

Моллюски семейства Valvatidae Gray, 1840 (Gastropoda, Heterobranchia) бассейна реки Таз (Западная Сибирь)

С.И. АНДРЕЕВА¹, Н.И. АНДРЕЕВ², Е.С. БАБУШКИН^{3, 4}

¹Омский государственный медицинский университет, Омск, ул. Ленина, 12, 644099, РОССИЯ.
E-mail: siandreeva@yandex.ru

²Омский государственный университет путей сообщения, Омск, пр. Маркса, 35, 644046, РОССИЯ. E-mail: nik_andreyev@mail.ru

³Санкт-Петербургский государственный университет, Лаборатория макроэкологии и биогеографии беспозвоночных, Санкт Петербург, Университетская набережная, 7–9, 199034, РОССИЯ. E-mail: babushkines@mail.ru

⁴Сургутский государственный университет, Сургут, пр. Ленина, 1, 628403, РОССИЯ.

РЕЗЮМЕ. Фауна рек севера Западной Сибири, не принадлежащих бассейну Оби, представляет особый интерес с точки зрения зоогеографии и понимания процессов формирования пресноводной малакофауны. Начинаясь в таежной зоне, эти реки текут на север и не могут служить для интерзонального расселения видов из более низких широт. Однако сведения о пресноводной малакофауне таких речных бассейнов слабо представлены в научной литературе, часть опубликованных видовых находений сомнительна либо ошибочна. В работе рассмотрены брюхоногие моллюски семейства Valvatidae бассейна р. Таз, расположенного ближе к Енисею, чем к Оби. Материалом исследований послужили качественные и количественные сборы авторов. Установлено, что в водоемах и водотоках бассейна Таза обитает восемь видов моллюсков рода *Valvata*, приведен аннотированный список видов, дана краткая зоогеографическая характеристика. Три вида (*Valvata helicoidea*, *V. sorensis* и *V. korotnevi*) впервые указаны для бассейна Таза, один из них (*V. korotnevi*) – впервые для водоемов Западной Сибири.

Mollusks of the family Valvatidae Gray, 1840 (Gastropoda, Heterobranchia) of the Taz River basin (Western Siberia)

S.I. ANDREEVA¹, N.I. ANDREEV²,
E.S. BABUSHKIN^{3, 4}

¹Omsk State Medical University, 12, Lenin street, 644099, Omsk, RUSSIAN FEDERATION. E-mail: siandreeva@yandex.ru

²Omsk State Transport University, 35, Marks avenue, 644046, Omsk, RUSSIAN FEDERATION. E-mail: nik_andreyev@mail.ru

³Laboratory of Macroecology and Biogeography of Invertebrates, Saint Petersburg State University, 7–9, Universitetskaya emb. 199034, Saint Petersburg, RUSSIAN FEDERATION. E-mail: babushkines@mail.ru

⁴Surgut State University, 1, Lenina avenue, 628403, Surgut, Tyumen Region, RUSSIAN FEDERATION.

ABSTRACT. The fauna of the rivers of the north of Western Siberia that do not belong to the Ob' River basin is of particular interest from the point of view of zoogeography and understanding of the processes of formation of the freshwater malacofauna. Starting in the taiga zone, these rivers flow north and cannot serve as a way of interzonal dispersal of species from lower latitudes. However, information about the fresh-water

malacofauna of these river basins is poorly presented in the scientific literature, some of the published species findings are doubtful or erroneous. The gastropod mollusks of the family Valvatidae of the Taz river basin (Western Siberia) are considered. The basin is located closer to the Yenisei than to the Ob' River basin. The study was based on original authors' material represented by both qualitative and quantitative samples. It has been found that eight species of mollusks of the genus *Valvata* occurs in the water reservoirs and streams of the Taz basin, an annotated list of species is presented, and a brief zoogeographic characteristic is given. Three species (*Valvata helicoidea*, *V. sorensis* and *V. korotnevi*) are for the first time recorded from the basin, one of them (*V. korotnevi*) is for the first time recorded from the Western Siberia waterbodies.

Введение

Западная Сибирь представляет собой территорию, на которой происходило смешение потоков европейской фауны, расселяющейся на восток, и сибирской фауны, расселяющейся на запад, на территории, освободившиеся от оледенения [Formozov, Isakov, 1963; Vinarski *et al.*, 2012]. Особый интерес для изучения процессов расселения

Табл. 1. Видовой состав *Valvata* водоемов и водотоков бассейна Таза.Table 1. Species composition of *Valvata* from waterbodies and watercourses of the Taz River basin.

Вид	Drozдов, 1967	Dolgin, Johansen, 1973	Dolgin, 1974	Dolgin, 2001	Наши данные
1. <i>V. (Atropidina) pulchella</i> Studer, 1820	–	+	+	+	–
2. <i>V. (Cincinna) piscinalis</i> O.F. Müller, 1774	+	+	–	–	–
3. <i>V. (Sibirovalvata) aliena</i> Westerlund, 1877	–	+	–	–	+
4. <i>V. (S.) confusa</i> Westerlund, 1897	–	+	+	+	+
5. <i>V. (S.) brevicula</i> Kozhov, 1936	–	+	–	–	+
6. <i>V. (S.) korotnevi</i> Lindholm, 1909	–	–	–	–	+
7. <i>V. (S.) helicoidea</i> Dall, 1905	–	–	–	–	+
8. <i>V. (S.) sibirica</i> Middendorff, 1851	+	+	+	+	+
9. <i>V. (S.) frigida</i> * Westerlund, 1873	–	–	–	–	+
10. <i>V. (S.) sorensis</i> W. Dybowski, 1886	–	–	–	–	+

* – до наших исследований *V. (S.) frigida* включался в *V. (S.) sibirica*.

пресноводных моллюсков в целом, и семейства Valvatidae Gray, 1840 в частности, представляет фауна рек северной части Западной Сибири, берущих начало на севере таежной зоны, протекающих по таежной зоне, лесотундре и тундре и впадающих в Обскую и Тазовскую губы. Эти реки в отличие от Оби не получают теплых вод из южных природных зон и по ним невозможно интерзональное проникновение более теплолюбивых видов различного происхождения на север. К тому же распространению моллюсков в той или иной степени могли препятствовать Салехардские Увалы, Полуйская возвышенность и Сибирские Увалы, изолирующие бассейны рек Надым, Пур и Таз от бассейна Оби. По Нижне-енисейской возвышенности проходит водораздел бассейнов рек Таз и Енисей, затрудняющий проникновение моллюсков из бассейна Енисея.

Сведения о фауне пресноводных моллюсков этих бассейнов до сих пор слабо представлены в научной литературе, причем часть указанных видовых находжений сомнительна или просто ошибочна. В данной работе рассматриваются брюхоногие моллюски семейства Valvatidae бассейна Таза, наиболее удаленной от бассейна Оби реки севера Западной Сибири и наиболее близкой к бассейну Енисея.

Таз берет начало в северо-восточной части Сибирских Увалов. Длина реки 1401 км, площадь водосбора 150 000 км². Большая часть бассейна находится в таежной зоне, меньшая – в лесотундре и тундре. Характерной особенностью бассейна является обилие болот и небольших озер в долинах рек и отсутствие их на водоразделах. Значительная часть бассейна находится в зоне многолетней мерзлоты. Река Таз, сильно меандрируя, медленно течет в широкой долине, русло ее часто разветвляется на рукава. Перед

впадением в Тазовскую губу она образует дельту [Kemmerikh *et al.*, 1963; Vodogretski, 1973].

Первые сведения о фауне Valvatidae низовьев р. Таз были получены [Drozдов, 1967; Dolgin, Johansen, 1973] в начале второй половины XX века (Табл. 1). В последующих работах без объяснения причин из списка видов исключаются *Valvata (Cincinna) piscinalis*, *V. (Sibirovalvata) aliena*, *V. (S.) brevicula* [Dolgin, 1974, 2001]. Всего предшествующими авторами с данной территории было указано 6 видов Valvatidae. Статья [Dolgin, Sviridenko, 2011] нами не включена в анализ видового состава Valvatidae бассейна Таза, поскольку форма приведения данных не позволяет вычленить видовой состав собственно бассейна Таза. Тем более что в единственном приведенном ими новом месте сбора моллюсков в лесотундровой зоне р. Таз [Sviridenko *et al.*, 2010] представители семейства Valvatidae не были встречены.

Материал и методы

Материалом для данной работы послужили сборы Н.И. Андреева, Е.С. Бабушкина, М.В. Винарского в июле 2015 г. из р. Таз и ее притоков от с. Красноселькуп до с. Ратта и р. Ратта от ее устья до устья р. Пюлькы, а также сборы Е.С. Бабушкина в августе 2019 г. в окрестностях пос. Тазовский. Всего было собрано 83 пробы, в том числе 13 количественных и 70 качественных проб. *Valvata* были встречены в 4 количественных и 40 качественных пробах. Карта и координаты сборов моллюсков в 2015 г. приведены ранее [Babushkin, 2020].

