Полтавська обл., м. Полтава, р. Ворскла, leg. Люрин И.Б., det. Корнюшин А.В., 1973.	<i>Amesoda</i> (<i>Rivicoliana</i>) <i>rivicola</i>	
№1287, 10 ст., Україна, Житомирська обл., Овручський р-н, м. Овруч, р. Норинь, leg. Стадніченко А.П., det. Корнюшин А.В., 05.10.1978.	<i>Euglesa globularis</i>	
№247, 7 ст., Україна, Черкаська обл., Городищенський р-н, м. Городище, р. Вільшанка, leg. Анистратенко В.В., det. Анистратенко В.В., 21.04.1985.	<i>Euglesa globularis</i>	
№547, 1 ст., Україна, Київська обл., Богуславський р-н, с. Хохітва, р. Рось, leg. Щербак Н.Н., det. Корнюшин А.В., 12.08.1990.	<i>Euglesa globularis</i>	
№979, 4 ст., Україна, Чернігівська обл., р. Десна біля с. Рудня, leg. Бутузова Л.Н., det. Корнюшин А.В., 17.07.1984.	<i>Euglesa globularis</i>	

Продовження додатку А2

№1448, 3 ст., Україна, Полтавська обл., м. Полтава, р. Ворскла, leg. Люрин І.Б., det. Корнюшин А.В., 1973.	<i>Euglesa globularis</i>	
№246, 5 ст., Україна, Черкасска обл., Черкаський р-н, с. Ірдинь, р. Ірдинь, leg. Анистратенко В.В., det. Анистратенко В.В., 24.07.1985.	<i>Sphaerium corneum</i>	
№582, 4 ст., Україна, Хмельницька обл., Славутський р-н, м. Славута, р. Утка, leg. Корбут В., 1991.	<i>Sphaerium corneum</i>	
№960, 5 ст., Україна, Волинська обл., Ковельський р-н, р. Турья, с. Солов'ї, leg. Корнюшин А.В., det. Корнюшин А.В., 30.07.1998.	<i>Sphaerium corneum</i>	+
№972, 53 ст., Україна, Київська обл., ок. Київа, с. Биковня, leg. Корнюшин А.В., det. Корнюшин А.В., 07.1997.	<i>Sphaerium corneum</i>	+
№1017, 2 ст., Німеччина, р. Рейн, г. Бонн, leg. Щербак Н.Н., det. Корнюшин А.В., 04.19.1990.	<i>Sphaerium corneum</i>	
№1296, 10 ст., Україна, Київська обл., Фастівський р-н, м. Фастів, leg. Стадниченко А.П., det. Корнюшин А.В., 06.1979.	<i>Sphaerium corneum</i>	
№1415, 25 ст., Україна, Закарпатська обл., р. Тісса, с.Кривча, leg. Стадниченко А.П., det. Корнюшин А.В., 22.07.1982.	<i>Sphaerium corneum</i>	
№1450, 2 ст., Україна, Київська обл., Чонобильський р-н, Київське вдсх., Домантовський півострів, leg. Корнюшин А.В., det. Корнюшин А.В., 08.10.1981.	<i>Sphaerium corneum</i>	

Продовження додатку А2

№1673, 9 ст., Україна, Житомирська обл., Олевський р-н, оз. Дедово, det. Корнюшин А.В., 08.07.1974.	<i>Sphaerium corneum</i>	
№384, 2 ст., Україна, Київська обл., Чорнобильський р-н, с. Теремци, р. Дніпро, leg. Корнюшин А.В., det. Корнюшин А.В., 10.10.1981.	<i>Sphaerium rivicola</i>	
№381, 5 ст., Україна, Київська обл., Чорнобильська р-н, с. Страхолісся, leg. Корнюшин А.В., det. Корнюшин А.В., 08.10.1981.	<i>Sphaerium rivicola</i>	
№169, 6 ст., Україна, Черкаська обл., Каменський р-н, с. Радиванівка, р. Сирий Ташлик, leg. і det. Анистратенко В.В., 02.10.1984.	<i>Sphaerium rivicola</i>	
№517, 34 ст., Україна, Тернопільська обл., leg. Мовчан Ю.В., Манило Л.Г., det. Бутузова Л.Н., 15.07.1988.	<i>Sphaerium rivicola</i>	
№1452, 2 ст., Україна, Чернігівська обл., Коропський р-н, р. Десна, правий берег, с. Мізин, leg. Люрин И.Б., det. Корнюшин А.В., 11.06.1970.	<i>Sphaerium scaldianum</i>	
№980, 4 ст., Україна, Чернігівська обл., Козелецький р-н, р. Десна, с. Морівськ, leg. Бутузова Л.Н., det. Корнюшин А.В., 05.07.1984.	<i>Sphaerium solidum</i>	
Unionidae		
№266, 9 ст., Україна, Рівненська обл., Дубровицький р-н, р. Горинь, с. Удрицьк, leg. Корнюшин А.В., det. Корнюшин А.В., 16.07.1985.	<i>Unio conus</i>	

Продовження додатку А2

№1614, 10 ст., Україна, Житомирська обл., Андрушевський р-н, с. Зарубенці, р. Гуйва, leg. Подлевская А.И., det. Корнюшин А.В., 06.10.1996.	<i>Unio conus</i>	
№1620, 16 ст., Україна, Житомирська обл., Житомирський р-н, с. Пряхів, р. Гуйва, leg. Чернюк О.С., det. Корнюшин А.В., 10.1996.	<i>Unio conus</i>	
№1627, 11 ст., Україна, Миколаївська обл., Новобужський р-н, р. Інгул, с. Софіївка, leg. Доценко И.Б., det. Корнюшин А.В., 29.07.2001.	<i>Unio conus</i>	
№1632, 2 ст., Україна, Київська обл., м. Київ, Труханів острів, leg. Люрин И.Б., det. Корнюшин А.В., 1972.	<i>Unio conus</i>	
№1660, 2 ст., Україна, Київська обл., м. Київ, Русанівська протока, leg. Корнюшин А.В., det. Корнюшин А.В., 06.10.2001.	<i>Unio conus</i>	
№2092, 4 ст., Росія, Смоленська обл., Сафоновський р-н, с. Крюково, р. Дніпро, 06.1985.	<i>Unio conus</i>	
№299, 1 ст., Україна, Чернішівська обл., Козелецький р-н, р. Десна, det. Корнюшин А.В., 10.08.1973.	<i>Unio limosus</i>	
№551, 2 ст., Україна, Волинська обл., Шацький р-н, озеро Мошно, leg. Корнюшин А.В., det. Корнюшин А.В., 13.07.1990.	<i>Unio limosus</i>	
№553, 2 ст., Україна, Рівненська обл., Рокітновський р-н, р. Льва, 12 км південно-західніше смт. Рокітне, leg. Корнюшин А.В., det. Корнюшин А.В., 21.07.1989.	<i>Unio limosus</i>	

Продовження додатку А2

№576, 4 ст., Україна, Київська обл., Богуславський р-н, р. Рось, с.Хохітва, leg. Щербак Н.Н., det. Корнюшин А.В., 12.08.1990.	<i>Unio limosus</i>	
№711, 6 ст., Україна, Житомирська обл., Коростенський р-н, р.Вуж, с. Дідковичі, leg. Лазаренко А.П., det. Корнюшин А.В., 02.06.1992.	<i>Unio limosus</i>	
№761, 2 ст., Україна, Київська обл., Ківо- Святошинський р-н, с.Білогородка, р.Ірпінь, leg. Стадниченко А.П., det. Корнюшин А.В., 10.07.1992.	<i>Unio limosus</i>	
№944, 5 ст., Україна, Житомирська обл., Житомирський р-н, р.Гуйва, г. Андрушівка, leg. Пархомец Н., det. Корнюшин А.В., 09.06.1990.	<i>Unio limosus</i>	
№974, 10 ст., Україна, Чернігівська обл., Бахмацький р-н, р.Сейм, с. Мости, leg. Мовчан Ю.В., det. Корнюшин А.В., 20.08.1988.	<i>Unio limosus</i>	
№1130, 4 ст., Україна, Харківська обл., Волчанський р-н, с.Огірцеве, р.Сіверський Донец, leg. Мовчан Ю.В., det. Корнюшин А.В., 14.09.1987.	<i>Unio limosus</i>	
№1651, 4 ст., Україна, Кіровоградська обл., м. Кіровоград, р.Грузька, leg. Корнюшин А.В., det. Корнюшин А.В., 1991.	<i>Unio muelleri</i>	
№921, 5 ст., Україна, Дніпровська обл., Апостоловський р-н, с. Ленінське, прибережна зона Каховського вдсх., leg. Манило Л.Г., det. Корнюшин А.В., 05.1986.	<i>Unio pictorum</i>	