В притоках и собственно в р. Таз на глубинах больше 3 м пробы отбирались дночерпателем Петерсена с площадью захвата 0,025 м², в остальных

Табл. 2. Видовой состав, число экземпляров и встречаемость *Valvata (Sibirovalvata)* в бассейне Таза, 2015 и 2019 гг.
Table 2. Species composition, number of specimens and the occurrence of *Valvata (Sibirovalvata)* from the Taz River basin, 2015 and 2019.

Вид	Число экз.	% от общего объема коллекции	Число проб с данным видом	Встречаемость, % от общего числа проб
<i>V. (S.) aliena</i>	197	35.9	30	36.1
<i>V. (S.) frigida</i>	128	23.4	21	25.3
<i>V. (S.) sibirica</i>	68	12.4	18	21.7
<i>V. (S.) confusa</i>	55	10.4	18	21.7
<i>V. (S.) brevicula</i>	38	6.9	14	16.9
<i>V. (S.) helicoidea</i>	25	4.6	8	9.6
<i>V. (S.) korotnevi</i>	18	3.2	8	9.6
<i>V. (S.) sorensis</i>	18	3.2	6	7.2

местах сборы проводились с помощью скребка или моллюски собирались руками. Собранный материал фиксировался 70% спиртом.

Ранее мы [Andreeva *et al.*, 2010] отмечали, что для максимально полного выявления разнообразия пресноводных моллюсков, требуется сочетание определенных условий для их сборов. В частности, к ним относится наличие береговых выбросов и «кладбищ» раковин, образующихся на месте резко мелеющих или даже пересыхающих водоемов. Наименее показательны сборы брюхоногих моллюсков в период половодья, когда не видны границы пойменных водоемов и затруднено нахождение зарослей водных растений. К сожалению, начало экспедиции 2015 г. совпало с половодьем на р. Таз, что затруднило коллектирование видов, предпочитающих селиться на макрофитах или на грунте среди них. Только в местах остановок для стационарных исследований (устье р. Кюатки, р. Пэккылькы и оз. Пэккыльто, прот. Латтарыльтэмы и окрестности с. Толька) были достаточно полно собраны *Valvata* из водоемов и водотоков разного типа. Наиболее благоприятным гидрологический режим был при обследовании бассейна Ратты, где половодье к моменту проведения работ закончилось, и заросли макрофитов были доступны для обследования.

Камеральную обработку собранного материала проводили при помощи микроскопа МБС-1. Фотографии сделаны с помощью фотокамеры Canon EOS 500D, объектив Canon EF 100mm f/2.8 Macro USM с удлинительными кольцами.

Промеры раковин проведены при помощи окуляр-микрометра микроскопа МБС-1 по стандартной методике [Starobogatov *et al.*, 2004]. Статистическая обработка полученных данных проводилась в программах Microsoft Excel и Statistica 6.0 for Windows.

Видовую принадлежность материала определяли, сравнивая раковины моллюсков с эталон-

ными экземплярами, отобранными в 1980–2001 гг. во время работы с коллекцией Зоологического института РАН из собственных сборов, в соответствии с типовыми сериями. Определение эталонных материалов было подтверждено Я.И. Старобогатовым. Существенным подспорьем при определении моллюсков послужили публикации фотографий типов сибирских *Valvata* [Vinarski *et al.*, 2013; Sitnikova *et al.*, 2015], синтипов *V. (S.) frigida* [Vinarski *et al.*, 2013] и рисунок лектотипа *V. (S.) sibirica* [Prozorova, Starobogatov, 1998]. Таксономическое положение моллюсков дано по Аналитическому каталогу пресноводных и солоноватоводных моллюсков России и сопредельных стран [Vinarski, Kantor, 2016], за исключением *V. (S.) frigida*, который в данной статье рассматривается как самостоятельный вид.

Результаты

В ходе обработки собранных материалов установлено, что в водоемах и водотоках бассейна Таза обитает восемь видов моллюсков рода *Valvata*, аннотированный список которых дается ниже.

Family Valvatidae Gray, 1840
Subfamily Valvatinae Gray, 1840
Genus *Valvata* O.F. Müller, 1774
Subgenus *Sibirovalvata* Starobogatov et Streletzkaja, 1967

1. *Valvata (Sibirovalvata) aliena* Westerlund, 1877 (Рис. 1А)

Valvata aliena Westerlund, 1877: 63, fig. 15;
Valvata (Sibirovalvata) aliena. — Starobogatov, Streletzkaja, 1967: 223, fig. 3A, lectotype.
Cincinna aliena. — Vinarski *et al.*, 2013: 85, fig. 2H; Sitnikova *et al.*, 2015: 3, fig. 1B.



РИС. 1. Раковины *Valvata* (*Sibirovalvata*) из бассейна Тазы: А. *V. (S.) aliena* из р. Таз в окрестностях с. Толька 14.07.2015, В. *V. (S.) confusa* из левобережной старицы р. Ратта 19.07.2015, С. *V. (S.) helicoidea* из залива р. Пулькы 17.07.2015. Масштаб: 3 мм. Фото Н.И. Андреева.

FIG. 1. Shells of *Valvata* (*Sibirovalvata*) from the Taz River basin: А. *V. (S.) aliena* from the Taz River near the Tol'ka settlement 14.07.2015, В. *V. (S.) confusa* from a left-bank oxbow lake of the Ratta River 19.07.2015, С. *V. (S.) helicoidea* from a bay of the Pyul'ky River 17.07.2015. Scale 3 mm. Photo by N.I. Andreev.

Общее распространение: Западная Сибирь, бассейн Енисея, эстуарии крупных притоков Байкала. Обитает в озерах и реках с замедленным течением, придаточных и пойменных водоемах, заливах на заиленных грунтах, на растениях [Starobogatov *et al.*, 2004; Sitnikova *et al.*, 2004; Vinarski *et al.*, 2007; Kuzmenkin, 2013; Vinarski, Karimov, 2015]. В бассейне Тазы встречен во всех обследованных водоемах и водотоках на растительности и грунте вплоть до максимально ис-

следованной глубины 12,5 м (Рис. 2). *V. (S.) aliena* наиболее многочислен в коллекции моллюсков рода *Valvata* и имеет наибольшую встречаемость (Табл. 2).

2. *Valvata* (*Sibirovalvata*) *confusa* Westerlund, 1897 (Рис. 1В)

Valvata (*Cincinna*) *confusa* Westerlund, 1897: 130.