Продовження додатку А2

№945, 26 ст., Україна, Волинська обл., Лебешовський р-н, с.Любязь, озеро Любязь, leg. Корнюшин А.В., det. Корнюшин А.В., 21.08.1998.	<i>Unio pictorum</i>	
№1259, 3 ст., Україна, Полтавська обл., Полтавський р-н, р. Ворскла, с. Тернівщина, leg. Путь А.Л., det. Корнюшин А.В., 1953.	<i>Unio pictorum</i>	
№1356, 6 ст., Україна, Полтавська обл., Диканський р-н, р. Ворскла, с. Писарівщина, leg. Путь А.Л., det. Корнюшин А.В., 11.08.1953.	<i>Unio pictorum</i>	
№1615, 6 ст., Україна, Житомирська обл., Андрушевський р-н, с.Зарубинці, р. Гуйва, leg. Подлевская А.И., det. Корнюшин А.В., 06.10.1996.	<i>Unio pictorum</i>	
№1650, 1 ст., Україна, Дніпровська обл., м. Дніпро, р. Дніпр, leg. Корнюшин А.В., det. Корнюшин А.В., 20.07.1991.	<i>Unio pictorum</i>	
№1817, 6 ст., Україна, Кіровоградська обл., Головановський р-н, р. Ятрань, leg. Паньков А.В., Реминный В.Ю., det. Корнюшин А.В., 20.07.2003.	<i>Unio pictorum</i>	
№1892, 2 ст., Україна, Київська обл., с. Пухівка, р. Десна, leg. Доценко И.Б., det. Корнюшин А.В., 28.06.2003.	<i>Unio pictorum</i>	
№467, 6 ст., Україна, Миколаївська обл., Первомайський р-н, р. Південний Буг, 6 км південніше с. Мигія, leg. Бутузова Л.Н., det. Анистратенко В.В., 08.08.1988.	<i>Unio rostratus</i>	
№790, 3 ст., Україна, Житомирська обл., м.Житомир, р. Тетерів, leg. Кулик М.П., det. Корнюшин А.В., 03.07.1992.	<i>Unio rostratus</i>	

Продовження додатку А2

№904, 9 ст., Україна, Чернігівська обл., Батуринський р-н, м.Батурин, р. Сейм, глиб. до 0,7 м, глинисте дно, det. Корнюшин А.В., 26.07.1989.	<i>Unio rostratus</i>	
№953, 16 ст., Україна, Волинська обл., Гороховський р-н, р.Стир, с.Старики, leg. Хрущук К.Е., det. Корнюшин А.В., 19.04.1990.	<i>Unio rostratus</i>	
№1361, 3 ст., Україна, Чернігівська обл., Коропський р-н, р.Десна, правий берег, с.Мізін, leg. Люрин И.Б., det. Корнюшин А.В., 11.06.1970.	<i>Unio rostratus</i>	
№1423, 2 ст., Україна, Полтавська обл., Гадячський р-н, г. Гадяч, р. Псіл, leg. Путь А.Л., det. Корнюшин А.В., 1952.	<i>Unio rostratus</i>	
№1607, 2 ст., Україна, Черкаська обл., Канівський р-н, Канівське вдхр., Зміїні острови, leg. Корнюшин А.В., det. Корнюшин А.В., 07.2001.	<i>Unio rostratus</i>	
№1621, 10 ст., Україна, Житомирська обл., Ємільчинський р-н, с.Бараши, р.Вуж, leg. Шевчук И.В., det. Корнюшин А.В., 05.10.1996.	<i>Unio rostratus</i>	
№2093, 4 ст., Російська Федерація, Смоленська обл., Сафонівський р-н, с. Крюкове, р. Дніпро, мулисте дно, рдесник, 06.1985.	<i>Unio rostratus</i>	
№49 (2.1), 4 ст., Україна, Черкасская обл., Каневський р-н, Каневський заповідник, р. Дніпр, leg. Корнюшин А.В., det. Козинцев А.Ф., 21.07.1982.	<i>Unio tumidus</i>	

Продовження додатку А2

№265, 6 ст., Україна, Рівненська обл., Дубровицький р-н, р. Горинь вище с. Удрицьк, правий берег, leg. Корнюшин А.В., det. Корнюшин А.В., 16.07.1985.	<i>Unio tumidus</i>	
№281, 3 ст., Україна, Київська обл., Київо- Святошинський р-н, с. Хотянівка, р. Десна, leg. Бутузова Л.Н., det. Бутузова Л.Н., 05.09.1985.	<i>Unio tumidus</i>	
№283, 12 ст., Україна, Черкаська обл., с. Карашинка, не заплавна тераса правого берега р.Рось, leg. Люрин І.Б., det. Корнюшин А.В., 22.07.1971.	<i>Unio tumidus</i>	
№297, 3 ст., Україна, Чернігівська обл., Козелецький р-н, м. Остер, р. Остер, 1 км вгору за течією, leg. Люрин І.Б., 09.08.1973.	<i>Unio tumidus</i>	
№303, 85 ст., Україна, Черкаська обл., Канівський р-н, г. Канів, 1951.	<i>Unio tumidus</i>	
№318, 39 ст., Російська Федерація, ст. Суворово Лихвінської з.д., leg. Зубарев В., 23.08.1940.	<i>Unio tumidus</i>	
№322, 8 ст., Україна, Закарпатська обл., Береговський р-н, с. Гут, канал, leg. Люрин І.Б., 21.06.1966.	<i>Unio tumidus</i>	
№335, 3 ст., Україна, Київська обл., м. Київ, р. Дніпро, leg. Люрин І.Б., det. Люрин І.Б., 1967.	<i>Unio tumidus</i>	
№341, 2 ст., Україна, Вінницька обл., м. Янів, р. П.Буг, leg. Panosini S., 14.05.1929.	<i>Unio tumidus</i>	
№343, 4 ст., Україна, Київська обл., м. Київ, Труханів острів, стариці, leg. Panosini S., 1924.	<i>Unio tumidus</i>	

Продовження додатку А2

№344, 4 ст., Україна, Полтавська обл., г. Полтава, р. Ворскла, leg. Шатаренко К., 25.07.1924.	<i>Unio tumidus</i>	
№345, 4 ст., Україна, Сумська обл., м. Суми, р. Псіл, 08.1918.	<i>Unio tumidus</i>	
№439, 1 ст., Україна, Харківська обл., Ізюмський р-н, р. Сіверський Донець, заплава, 7-9 км від м. Ізюм, leg. Марцук С.Н., 18.09.1987.	<i>Unio tumidus</i>	
№440, 1 ст., Україна, Харківська обл., р. Сіверський Донець, leg. Марцук С.Н., 26.09.1987.	<i>Unio tumidus</i>	
№446, 13 ст., Україна, Луганська обл., Кременецький р-н, с. Счастье, р. Сіверський Донець, leg. Мовчан Ю.В., Марцук С.Н., 23.09.1987.	<i>Unio tumidus</i>	
№519, 10 ст., Україна, Київська обл., р. Ірпінь, leg. Марцук С.Н., det. Бутузова Л.Н., 09.10.1988.	<i>Unio tumidus</i>	
№535, 2 ст., Україна, Волинська обл., с. Щетинь, р. Прип'ять, det. Корнюшин А.В., 08.07.1989.	<i>Unio tumidus</i>	
№1327, 4 ст., Україна, Житомирська обл., г. Житомир, р. Кам'янка (приток Тетерева), leg. Стадниченко А.П., det. Корнюшин А.В., 21.05.1989.	<i>Unio tumidus</i>	
№1454, 1 ст., Україна, Полтавська обл., м. Полтава, р. Ворскла, leg. Люрин И.Б., det. Корнюшин А.В., 07.1973.	<i>Unio tumidus</i>	

Продовження додатку А2

№1602, 10 ст., Україна, Житомирська обл., Новгород-Волинський р-н, м. Новгород-Волинський, р. Случ, leg. Мельниченко Р.К., det. Корнюшин А.В., 08.1997.	<i>Unio tumidus</i>	
№1676, 5 ст., Білорусь, Мінська обл., сел. Нарочь, озеро Мясстро, leg. Корнюшин А.В., det. Корнюшин А.В., 1990.	<i>Unio tumidus</i>	
№1701, 9 ст., Україна, Сумська обл., г. Суми, р. Псіл, leg. Путь А.Л., det. Корнюшин А.В., 1952.	<i>Unio tumidus</i>	
№1816, 4 ст., Україна, Кіровоградська обл., Головановський р-н, р. Ятрань, leg. Паньков А.В., Реминний В.Ю., det. Корнюшин А.В., 20.07.2003.	<i>Unio tumidus</i>	
№1368, 13 ст., Україна, Сумська обл., Лебединський р-н, р. Псіл, с. Ворожба, leg. Путь А.Л., det. Корнюшин А.В., 1952.	<i>Batavusiana nana carnea</i>	
№1371, 8 ст., Україна, Полтавська обл., Новосанжарський р-н, р. Ворскла, с. Нові Санжари, leg. Мовчан Ю.В., det. Корнюшин А.В., 18.08.1953.	<i>Batavusiana musiva gontieri</i>	
Морські		
Cyreniidae		
№259, 5 ст., Туркменія, р. Мургаб, під Іолотанню, leg. Щербак Н.Н., det. Старобогатов Я.И., 29.04.1985	<i>Corbicula cor</i>	
№563, 6 ст., В'єтнам, г. Хошимин (Сайгон), leg. Пекло А.М., det. Корнюшин А.В., 25.04.1991.	<i>Corbicula fluminea</i>	