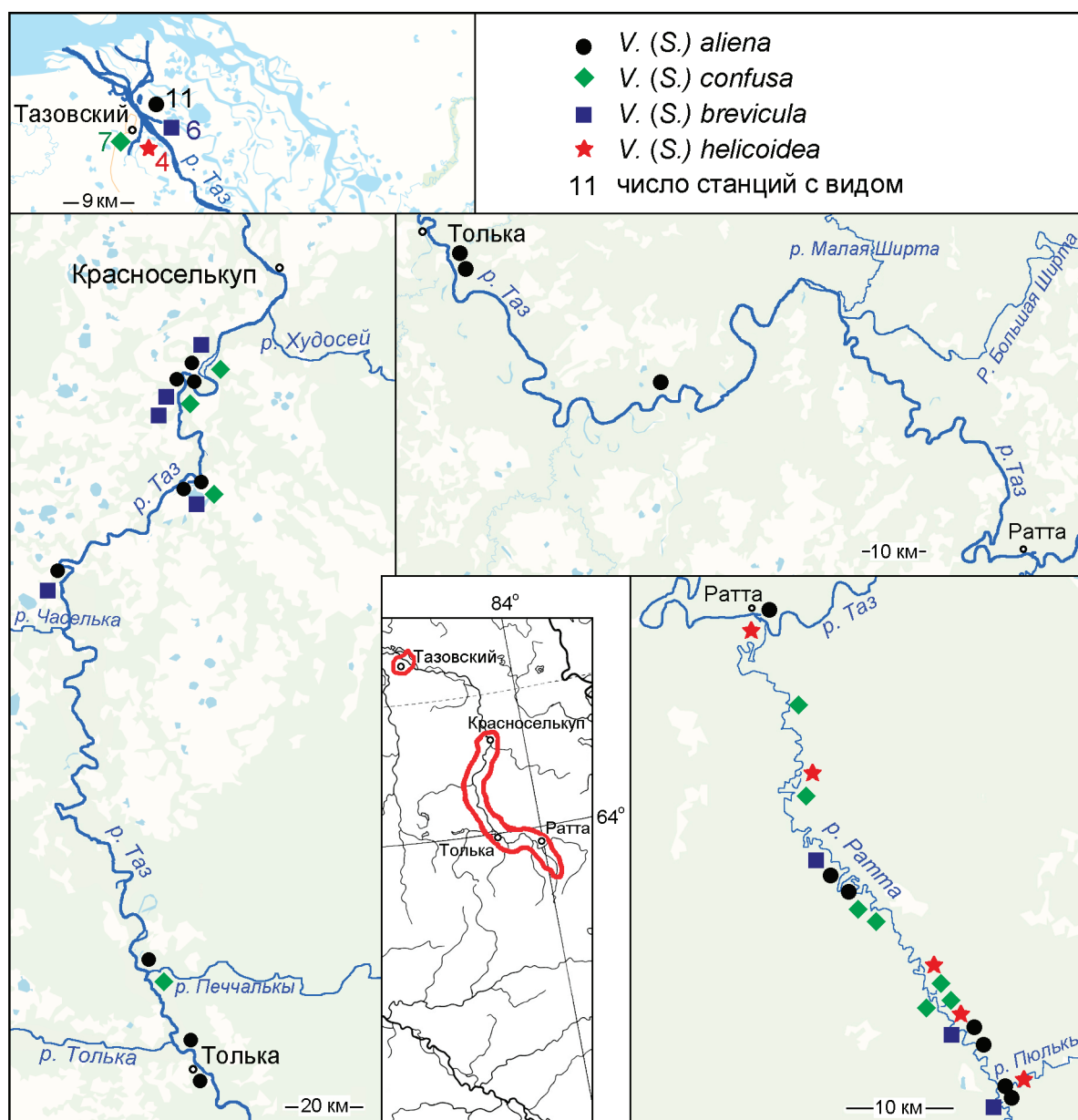


РИС. 2. Расположение местообитаний *Valvata (Sibirovalvata) aliena*, *V. (S.) confusa*, *V. (S.) brevicula* и *V. (S.) helicoidea* в бассейне Таза.

FIG. 2. Location of *Valvata (Sibirovalvata) aliena*, *V. (S.) confusa*, *V. (S.) brevicula* and *V. (S.) helicoidea* habitats from the Taz River basin.

Valvata (Sibirovalvata) confusa. — Starobogatov, Streletskaja, 1967: 224, fig. 5A – lectotype.

Cincinna confusa. — Vinarski et al., 2013: 86, fig. 3A; Sitnikova et al., 2015: 3, fig. 1A.

Общее распространение: Сибирь, Дальний Восток России, п-ов Камчатка, северные Курильские острова (о-в Шумшу). Обитает в реках, водохранилищах и озерах [Prozorova, Starobogatov, 1998; Starobogatov et al., 2004; Vinarski et al., 2007, 2009; Kuzmenkin, 2013]. Для водоемов обследованного района является обычным видом, присутствующим в сборах с макрофитов и грунта в заливах рек, протоках, старицах и озерах.

3. *Valvata (Sibirovalvata) brevicula* Kozhov, 1936 (Рис. 3B)

Valvata (Cincinna) aliena var. *brevicula* Kozhov, 1936: 18, pl. 1, fig. 30.

Valvata (Sibirovalvata) brevicula. — Starobogatov, Streletskaja, 1967: 226, fig. 7.

Cincinna brevicula. — Sitnikova et al., 2015: 13, figs. 1D, 9.

Общее распространение: север Западной Сибири, бассейны Енисея и Лены и Камчатка (оз. Азабачье). Обитает в реках на местах с замедленным течением и пойменных озерах [Starobogatov et al., 2004; Vinarski et al., 2007; Prozorova et al.,

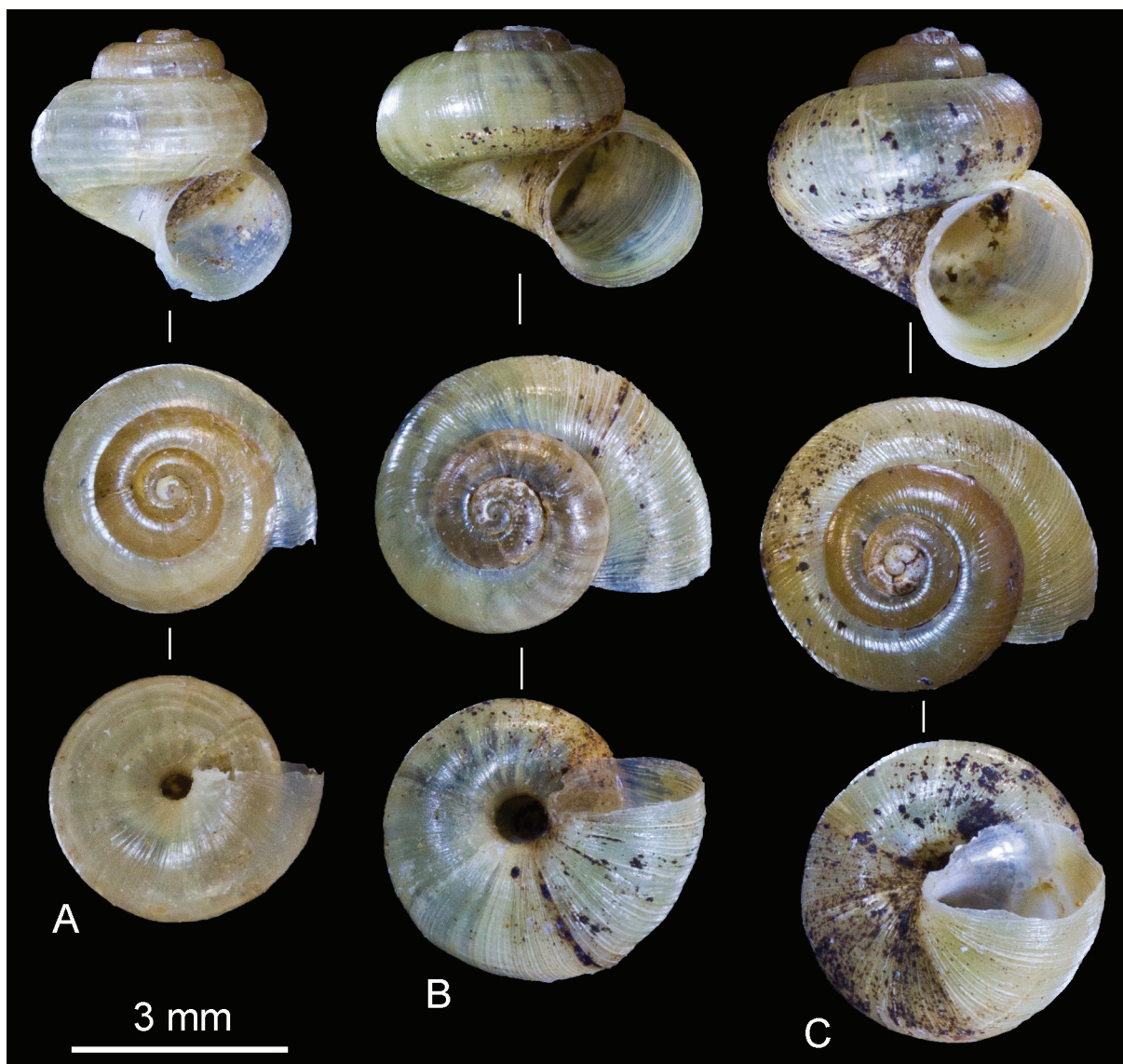


РИС. 3. Раковины *Valvata (Sibirovalvata)* из бассейна Тазы: А. *V. (S.) korotnevi* из правобережной старицы р. Ратта 19.07.2015, В. *V. (S.) brevicula* из пойменного водоема р. Таз в окрестностях пос. Тазовский 22.08.2019, С. *V. (S.) sorensis* из правобережной старицы р. Ратта 19.07.2015. Масштаб: 3 мм. Фото Н.И. Андреева.

FIG. 3. Shells of *Valvata (Sibirovalvata)* from the Taz River basin: А. *V. (S.) korotnevi* from a right-bank oxbow lake of the Ratta River 19.07.2015, В. – *V. (S.) brevicula* from a floodplain lake of the Taz River near the Tazovskiy settlement 22.08.2019, С. *V. (S.) sorensis* from a right-bank oxbow lake of the Ratta River 19.07.2015. Scale 3 mm. Photo by N.I. Andreev.

2009]. В водоемах обследованного района, встречается в протоках, заливах и старицах на илистых грунтах и макрофитах. В заливе в месте впадения р. Кюатки в р. Таз собран с илистого песка на глубине 11 м.