Продовження додатку А2

№260, 11 ст., Туркменія, р. Мургаб, під Іолотанню, leg. Щербак Н.Н., det. Старобогатов Я.И., 29.04.1985.	<i>Corbicula purpurea</i>	
№375, 16 ст., Туркменія, Копетдаг, околиці Теджена, leg. Щербак Н.Н., det. Бутузова Л.Н., 19.04.1983.	<i>Corbicula purpurea</i>	+
№388, 72 ст., Туркменія, канал між Тедженом і Хаузханом, leg. Щербак Н.Н., det. Щербак Н.Н., 29.04.1983.	<i>Corbicula purpurea</i>	+
№518, 17 ст., Туркменія, Марійська обл., сел. Байрам-Али, Мургаб, leg. Исаев Ю.Н., det. Бутузова Л.Н., 04.1989.	<i>Corbicula purpurea</i>	
№527, 3 ст., туркменія, Марійська обл., сел. Байрам-Али, Мургаб, leg. Исаев Ю.Н., det. Корнюшин А.В., 04.1989.	<i>Corbicula purpurea</i>	
Cardiidae		
№1643, Україна, Узбережжя Чорного моря, Гендрівська коса, leg. Люрин І.Б., det. Корнюшин А.В., 1973	<i>Cerastoderma glaucum</i>	

Список видів, у яких відмічено інверсії.

№	Вид	Тип інверсії	Джерело
Прісноводні			
Etheriidae			
1	<i>Aetheria plumnea</i> (<i>plumbea</i>)	Інверсії.	[25]
Kalenteridae			
1	<i>Pleurophorus albequius</i>	Транспозиція кардинальних і задніх латеральних зубів в деяких неповноцінних стулках.	[14]
Permophoridae			
1	<i>Permophorus albequius</i>	Транспоновані всі зуби - передні латеральні, кардинальні та задні латеральні зуби.	[14]
Sphaeriidae			
1	<i>Cyclas bourguignati</i>	Інвертовані задні латеральні зуби (латеральна-2); інвертовані передні латеральні зуби (латеральна-3); інвертовані кардинальні та задні латеральні зуби (кардинально-латеральна-1); інвертовані кардинальні та передні латеральні зуби (кардинально-латеральна-2); повна інверсія.	[11]
2	<i>Cyclas rivicola</i>	Інвертовані задні латеральні зуби (латеральна-2); інвертовані передні латеральні зуби (латеральна-3); інвертовані кардинальні та задні латеральні (кардинально-латеральна-1); інвертовані кардинальні та передні латеральні (кардинально-латеральна-2); повна інверсія.	[11]

Продовження додатку Б

3	<i>Pisidium amnicum</i>	Передні латеральні і кардинальні зуби в нормі, задні латеральні зуби транспоновані; передні латеральні і кардинальні зуби транспоновані, задні латеральні зуби в нормі; транспоновані всі зуби - передні латеральні, кардинальні та задні латеральні зуби; інвертовані кардинальні та передні латеральні зуби (кардинально-латеральна-2).	[9,11,49]
4	<i>Pisidium casertanum</i>	Передні латеральні і кардинальні зуби в нормі, задні латеральні зуби транспоновані; транспоновані всі зуби - передні латеральні, кардинальні та задні латеральні зуби; передні латеральні і кардинальні зуби транспоновані, задні латеральні зуби в нормі; транспоновані кардинальні зуби, передні та задні латеральні зуби в нормі.	[10,49]
5	<i>Pisidium cinereum</i>	Передні латеральні і кардинальні зуби в нормі, задні латеральні зуби транспоновані; передні латеральні і кардинальні зуби транспоновані, задні латеральні зуби в нормі; транспоновані всі зуби - передні латеральні, кардинальні та задні латеральні зуби.	[9]
6	<i>Pisidium dubium</i>	Передні латеральні і кардинальні зуби в нормі, задні латеральні зуби транспоновані; транспоновані всі зуби - передні латеральні, кардинальні та задні латеральні зуби; транспоновані кардинальні зуби, передні та задні латеральні зуби в нормі.	[10]

Продовження додатку Б

7	<i>Sphaerium fabale</i>	Передні латеральні і кардинальні зуби в нормі, задні латеральні зуби транспоновані; передні латеральні і кардинальні зуби транспоновані, задні латеральні зуби в нормі; транспоновані всі зуби - передні латеральні, кардинальні та задні латеральні зуби; передні латеральні зуби транспоновані, кардинальні зуби і задні латеральні зуби в нормі; транспоновані кардинальні зуби, передні та задні латеральні зуби в нормі; передні та задні латеральні зуби транспоновані, кардинальні зуби в нормі.	[10]
8	<i>Pisidium fallax</i>	Передні латеральні і кардинальні зуби в нормі, задні латеральні зуби транспоновані.	[10]
9	<i>Pisidium henslowanum</i>	Передні латеральні і кардинальні зуби транспоновані, задні латеральні зуби в нормі.	[9]
10	<i>Pisidium nitidum</i>	Передні латеральні і кардинальні зуби в нормі, задні латеральні зуби транспоновані.	[9,10]
11	<i>Pisidium obtusale</i>	Передні латеральні і кардинальні зуби в нормі, задні латеральні зуби транспоновані; передні латеральні і кардинальні зуби транспоновані, задні латеральні зуби в нормі; транспоновані всі зуби - передні латеральні, кардинальні та задні латеральні зуби.	[9]

Продовження додатку Б

12	<i>Pisidium personatum</i>	Передні латеральні і кардинальні зуби в нормі, задні латеральні зуби транспоновані.	[49]
13	<i>Pisidium subtruncatum</i>	Передні латеральні і кардинальні зуби в нормі, задні латеральні зуби транспоновані; передні латеральні і кардинальні зуби транспоновані, задні латеральні зуби в нормі; транспоновані всі зуби - передні латеральні, кардинальні та задні латеральні зуби.	[9,49]
14	<i>Pisidium supinum</i>	Передні латеральні і кардинальні зуби транспоновані, задні латеральні зуби в нормі.	[9]
15	<i>Sphaerium corneum</i>	Свертовані передні латеральні зуби (латеральна-3).	[11], дана робота
16	<i>Sphaerium rhomboideum</i>	Передні латеральні і кардинальні зуби в нормі, задні латеральні зуби транспоновані; передні латеральні і кардинальні зуби транспоновані, задні латеральні зуби в нормі; транспоновані всі зуби - передні латеральні, кардинальні та задні латеральні зуби; передні латеральні зуби транспоновані, кардинальні і задні латеральні зуби в нормі; кардинальні зуби транспоновані, передні та задні латеральні зуби в нормі.	[10]

Продовження додатку Б

17	<i>Sphaerium simile</i>	Передні латеральні і кардинальні зуби в нормі, задні латеральні зуби транспоновані; передні латеральні і кардинальні зуби транспоновані, задні латеральні зуби в нормі; транспоновані всі зуби - передні латеральні, кардинальні та задні латеральні зуби.	[51]
18	<i>Sphaerium solidulum</i>	Передні латеральні і кардинальні зуби в нормі, задні латеральні зуби транспоновані; передні латеральні і кардинальні зуби транспоновані, задні латеральні зуби в нормі; транспоновані всі зуби - передні латеральні, кардинальні та задні латеральні зуби.	[29,34]
19	<i>Sphaerium striatum</i>	Передні латеральні і кардинальні зуби в нормі, задні латеральні зуби транспоновані; передні латеральні і кардинальні зуби транспоновані, задні латеральні зуби в нормі; транспоновані всі зуби - передні латеральні, кардинальні та задні латеральні зуби; передні латеральні зуби транспоновані, кардинальні зуби і задні латеральні зуби в нормі.	[10,29,34, 51]
Unionidae			
1	<i>Unio alatus</i>	Один латеральний зуб в лівій стулці, а подвійний латеральний у правій.	[20]
2	<i>Unio apianensis</i>	Передні латеральні і кардинальні зуби в нормі, задні латеральні зуби транспоніровані	[8]
3	<i>Unio araucanus</i>	Подвійний кардинальний зуб в правій, а в лівій стулці – один.	[20]