4. *Valvata (Sibirovalvata) korotnevi* Lindholm, 1909 (Рис. 3А)

Valvata (Cinnina) korotnevi Lindholm, 1909: 73, pl. 1, figs. 63–65.

Valvata (Sibirovalvata) confusa korotnevi. — Starobogatov, Streletzkaja, 1967: 225, fig. 5B lectotype.

Cinnina korotnevi. — Sitnikova *et al.*, 2015: 11, fig. 1С.

Общее распространение: озеро Байкал (в заливах), бассейн Енисея в озерах и старицах на илистом грунте среди растительности [Sitnikova *et al.*, 2004; Starobogatov *et al.*, 2004]. Впервые приводится для водоемов, расположенных западнее бассейна Енисея. Встречен на сером иле в прот. Латтарыльтэмы, в заливе в месте впадения р. Кюатки в р. Таз на глубине 3,5 м и Гнилом ручье в окрестностях с. Толька. Обычен в придаточных и пойменных водоемах р. Ратта на сером иле и макрофитах. Отсутствовал в сборах в окрестностях пос. Тазовский (Рис. 4).

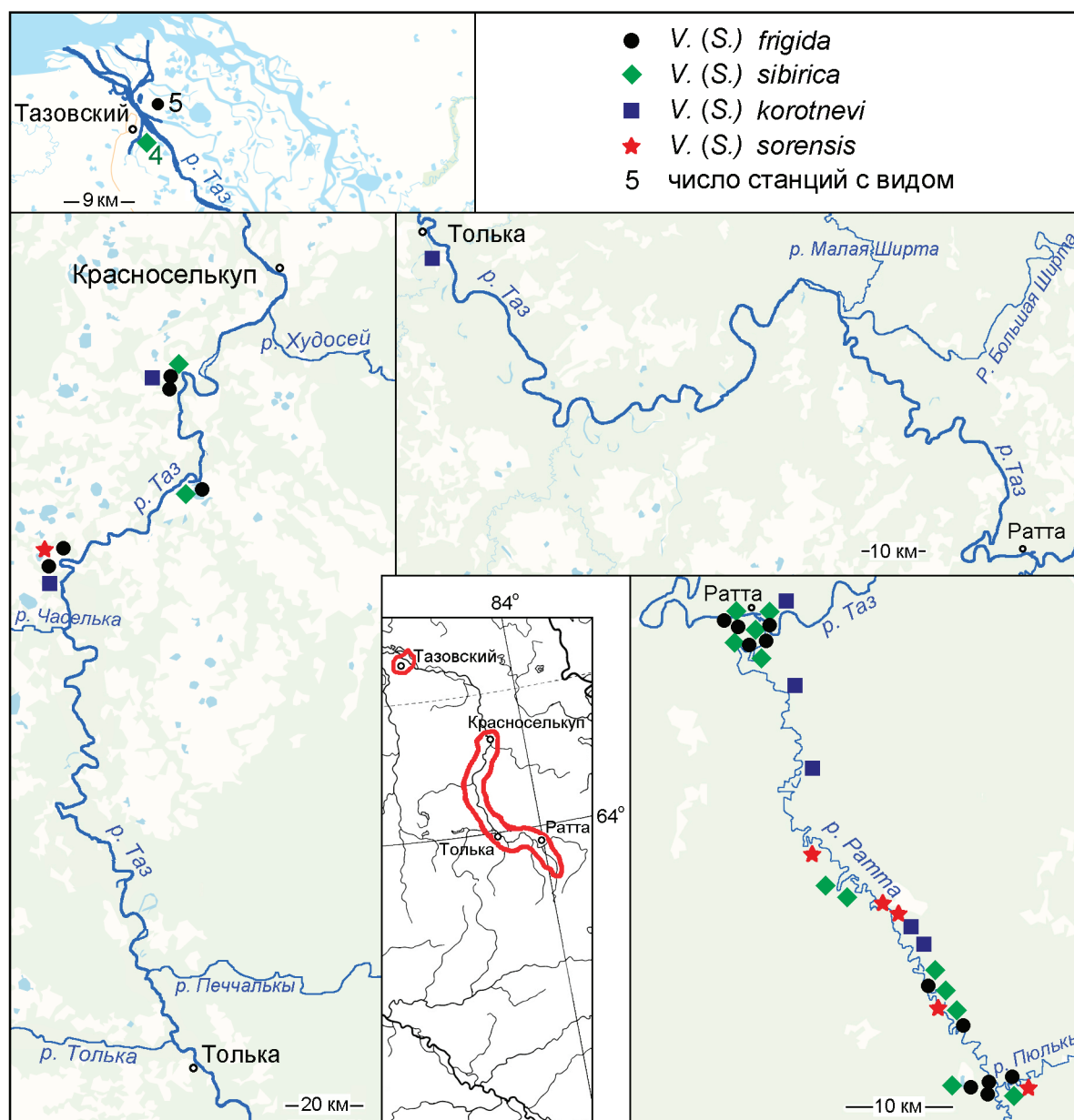


РИС. 4. Расположение местообитаний *Valvata (Sibirovalvata) korotnevi*, *V. (S.) sorensis*, *V. (S.) sibirica* и *V. (S.) frigida* в бассейне Таза.

FIG. 4. Location of *Valvata (Sibirovalvata) korotnevi*, *V. (S.) sorensis*, *V. (S.) sibirica*, and *V. (S.) frigida* habitats from the Taz River basin.

5. *Valvata (Sibirovalvata) helicoidea*

Dall, 1905

(Рис. 1С)

Valvata lewisi var. *helicoidea* Dall, 1905: 123, pl. 2, figs. 1, 2.

Valvata (Sibirovalvata) helicoidea. — Starobogatov, Budnikova, 1976: fig. 1, III.

Cincinna (Sibirovalvata) helicoidea. — Bogatov, Zatravkin, 1990: 32, figs. 6 G–I.

Общее распространение: Сибирь, Чукотка, северо-западное побережье Камчатки, северо-западные районы Северной Америки. В различных водоемах, на севере чаще в термокарстовых [Starobogatov *et al.*, 2004; Vinarski *et al.*, 2007;

Kuzmenkin, 2013]. В обследованном районе вид редок в придаточных и пойменных водоемах р. Таз в окрестностях пос. Тазовский и обычен на макрофитах и грунте пойменных водоемов р. Ратта.

6. *Valvata (Sibirovalvata) sorensis* W.

Dybowski, 1886

(Рис. 3С)

Valvata sorensis W. Dybowski, 1886: 113, pl. 4, figs. 1, 3, 5.

Valvata (Sibirovalvata) ssorensis. — Starobogatov, Streletskaja, 1967: 224, fig. 4.

Cincinna sorensis. — Sitnikova *et al.*, 2015: 9, fig. 7.