Продовження додатку Б

4	<i>Unio atratus, (Niaa)</i>	Подвійний кардинальний зуб в правій, а в лівій стулці – один.	[20]
5	<i>Unio bengalensis</i>	Один кардинальний зуб в кожній стулці.	[20]
6	<i>Unio bilineatus</i>	Подвійний кардинальний зуб в правій, а в лівій стулці – один.	[20]
7	<i>Unio bulloides</i>	Подвійний кардинальний зуб в правій, а в лівій стулці – один.	[20]
8	<i>Unio cahawbensis</i>	Реверсія зубів.	[21]
9	<i>Unio cambodianus</i>	Подвійний кардинальний зуб в правій, а в лівій стулці – один.	[20]
10	<i>Unio complanatus (Mya complanata)</i>	Один латеральний зуб у кожній стулці; один латеральний зуб в лівій стулці, а в правій подвоєний; подвійний латеральний зуб в обох стулках; реверсія зубів	[20, 21]
11	<i>Unio contradens</i>	Подвійний кардинальний зуб в правій, а в лівій стулці – один.	[20]
12	<i>Unio consobrinus</i>	Подвійний кардинальний зуб в правій, а в лівій стулці – один.	[20]
13	<i>Unio corrianus</i>	Подвійний кардинальний зуб в правій, а в лівій стулці – один.	[20]
14	<i>Unio corrugalus</i>	Подвійний латеральний зуб в обох стулках; потрійний латеральний зуб в лівій стулці, а подвійний в правій; потрійний латеральний зуб в лівій стулці, а частково потрійний у правій.	[20]
15	<i>Unio dunkerianus</i>	Подвійний кардинальний зуб в правій, а в лівій стулці – один.	[20]

Продовження додатку Б

16	<i>Unio eximius</i>	Lateral tooth treble in the left, and double in the right valve	[20]
17	<i>Unio funebris</i>	Потроєний кардинальний зуб в правій стулці.	[20]
18	<i>Unio gibbosus</i>	Потрійний латеральний зуб в лівій, а частково потрійний у правій стулці.	[20]
19	<i>Unio gravidus</i>	Подвійний кардинальний зуб в правій, а в лівій стулці – один.	[20]
20	<i>Unio heterodon</i>	Латеральний зуб подвоєний тільки в правій стулці.	[20]
21	<i>Unio hopetonensis</i>	Один латеральний зуб в лівій стулці, а подвійний латеральний у правій.	[20]
22	<i>Unio humilis</i>	Подвійний кардинальний зуб в правій, а в лівій стулці – один.	[20]
23	<i>Unio lamellatus</i>	Подвійний кардинальний зуб в правій, а в лівій стулці – один.	[20]
24	<i>Unio layardii</i>	Подвійний кардинальний зуб в правій, а в лівій стулці – один.	[20]
25	<i>Unio ligamentinus</i>	зубний ряд, скоріше, повністю транспонований	[19]
26	<i>Unio mauritianus</i>	Подвійний кардинальний зуб в правій, а в лівій стулці – один.	[20]
27	<i>Unio nasutus</i>	Один латеральний зуб в лівій стулці, а подвійний латеральний у правій.	[20]
28	<i>Unio nucleus</i>	Латеральний зуб подвоєний тільки в правій стулці.	[20]
29	<i>Unio occidens</i>	Один латеральний зуб у кожній стулці	[20]

Продовження додатку Б

30	<i>Unio piceus</i>	Подвійний кардинальний зуб в правій, а в лівій стулці – один.	[20]
31	<i>Unio phaselus</i>	Кардинальні та латеральні зуби подвоєні в обох стулках.	[20]
32	<i>Unio plicatulus</i>	Подвійний кардинальний зуб в правій, а в лівій стулці – один.	[20]
33	<i>Unio pressus</i>	У лівій стулці структури замка ревертовані, заглиблення в правій стулці представлені відповідною складкою.	[21]
34	<i>Unio purpuratus</i>	Один латеральний зуб у кожній стулці	[20]
35	<i>Unio radialus</i>	Один латеральний зуб в лівій стулці, а подвійний латеральний у правій.	[20]
36	<i>Unio rubiginosus</i>	Реверсія зубів.	[21]
37	<i>Unio sagittarius</i>	Подвійний кардинальний зуб в правій, а в лівій стулці – один.	[20]
38	<i>Unio scobinatus</i>	Кардинальні та латеральні зуби подвоєні в обох стулках.	[20]
39	<i>Unio sinatus</i>	Приклади «інверсії»	[16]
40	<i>Unio substriatus</i>	Подвійний кардинальний зуб в правій, а в лівій стулці – один.	[20]
41	<i>Unio trifidus</i>	Потроєний кардинальний зуб в обох стулках, а латеральні – потроєні в правій стулці й подвоєні в лівій.	[20]
42	<i>Unio tumidulus</i>	Подвійний кардинальний зуб в правій, а в лівій стулці – один.	[20]
43	<i>Unio ventricosus</i>	Один латеральний зуб у кожній стулці	[20]