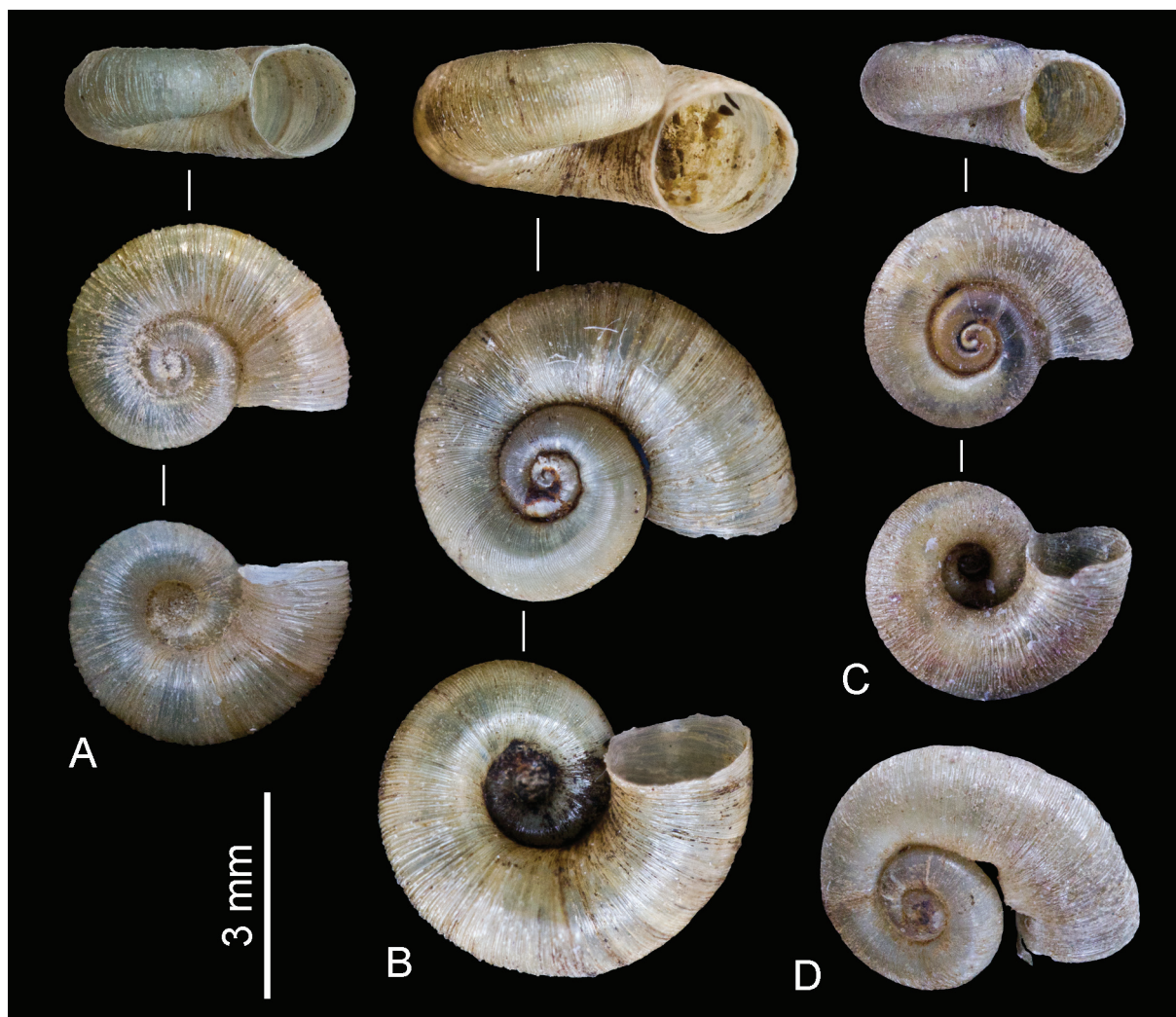


РИС. 5. Раковины *Valvata (Sibirovalvata)* из бассейна Таза: А. *V. (S.) sibirica* из правобережной старицы р. Ратта 19.07.2015, В. *V. (S.) frigida* из левобережной старицы р. Ратта 19.07.2015, С–D. *V. (S.) frigida* из пойменного водоема р. Таз в окрестностях пос. Тазовский 22.08.2019. Масштаб: 3 мм. Фото Н.И. Андреева.

FIG. 5. Shells of *Valvata (Sibirovalvata)* from the Taz River basin: А. *V. (S.) sibirica* from a right-bank oxbow lake of the Ratta River 19.07.2015, В. *V. (S.) frigida* from a left-bank oxbow lake of the Ratta River 19.07.2015, C–D *V. (S.) frigida* from a floodplain lake of the Taz River near the Tazovskiy settlement 22.08.2019. Scale 3 mm. Photo by N.I. Andreev.

Общее распространение: Западная Сибирь, бассейн Енисея, оз. Байкал (в заливах), Камчатка, северные Курильские острова (о-в Шумшу). В озерах и реках на медленном течении на илистых грунтах [Starobogatov *et al.*, 2004; Vinarski *et al.*, 2007; Vinarski *et al.*, 2009; Prozorova *et al.*, 2009; Kuzmenkin, 2013]. В обследованном районе вид обычен в придаточных водоемах р. Ратта и ее притоках на макрофитах и сером иле, встречен в прот. Латтарыльтэмы. Отсутствовал в сборах в окрестностях пос. Тазовский.

7. *Valvata (Sibirovalvata) sibirica*
Middendorff, 1851
(Рис. 5А)

Valvata cristata var. *sibirica* Middendorff, 1851: 299;
Valvata sibirica. — Westerlund, 1877: 62, fig. 16.

Valvata sibirica var. *frigida* Westerlund, 1877: 62.

Cincinna (Sibirovalvata) sibirica sibirica. — Starobogatov, Zatravkin, 1985: 1154, fig. 8 – lectotype.

Cincinna (Sibirovalvata) sibirica. — Bogatov, Zatravkin, 1990: 33, fig. 7 A-B; Prozorova, Starobogatov, 1998: 56, fig. 2C.

Общее распространение: север Европы, Сибирь, на восток до Охотского моря. На юге: Алтай, Монголия, бассейн Селенги, верховья рек Бурей и Зея. Обитает в постоянных и медленно текущих водоемах на водной растительности и песчано-илистых грунтах среди растительности [Andreeva, Abakumova, 2003; Starobogatov *et al.*, 2004; Vinarski *et al.*, 2007; Prozorova *et al.*, 2009; Kuzmenkin, 2013; Vinarski *et al.*, 2017; Glöer, 2019]. В обследованном районе присутствовал как широко распространенный вид в сборах с

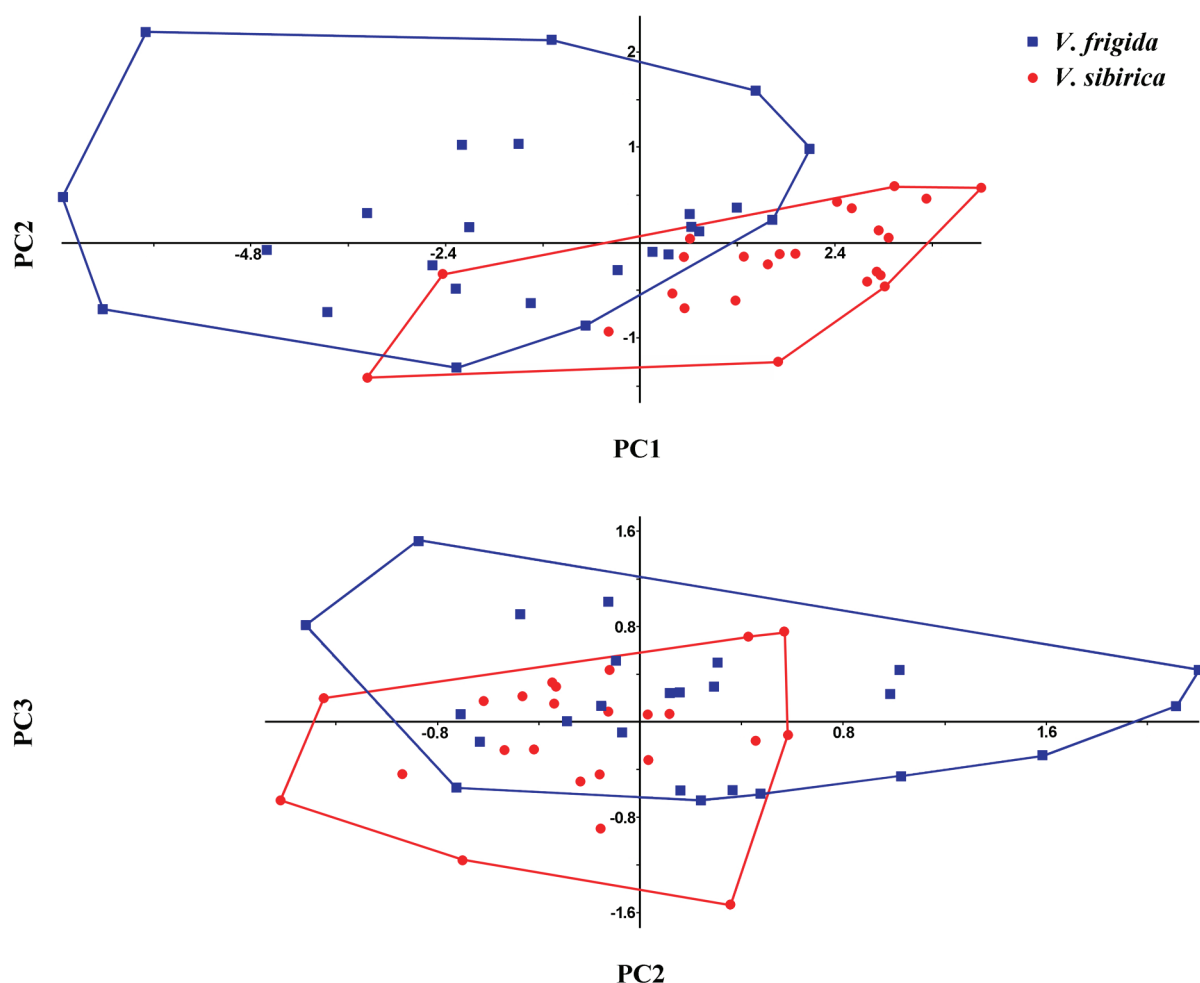


РИС. 6. Распределение особей *Valvata (Sibirovalvata) frigida* и *V. (S.) sibirica* из бассейна Таза в плоскостях первых трёх главных компонент. Три первые главные компоненты объясняют 83,7%, 6,4% и 3,6% изменчивости соответственно.