Продовження додатку Б

44	<i>Unio vittatus</i>	Подвійний кардинальний зуб в правій, а в лівій стулці – один.	[20]
45	<i>Unio wilsonii</i>	Подвійний кардинальний зуб в правій, а в лівій стулці – один.	[20]
Морські			
Astartidae			
1	<i>Astartella aueri</i>	Передні латеральні і кардинальні зуби транспоновані, задні латеральні зуби в нормі.	[14]
2	<i>Astarte borealis</i>	Передні латеральні і кардинальні зуби в нормі, задні латеральні зуби транспоновані; передні латеральні і кардинальні зуби транспоновані, задні латеральні зуби в нормі.	[13]
3	<i>Astarte compressa</i>	Часткова транспозиція.	[17,23]
4	<i>Astarte lens</i>	Передні латеральні і кардинальні зуби транспоновані, задні латеральні зуби в нормі.	[14]
5	<i>Astarte mutabilis</i>	Передні латеральні і кардинальні зуби транспоновані, задні латеральні зуби в нормі.	[24]
6	<i>Astarte</i> spp.	Передні латеральні і кардинальні зуби транспоновані, задні латеральні зуби в нормі.	[8]
7	<i>Astarte triangularis</i>	«Замок був ревертований».	[17,23]
Carditidae			
1	<i>Venericardia basteroti</i>	Передні латеральні і кардинальні зуби транспоновані, задні латеральні зуби в нормі.	[13]

Продовження додатку Б

2	<i>Venericardia hornii</i>	Транспоновані всі зуби - передні латеральні, кардинальні та задні латеральні зуби.	[27]
3	<i>Venericardia parva</i>	Передні латеральні і кардинальні зуби транспоновані, задні латеральні зуби в нормі.	[3]
4	<i>V. aff. pelseneen</i>	Передні латеральні і кардинальні зуби в нормі, задні латеральні зуби транспоновані; передні латеральні і кардинальні зуби транспоновані, задні латеральні зуби в нормі.	[13]
5	<i>Venericardia pinnula</i>	Передні латеральні і кардинальні зуби транспоновані, задні латеральні зуби в нормі.	[13]
6	<i>Venericardia</i> spp.	Передні латеральні і кардинальні зуби в нормі, задні латеральні зуби транспоновані; передні латеральні і кардинальні зуби транспоновані, задні латеральні зуби в нормі.	[8]
7	<i>Venericardia subaffinis</i>	Передні латеральні і кардинальні зуби транспоновані, задні латеральні зуби в нормі.	[13]
Chamidae			
1	<i>Chama</i>	«Часто зустрічається транспозиція».	[23]
2	<i>Chama pulchella</i>	«Інверсії»; інверсія кардинальних зубів та слулок, що кріпляться до субстрату.	[13,25,56]
Congoriomorphidae			
1	<i>Congeriomorpha andrusovi</i>	Передні латеральні і кардинальні зуби транспоновані, задні латеральні зуби в нормі.	[15]

Продовження додатку Б

Crassatellidae			
1	<i>Crassatella collina</i>	Передні латеральні і кардинальні зуби транспоновані, задні латеральні зуби в нормі.	[15]
2	<i>Crassatella picta</i>	Передні латеральні і кардинальні зуби транспоновані, задні латеральні зуби в нормі.	[13]
3	<i>Eucrassatella</i> spp.	Передні латеральні і кардинальні зуби транспоновані, задні латеральні зуби в нормі.	[50]
4	<i>Oriocrassatella elongata</i>	Передні латеральні і кардинальні зуби транспоновані, задні латеральні зуби в нормі.	[14]
Cyreniidae			
1	<i>Corbicula pupurea</i>	Інверсія передніх латеральних зубів (латеральна-2)	дана робота
2	<i>Corbicula tibetensis</i>	Інверсія передніх латеральних зубів (латеральна-2)	[12]
Lucinidae			
1	<i>Lucina (Miltha) childreni</i>	«Часткова транспозиція».	[17]
Tellinidae			
1	<i>Tellina</i>	Без двох кардинальних зубів в кожній стулці та хоча б без одного (переднього) латерального зуба в правій стулці.	[4]
2	<i>Tellina plicata</i>	Складкою замку стулки відігнута вліво.	[22,23]

Продовження додатку Б

Trapezidae			
1	<i>Glossocardia stoliczkana</i>	Передні латеральні і кардинальні зуби транспоновані, задні латеральні зуби в нормі.	[13]
Veneridae			
1	<i>Transennella stimpsom</i>	Передні латеральні і кардинальні зуби транспоновані, задні латеральні зуби в нормі.	[8]