FIG. 6. Distribution of *Valvata (Sibirovalvata) frigida* and *V. (S.) sibirica* specimens from the Taz River basin on the planes of the first three principal components. These components explain 83.7%, 6.4% and 3.6% of the variation, respectively.

макрофитов и грунта в придаточных водоемах, старицах и озерах бассейна р. Ратта и р. Таз в окрестностях поселков Ратта и Тазовский. *V. (S.) sibirica*, в отличие от вышеприведенных видов *Valvata*, практически не отмечался в местах лишенных водной растительности.

8. *Valvata (Sibirovalvata) frigida* Westerlund, 1873 (Рис. 5 B–D)

Valvata frigida Westerlund, 1873: 436.

Cincinna (Sibirovalvata) frigida. — Prozorova, Starobogatov, 1998: 56, fig. 2A.

Cincinna frigida. — Vinarski *et al.*, 2013: 88, fig. 3 D, E, syntypes.

Общее распространение: север Европы, Северная Азия и Монголия [Andreeva, Abakumova, 2003; Starobogatov *et al.*, 2004; Kuzmenkin, 2013; Sharyi-ool, 2014; Vinarski *et al.*, 2017]. В водоемах

обследованного района, как и предыдущий вид, является широко распространенным в придаточных водоемах, старицах и озерах. Часто обитает совместно с *V. (S.) sibirica*, тяготеет к водоемам или участкам водоема, где присутствует хотя бы слабое течение.

Замечания. Раковины *V. (S.) frigida* довольно изменчивы. Начальные обороты завитка могут не возвышаться над последним оборотом (Рис. 5B) или возвышаться в различной степени (Рис. 5C), образуя раковину дисковидную или плоско-выпуклую с апикальной поверхности. Встречаются и скаляридные раковины (Рис. 5D). После восстановления статуса *V. (S.) frigida* Westerlund, 1873 [Prozorova, Starobogatov, 1998], его рассматривали либо как самостоятельный вид [Leshko, 1998; Andreeva, Abakumova, 2003; Starobogatov *et al.*, 2004; Besspalaya *et al.*, 2009; Kuzmenkin, 2013; Sharyi-ool, 2014; Kiyashko *et al.*, 2016], либо как вариант вида *Valvata (S.) sibirica* [Vinarski *et*

al., 2017; Glöer, 2019], либо синонимизировали с последним [Glöer, 2002; Clewing *et al.*, 2014; Vinarski, Karimov, 2015; Vinarski, Kantor, 2016]. При совместном обитании *V. (S.) frigida* и *V. (S.) sibirica* между ними наблюдаются достоверные различия по значениям мерных признаков и морфометрических индексов (Табл. 3, Рис. 6).

Обсуждение

Все представленные в наших сборах виды семейства Valvatidae принадлежат группе с преимущественно североазиатским распространением, известной в отечественной малакологической литературе как подрод *Sibirovalvata* [Prozorova, Starobogatov, 1998; Sitnikova *et al.*, 2015]. Впервые для Тазовского бассейна указываются *V. (S.) helicoidea*, *V. (S.) sorensis* и *V. (S.) korotnevi*, последний впервые для водоемов западнее бассейна Енисея. В водоемах крайнего северо-востока России также встречаются только представители подрода *Sibirovalvata* [Starobogatov, Budnikova, 1976].

Приведенные ранее для бассейна Таза *Valvata (Atropidina) pulchella* и *V. (Cincinna) piscinalis* [Drozov, 1967; Dolgin, Johansen, 1973; Dolgin, 1974] в наших сборах не обнаружены. Отсутствие видов может объясняться как ошибочным определением одним из исследователей, так и серьезными изменениями в системе семейства. Коллекции, на основе которых опубликованы эти фаунистические находки, нам недоступны; скорее всего они не сохранились. Поэтому мы не можем проверить правильность видовой идентификации. Судя по всему, представители подродов *Atropidina* и *Cincinna* s.str. вообще отсутствуют на севере Западной Сибири. Их нет, в частности, на юге Ямала [Palatov, Vinarski, 2012]. Недавнее указание *V. (Cincinna) piscinalis* из водоемов Гыданского п-ова [Bespalaya *et al.*, 2020], судя по приведенному в работе изображению раковины, относится к группе видов *Cincinna aliena* (sensu Sitnikova *et al.*, 2015).

В зоогеографическом отношении фауна *Valvata* бассейна Таза представлена преимущественно сибирскими эндемиками: *V. (S.) aliena*, *V. (S.) confusa*, *V. (S.) brevicula*, *V. (S.) korotnevi* и *V. (S.) sorensis*. Два вида имеют палеарктическое распространение: *V. (S.) sibirica* и *V. (S.) frigida*. Один вид *V. (S.) helicoidea* – голарктическое (Северная Америка, Северная Азия).

Вероятно, виды *Valvata* европейского происхождения ограничены в своем распространении в северных регионах Западной Сибири низкой летней температурой воды и суммой эффективных температур. Например, при продвижении с юга на север Западной Сибири их число снижается от 18 видов в Иртышской провинции, до 9 в Среднеобской и 1 вида *V. (Cincinna) piscinalis*

в Нижнеобской провинции [Vinarski *et al.*, 2007, 2012]. Для нижнего течения Оби приводились также *Valvata (Cincinna) antiquilina* Mozley, 1934; *V. (Atropidina) pulchella*, *V. (A.) depressa* C. Pfeiffer 1821, *V. (A.) kliniensis* Milaschewitsch, 1881, причем последние два вида по литературным данным распространяются на восток до бассейна Хатанги включительно [Dolgin, 1974, 1998; Dolgin, Johansen, 1979; Dolgin, Романов, 1983]. Однако эти указания нуждаются в проверке. Для бассейна Енисея приводилось 6 видов европейского или западносибирского происхождения [Gundrizer, 1984]: *Valvata (Valvata) trochoidea* Menke, 1845, *V. (Atropidina) depressa*, *V. (A.) kliniensis*, *V. (A.) pulchella*, *V. (Cincinna) antiquilina* и *Valvata (Cincinna) ambigua* Westerlund, 1873, из которых три первых встречались в водоемах бассейна Нижнего Енисея, расположенных к востоку от Енисея [Gundrizer, 1981].

В более поздних работах [Starobogatov *et al.* 2004; Vinarski, Kantor, 2016] Енисей указывается как граница распространения видов *Valvata* европейского происхождения на восток, лишь для его верховьев приводятся: *Valvata (Atropidina) depressa*, *V. (A.) discors* Westerlund, 1886, *V. (A.) kliniensis* и *V. (A.) pulchella* [Prozorova *et al.*, 2009; Sharyi-ool, 2014].

Таким образом, бассейн Таза населяют представители только одного подрода *Sibirovalvata* из семейства Valvatidae.

Благодарности

Мы признательны М.В. Винарскому за участие в сборах моллюсков в экспедиции 2015 г. в бассейне Таза. Финансовая поддержка исследований получена из нескольких источников. Сбор материала в 2019 г. и его идентификация, работа с коллекцией Зоологического института РАН проведены при поддержке РНФ, проект № 19-14-00066; работа с литературой и подготовка публикации поддержаны РФФИ, проект № 19-04-00270 и средствами государственного задания Департамента образования и молодежной политики Ханты-Мансийского автономного округа – Югры.

Литература

- Andreeva S.I., Abakumova E.A. 2003. To the fauna of mollusks of the family Valvatidae (Gastropoda, Pectinibranchia) of waterbodies of the West Siberian plain. *Estestvennyye nauki i ekologiya: Ezhegodnik OmGPU*. Omsk, 7: 95–101 [In Russian].
- Andreeva S.I., Andreev N.I., Vinarski M.V. 2010. *Key to freshwater gastropods of the Western Siberia (Mollusca: Gastropoda)*. V. 1. *Gastropoda: Pulmonata. Fasc. 1. Families Acroloxidae and Lymnaeidae*. Omsk: Published by the authors, 200 p. [In Russian].
- Babushkin E.S. 2020. Materials on the fauna of bivalve mollusks (Mollusca, Bivalvia) of the Taz River basin (Western Siberia). *Ruthenica, Russian Malacological Journal*, 30(1): 13–32 [In Russian].
- Bespalaya Yu.V., Aksenova O.V., Sokolova S.E.,

Табл. 3. Сравнительная характеристика раковин *Valvata (Sibirovalvata) sibirica* и *V. (S.) frigida* в водоемах и водотоках бассейна Таз (в числителе – пределы изменчивости, в знаменателе – средние значения $\pm$ ошибка среднего; полужирным шрифтом отмечены статистически значимые различия средних).

Table 3. A comparative characteristics of shell quantitative traits of *Valvata (Sibirovalvata) sibirica* and *V. (S.) frigida* from waterbodies and watercourses of the Taz River basin (above lines – limits of variation; below lines – mean values $\pm$ mean error; bold indicates statistically significant differences in means).

Признак	<i>V. (S.) sibirica</i> (n = 24)	<i>V. (S.) frigida</i> (n = 25)	Достоверность различий (t – критерий Стьюдента, значения p)
Высота раковины (ВР)	<u>1.4–2.2</u> 1.7 $\pm$ <0.1	<u>1.6–3.3</u> 2.3 $\pm$ 0.1	6.10 (p = 0.0000)
Ширина раковины (ШР)	<u>3.1–4.9</u> 3.7 $\pm$ 0.1	<u>3.6–5.5</u> 4.5 $\pm$ 0.1	4.90 (p = 0.0000)
Высота последнего оборота (ВПО)	<u>1.3–1.9</u> 1.5 $\pm$ <0.1	<u>1.4–2.7</u> 1.9 $\pm$ 0.1	5.15 (p = 0.0000)
Высота последнего оборота в его начале (у устья) (ВПН)	<u>0.6–1.2</u> 0.8 $\pm$ <0.1	<u>0.7–1.5</u> 1.0 $\pm$ <0.1	4.67 (p = 0.0000)
Высота последнего оборота в его средней части (на участке противоположном устью) (ВПС)	<u>1.0–1.7</u> 1.2 $\pm$ <0.1	<u>1.2–2.0</u> 1.5 $\pm$ <0.1	5.26 (p = 0.0000)
Ширина внутренних оборотов с базальной стороны (= ширина пупка) (ШВБ)	<u>0.9–1.6</u> 1.2 $\pm$ <0.1	<u>1.1–1.8</u> 1.3 $\pm$ <0.1	2.44 (p = 0.0187)
Ширина трубки последнего оборота с базальной стороны (ШТБ)	<u>1.3–2.0</u> 1.5 $\pm$ <0.1	<u>1.5–2.3</u> 1.8 $\pm$ <0.1	4.76 (p = 0.0000)
Ширина внутренних оборотов с апикальной стороны (ШВА)	<u>1.1–2.1</u> 1.4 $\pm$ 0.1	<u>1.4–2.7</u> 1.9 $\pm$ 0.1	5.11 (p = 0.0000)
Ширина трубки последнего оборота с апикальной стороны (ШТА)	<u>1.2–1.8</u> 1.4 $\pm$ <0.1	<u>1.1–1.9</u> 1.5 $\pm$ <0.1	1.74 (p = 0.0913)
ШР/ВР	<u>1.89–2.63</u> 2.24 $\pm$ 0.04	<u>1.64–2.50</u> 2.00 $\pm$ 0.04	–5.21 (p = 0.0000)
ШТА/ШР	<u>0.34–0.43</u> 0.38 $\pm$ 0.01	<u>0.25–0.40</u> 0.34 $\pm$ 0.01	–4.68 (p = 0.0000)
ШТБ/ШР	<u>0.36–0.46</u> 0.40 $\pm$ <0.01	<u>0.37–0.44</u> 0.40 $\pm$ 0.01	0.09 (p = 0.9269)
ШВБ/ШТБ	<u>0.63–1.00</u> 0.81 $\pm$ 0.01	<u>0.65–0.87</u> 0.75 $\pm$ 0.01	–3.11 (p = 0.0029)
ШВА/ШТА	<u>0.81–1.25</u> 1.00 $\pm$ 0.04	<u>1.00–1.93</u> 1.26 $\pm$ 0.04	5.42 (p = 0.0000)
ВПН/ВР	<u>0.37–0.63</u> 0.48 $\pm$ 0.01	<u>0.34–0.52</u> 0.45 $\pm$ 0.01	–2.31 (p = 0.0247)
ВПО/ШР	<u>0.37–0.42</u> 0.39 $\pm$ 0.01	<u>0.35–0.51</u> 0.42 $\pm$ 0.01	2.95 (p = 0.0055)
ВПС/ШР	<u>0.29–0.36</u> 0.32 $\pm$ <0.01	<u>0.29–0.38</u> 0.33 $\pm$ <0.01	2.61 (p = 0.0109)

- Shevchenko A.R. Tomilova A.A., Zubrii N.A. 2020. Biodiversity and distributions of freshwater mollusks in relation to chemical and physical factors in the thermokarst lakes of the Gydan Peninsula, Russia. *Hydrobiologia*. DOI: 10.1007/s10750-020-04227-9.
- Bespalaya Yu.V., Bolotov I.N., Zubry N.A. 2009. Topical groups of mollusks in the lakes of Bol'shoy Solovetskiy Island (Solovetskiy Archipelago, White Sea, Northwestern Russian) *Inland Water Biology*, 2(2): 177–186. DOI: 10.1134/S1995082909020114
- Bogatov V.V., Zatravkin M.N. 1990 [1992]. *Gastropod molluscs of fresh and brackish waters of the Far East of the USSR. A guide*. Vladivostok: Far Eastern branch of the Soviet Academy of Sciences, 169 p. [In Russian].
- Clewing C., von Oheimb P.V., Vinarski M., Wilke Th., Albrecht Ch. 2014. Freshwater mollusc diversity at the roof of the world: phylogenetic and biogeographical affinities of Tibetan Plateau *Valvata*. *Journal of Molluscan Studies*, 80(4): 452–455. DOI: 10.1093/mollus/eyu016.
- Dall W.H. 1905. Land and freshwater mollusks. *Harriman Alaska expedition*. New York: Doubleday, Page and Co., 13: 1–171.
- Dolgin V.N. 1974. *Freshwater mollusks of the North of Western Siberia*. Abstract of PhD dissertation, Tomsk, 17 p. [In Russian].
- Dolgin V.N. 1998. Freshwater mollusks of the Khatanga river basin and reservoirs of the Taymyr peninsula. In: Zaloznyi N.A. (Ed.). *The status of Siberian aquatic ecosystems and prospects for their use. Materials of scientific readings dedicated to the memory of prof. Bodo Germanovich Johansen*.

- Tomsk: Tomsk University Press: 282–283 [In Russian].
- Dolgin V.N. 2001. *Freshwater mollusks of Sub-Arctic and Arctic Siberia*. Doctor of Science dissertation, Tomsk, 423 p. [In Russian].
- Dolgin V.N., Johansen B.G. 1973. Towards to study of freshwater mollusks of the lower part of the Taz River basin. *Gidrobiologicheskii zhurnal*, 9(5): 61–63 [In Russian].
- Dolgin V.N., Johansen B.G. 1979. Ecological and morphological characteristics of new and little-known freshwater mollusks in the north of Western Siberia. In: Johansen B.G. (Ed.). *New data on the flora and fauna of Siberia*. Tomsk: Tomsk University Press: 47–61 [In Russian].
- Dolgin V.N., Romanov V.I., 1983. Ecological and faunistic characteristic of the malacofauna of the Khantai lakes. *Problems of geography of Siberia*. Tomsk: Tomsk University Press, 14: 68–72 [In Russian].
- Dolgin V.N., Sviridenko B.F. 2011. Freshwater mollusks of the basins of the Pur and Taz rivers (West Siberia). *Tomsk State Pedagogical University Bulletin*, 110(8): 89–92.
- Drozdov V.N. 1967. Notes on the mollusks fauna of the Ob Arctic. *Voprosy gigeny*, Omsk, 77: 53–55 [In Russian].
- Dybowski W. 1886. Über zwei neue sibirische *Valvata*-Arten. *Jarbücher der Deutschen Malacozoologischen Gesellschaft*, 13: 107–121.
- Glöer P. 2002. *Die Süßwassergastropoden Nord- und Mitteleuropas: Bestimmungsschlüssel, Lebensweise, Verbreitung*. Hackenheim: Conchbooks, 327 S.
- Glöer P. 2019. The freshwater gastropods of the West-Palaearctis. *Volume 1. Fresh- and brakish waters except spring and subterranean snails. Identification key, anatomy, ecology, distribution*. Neustadt: Published by the author, 400 p.
- Gundrizer V.A. 1981. On the study of the malacofauna of the Kureika river (Lower Yenisei basin). *Ecological and faunal studies of Siberia*. Tomsk: Tomsk University Press: 90–94 [In Russian].
- Gundrizer V.A. 1984. Freshwater mollusks of Central Siberia, their role in the productivity of water bodies and fish nutrition. In: Berdichevskiy L.S. (Ed.). *Biological resources of inland waterbodies of Siberia and the Far East*. Moscow: Nauka: 164–175 [In Russian].
- Formozov A.N., Isakov I.A. 1963. Animal world. In: Rikhter G.D. (Ed.). *Western Siberia*. Moscow: The Academy of Sciences of the USSR Press: 249–312 [In Russian].
- Kijashko P.V., Soldatenko E.V., Vinarski M.V. 2016. Class Gastropoda. In: Alekseev V.R., Tsalolikhin S.Ya. (Eds.). *Key to zooplankton and zoobenthos of fresh water of European Russia. 2. Zoobenthos*. Moscow–St. Petersburg: KMK Scientific press: 335–438 [In Russian].
- Kuzmenkin D.V. 2013. On the fauna of freshwater mollusks (Gastropoda: Pectinibranchia) of the Upper Ob basin. *Sbornik nauchnykh statey mezhdunarodnoy molodezhnoy shkoly-seminara "Lomonosovskiy chteniya na Altaye*. Barnaul: Altai State University Press, 6: 20–26 [In Russian].
- Kozhov M.M. 1936. Mollusks of Baikal Lake. Taxonomy, distribution, ecology, some data on genesis and history. *Trudy Baikalskoi Limnologicheskoi Stantsii (Travaux de la Station Limnologique du Lac Baikal)*, 8: 1–320 [In Russian].
- Leshko Yu.V. 1998. Molluscs. *Fauna of the European Northeast of Russia*. 5(1). St. Petersburg: Nauka Publishers: 1–168 [In Russian].
- Lindholm W.A. 1909. Die Mollusken des Baikal-Sees (Gastropoda et Pelecypoda) systematisch und zoogeographisch bearbeitet. *Wissenschaftliche Ergebnisse einer zoologische Expedition nach dem Baikal-See unter Leitung des Prof. Alexis Korotneff i. d. J. 1900-1902*. Kiew und Berlin: Fridländer und Sohn, 4: 1–104.
- Kemmerikh A.O., Kupriyanova E.N., Albul S.P., Malik L.K. 1963. Waters. In: Rikhter G.D. (Ed.). *Western Siberia*. Moscow: The Academy of Sciences of the USSR Press: 100–157 [In Russian].
- Middendorff A.T. 1851. Mollusken. In: Middendorff A.T. *Reise in den äussersten Norden und Osten Sibiriens. Band II. Zoologie. Theil 1. Wirbellose Thiere*. Saint-Petersburg: Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, 163–464.
- Palatov D.M., Vinarski M.V. 2012. Materials on the fauna of aquatic gastropod mollusks (Gastropoda) of the Shchuchya river basin (South Yamal). *Estestvennyye nauki i ekologiya: Ezhegodnik OmGPU*. Omsk, 12: 155–162 [In Russian].
- Prozorova L.A., Sitnikova T.Ya., Zasyapkina M.O., Matafonov P.V., Dulmaa A. 2009. Freshwater gastropod molluscs (Gastropoda) of the Baikal Lake basin and adjacent areas. *Index of animal species inhabiting lake Baikal and its catchment area. 2. Basins and channels of the south of East Siberia and Mongolia*. Novosibirsk: Nauka Publishers, 1: 170–188 [In Russian]. <https://www.biosoil.ru/Research/Publication/9075>
- Prozorova L.A., Starobogatov Ya.I. 1998 Subgenus *Sibirovalvata* of the genus *Cincinna* (Pectinibranchia Valvatidae) in Russia and adjacent area. *Bulletin of the Russian Far East Malacological Society*, 2: 54–74 [In Russian].
- Sharyi-ool M.O. 2014. Fauna of freshwater mollusks of the Upper Yenisei basin. *Chteniya pamyati prof. Vladimira Yakovlevicha Levanidova*. Vladivostok, 6: 734–741 [In Russian].
- Sitnikova T., Prozorova L., Sharyi-ool M., Kiyashko P., Kupchinsky A. 2015. The *Cincinna aliena* (Westerlund, 1877) species group in Russian water bodies (Heterobranchia: Valvatidae). *Archiv für Molluskenkunde*, 144(1): 1–22.
- Sitnikova T.Ya., Starobogatov Ya.I., Shirokaya A.A., Shibanova I.V., Korobkova N.V., Adov F.V. 2004. Gastropod molluscs (Gastropoda). In: *Index of animal species inhabiting Lake Baikal and its catchment area*. Novosibirsk: Nauka, 1(2): 937–1002 [In Russian].
- Starobogatov Ya.I., Budnikova L.L. 1976. On the fauna of fresh-water gastropod mollusks of the Far North-East of the USSR. *Freshwater fauna of the Chukchi Peninsula. Trudy Biologo-Pochvennogo Instituta, novaya seriya*, 36(139): 72–88 [In Russian].
- Starobogatov Ya.I., Prozorova L.A., Bogatov V.V., Saenko E.M. 2004. Molluscs. In: Tsalolikhin S.Ya. (Ed.). *Key to freshwater invertebrates of Russia and*

- adjacent lands. V. 6. *Molluscs, polychaetes, nemerteans*. St. Petersburg: Nauka: 9–491 [In Russian].
- Starobogatov Ya.I., Streletzkaja E.A. 1967. Composition and zoogeographical characteristics of freshwater malacofauna of the East Siberia and northern part of the Far East. *Mollusks and their role in biocoenoses and formation of faunas. Trudy Zoologicheskogo Instituta AN SSSR*, 42: 221–268 [In Russian].
- Starobogatov Ya.I., Zatravkin M.N. 1985. On the system of Valvatidae (Gastropoda, Pectinibranchia) from southern regions of the Soviet Far East. *Zoologicheskij zhurnal*, 64(8): 1155–1161 [In Russian].
- Sviridenko B.F., Dolgin V.N., Efremov A.N., Solov'ev N.N. 2010. Hydrobiological features of the Taz River section in the forest tundra zone (Yamalo-Nenets Autonomous District). *Surgutskiy gosudarstvennyi universitet. Sbornik nauchnykh trudov biologicheskogo fakul'teta*. Surgut, 7: 87–97 [In Russian].
- Vinarski M.V., Andreeva S.I., Andreev N.I., Lazutkina E.A., Karimov A.V. 2007. Diversity of gastropods in the inland waterbodies of Western Siberia. *Invertebrate Zoology (Moscow)*, 4(2): 173–183.
- Vinarski M.B., Andreeva S.I., Karimov A.V., Lazutkina E.A. 2009. New data on the fauna of gastropods (Mollusca: Gastropoda) of Lake Teletskoye and its environs. *Problems and Prospects of Using Siberian Aquatic Bioresources in the 21st Century. Proceedings of the All-Russian Conference with International Participation*. Krasnoyarsk: 255–260 [In Russian].
- Vinarski M.V., Andreyev N.I., Andreyeva S.I., Karimov A.V., Lazutkina E.A. 2012. Latitudinal changes in the diversity of freshwater gastropods (Mollusca: Gastropoda) in waterbodies of western Siberia. *Inland Water Biology*, 5(1): 83–90.
- Vinarski M.V., Kantor Yu.I. 2016. *Analytical catalogue of fresh and brackish water molluscs of Russia and adjacent countries*. Moscow: A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of RAS. 544 p.
- Vinarski M.V., Karimov A.V. 2015. Aquatic snails (Gastropoda) of the “Malaya Sos’va” Nature Reserve (Western Siberia). *Ruthenica, Russian Malacological Journal*, 25(2): 25–35 [In Russian].
- Vinarski M.V., Nekhaev I.O., Glöer P., von Proschwitz T. 2013. Type materials of freshwater gastropod species described by C.A. Westerlund and accepted in current malacological taxonomy: a taxonomic and nomenclatorial study. *Ruthenica, Russian Malacological Journal*, 23(2): 79–108.
- Vinarski M.V., Palatov D.M., Marinskiy V.V. 2017. Checklist of the freshwater snails (Mollusca: Gastropoda) of Mongolia. *Zootaxa*, 4317(1): C. 45–78. DOI: 10.11646/zootaxa.4317.1.2.
- Vodogretski V.E. (Ed.) 1973. Lower Irtysh and Lower Ob. In: *Surface water resources of the USSR: Hydrological study. Altai and Western Siberia*. Leningrad: Gidrometeoizdat, 15(3): 1–426 [In Russian].
- Westerlund C.A. 1873. *Fauna molluscorum terrestrium et fluviatilium Sueciae, Norvegiae et Daniae. 2. Sötvatten Mollusker*. Stockholm, O.W. Backmann, i-v: 297–651.
- Westerlund C.A. 1877. Sibiriens Land- och Sötvatten Mollusker. I. *Kongliga Svenska Vetenskaps Akademiens Handlingar*, 14(12): 1–111.
- Westerlund C.A. 1897. Beiträge zur Molluskenfauna Russlands. *Ezhegodnik Zoologicheskogo Muzeya Imperatorskoy Akademii Nauk (Annuaire du Musée Zoologique de l'Académie Impériale des Sciences de Saint-Petersbourg)*, 2: 117–143.

